

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2018, 28(3): 270–296

<https://doi.org/10.15407/alg28.03.270>

УДК 528.26 (262.5)

ЗОТОВ А.Б.

Институт морской биологии НАН Украины,

ул. Пушкинская, 37, Одесса 65011, Украина

zotovab@ukr.net

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ ПЕРЕСТРОЙКОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА ОДЕССКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧЕРНОГО МОРЯ (УКРАИНА)

Исследована взаимосвязь между перестройкой морфологической и таксономической структуры сообществ фитопланктона прибрежной зоны Одессы на основе сопоставления показателей удельной поверхности (УП) S/W и характеристик относительного обилия таксономических групп, формирующих природные сообщества фитопланктона. Для анализа перестройки морфологической и таксономической структуры фитопланктона на протяжении годовых циклов развития использован метод «ключевых событий». «Ключевыми событиями» морфологической перестройки считались отклонения распределения значений удельной поверхности таксономических групп в природном сообществе фитопланктона от распределения показателей, характеризующих общую внутритаксономическую изменчивость удельной поверхности этих таксонов. Данный процесс сопровождался перераспределением относительного обилия таксономических групп, в результате которого наиболее массовые группы утрачивали доминирующий статус и максимальные количественные показатели сообществ фитопланктона формировала одна из сопутствующих групп. Доминировавшие на протяжении различных годовых циклов *Dinophyta*, *Bacillariophyta* и *Cyanophyta* характеризовались минимальными, средними и максимальными показателями удельной поверхности таксономического отдела ($S/W_{то}$), значения $S/W_{то}$ замещавших их сопутствующих групп распределялись в диапазоне значений $S/W_{то}$ доминантов. Установленная взаимосвязь рассматривается в качестве механизма структурной самоорганизации фитопланктона, регулирующего интенсивность продукционного процесса в зависимости от изменения условий среды.

Ключевые слова: сообщества фитопланктона, таксономическая структура, морфологическая структура, удельная поверхность, Черное море

Введение

Сообщества фитопланктона – один из наиболее динамично изменяющихся элементов водных экосистем. Их реакция на изменения условий среды связана со сложными взаимосвязанными перестройками

©Зотов А.Б., 2018

различных структур (таксономической, размерной, трофической и др.). Исследования таких перестановок представляет теоретический и практический интерес, открывает новые возможности по прогнозированию состояния водных экосистем. Поиск взаимосвязи между перестройкой морфологической и таксономической структуры сообществ фитопланктона в данной работе проводится на основе сопоставления интегральных характеристик морфологической организации таксономических групп и показателей, отражающих относительное обилие этих групп. В качестве таксономической группы фитопланктона (ТГФ) рассматривается совокупность представителей определенного отдела одноклеточных водорослей в пробе. Поскольку отделы водорослей традиционно выделялись с учетом морфометрических, биохимических и физиологических критериев, это позволяет изучать данные группы с точки зрения целостности не только морфологической, но и функциональной организации (Зотов, Руснак, 2005). Гидробиологическая направленность исследования позволяет рассматривать в качестве таксономических отделов традиционные для анализа таксономической структуры группы организмов без учета текущей ревизии систематики одноклеточных водорослей.

Известно, что таксономическая перестройка фитопланктона зависит от видоспецифичной потребности одноклеточных водорослей в ресурсах (Levich, 2000), а также морфологической организации, связанной с их функциональной активностью (Алеев, 1986). Таким образом, предполагаемая связь между изменениями морфологической и таксономической структуры может рассматриваться как механизм структурной самоорганизации фитопланктона, регулирующий интенсивность продукционного процесса в результате изменения условий среды.

Одной из главных трудностей поиска таких связей являлось отсутствие показателя, характеризующего морфологическую структуру одноклеточных водорослей с учетом изменчивости не только их размеров, но и формы. Эта проблема была устранена в результате использования в гидробиологических исследованиях показателя удельной поверхности (S/W), отражающего совокупные изменения площади поверхности и объема (массы) водных растений (Миничева и др., 2003). Преимуществом этого показателя является возможность его использования не только для анализа фитопланктона в природном сообществе, но и при описании морфологической структуры таких «искусственных систем», как популяции видов, таксономические отделы или флористические группировки фитопланктона. Этот подход позволяет охарактеризовать морфологическую изменчивость таксона в природном сообществе и сопоставить ее с общей морфологической изменчивостью этого таксона в различных условиях среды (Миничева и др., 2004). Многолетние исследования удельной поверхности фитопланктона северо-западной части Черного моря (СЗЧМ) позволили выявить общую изменчивость S/W для различных таксономических

отделов одноклеточных водорослей. Полученные на основе этих данных значения показателя $S/W_{то}$ распределились в порядке возрастания от крупноклеточных *Dinophyta* до наиболее мелких *Cyanophyta* (Зотов, 2005). Сопоставление этих показателей и значений S/W ТГФ позволило выявить «ключевые события» перестройки морфологической структуры фитопланктона. Они связаны с отклонением последовательности распределения значений S/W таксономических групп в природном сообществе фитопланктона от распределения значений S/W таксономических отделов, полученных на основе анализа общей морфологической изменчивости этих групп (Зотов, 2005а). Предлагаемый критерий морфологической перестройки позволяет перейти к поиску аналогичного для оценки перестройки таксономической структуры и их дальнейшему сопоставлению, если учесть, что ключевые события перестройки морфологической и таксономической структуры фитопланктона могут быть закономерно связаны. Это позволяет установить связь между перестройкой морфологической и таксономической структуры на основе анализа многолетних эмпирических данных.

Таким образом, целью данной работы является поиск взаимосвязи между изменениями морфологической и таксономической структуры сообществ фитопланктона прибрежной зоны Черного моря у Одессы. Для ее достижения необходимо:

- на основе анализа удельной поверхности таксономических групп проанализировать общее распределение, межгодовые и внутригодовые изменения морфологической структуры сообществ фитопланктона;

- на основе анализа численности, биомассы и площади поверхности таксономических групп проанализировать общее распределение, межгодовые и внутригодовые изменения таксономической структуры сообществ фитопланктона;

- сопоставить особенности изменений морфологической и таксономической структуры фитопланктона для поиска взаимосвязей между ними.

Материалы и методы

В работе использовали результаты исследований, проведенных в прибрежной зоне Одессы в 2000–2001 и 2006–2013 гг. В 2000–2001 гг. отбор проб проводили на полигоне 1, в 2006–2012 гг. – на полигоне 3. На полигоне 1 пробы отбирали на пяти станциях, расположенных в акватории, ограниченной надводными волноломами (ст. 1, 2, 3) и за их пределами (ст. 4, 5), на полигоне 2 – на четырех станциях. Три из них расположены между берегом и подводным волноломом (ст. 1–3), одна – за ним (ст. 4). На полигоне 3 пробы отбирали на одной, открытой станции. В 2000 г. и 2012 г. (полигон 2) пробы отбирали с двухнедельным интервалом, в 2001 г., 2009 г. и 2011 г. – с трехнедельным, в 2006–2008 гг. и 2010 г. – ежемесячно, в 2012–2013 гг. (полигон 3) – еженедельно. Исследования в 2013 г. проводили с января

по август. Всего обработано 681 проб фитопланктона, полученных в ходе 213 экспедиционных выездов. Значения S/W популяций и таксономических отделов фитопланктона рассчитывали на основе баз данных для прибрежных и транзитных вод северо-западной части Черного моря (853 пробы).

Пробы фитопланктона отбирали в поверхностном (0,5 м) слое воды, объем проб 1,5–3,0 л фиксировали 4%-ным раствором формалина и сгущали осадочным методом до объема 50–100 мл в 1–2-литровых цилиндрах. Идентификацию фитопланктона, его подсчет (в двух повторностях) и измерение морфометрических параметров осуществляли в капле объемом 0,05 мл при увеличении 40×10 и 40×7 (Utermohl 1958). Морфологические показатели одноклеточных водорослей (объем V и площадь поверхности S) рассчитывали с учетом особенностей специальных морфологических исследований на основе закрепления за видом ряда геометрических форм или свободной комбинации геометрических фигур. Внутрипопуляционные изменения одноклеточных водорослей учитывали путем выделения из природных популяций морфологически близких комплексов – групп одно-размерных клеток. Значения численности (N), биомассы (B), площади поверхности (S) и удельной поверхности фитопланктона рассчитывали по методике, описанной в литературе (Миничева и др., 2003).

Особенности методического подхода. Абсолютные значения S , B или N таксономической группы фитопланктона ($S_{\text{ггф}}$, $B_{\text{ггф}}$, $N_{\text{ггф}}$) рассчитывали как сумму значений S , B или N представителей данной ТГФ в сообществе. Относительный вклад (ОВ, %) ТГФ в значение S , B или N сообщества рассчитывали по алгоритму: $(S, B, N)_{\text{ггф}} / (S, B, N)_c \cdot 100\%$. Значения данных показателей для ТГФ, не выявленных в пробе, соответствовали нулю, позволяя при усреднении учесть фактор встречаемости представителей ТГФ как одну из характеристик уровня доминирования группы. Величину $S/W_{\text{ггф}}$ рассчитывали как среднее значение S/W всех клеток, зафиксированных для представителей данной ТГФ в сообществе. Величину S/W таксономического отдела $S/W_{\text{то}}$ рассчитывали как среднее значение удельных поверхностей для всех выявленных в акватории групп одноразмерных клеток ($S/W_{\text{ггк}}$), формирующих популяции видов данного отдела (Миничева и др., 2003).

Приоритет использования ОВ $S_{\text{ггф}}$, $B_{\text{ггф}}$, $N_{\text{ггф}}$ (%) для решения поставленных в работе задач, определялся необходимостью характеристики таксономической структуры на основе показателя, не зависящего от постоянно изменяющегося уровня количественного развития сообщества и специфики различных структурных показателей обилия. Абсолютные значения $S_{\text{ггф}}$, $B_{\text{ггф}}$ или $N_{\text{ггф}}$ характеризуют не уровень доминирования ТГФ в сообществе, а стадию динамических изменений обилия групп, имеющих различную потенциальную способность к формированию каждого анализируемого показателя в силу различной морфологической организации. Так, крупноклеточные представители *Dinophyta* формируют высокие показатели биомассы при

относительно низкой численности, в то время как высокая численность мелкоклеточных *Cyanophyta* может соответствовать относительно низкой биомассе. Анализ абсолютных значений $S_{\text{тгф}}$, $B_{\text{тгф}}$, $N_{\text{тгф}}$ приводится для иллюстрации описанных особенностей.

Для облегчения восприятия материала ТГФ, средний вклад которых в структурные показатели составлял менее 1%, рассматривались как редкие и исключались при анализе внутригодовых изменений. К редким ТГФ относились *Xanthophyta*, *Chrysophyta*, *Dictyochophyta* и *Cryptophyta*. При анализе межгодовых изменений не рассматривались ТГФ с показателями обилия менее 0,5%.

Из-за высокой и неравномерной скорости изменений фитопланктона, различной в разные годы частоты отбора проб и различных гидродинамических условий на полигонах, используемые данные не могут отражать непрерывные причинно-следственные изменения внутригодовой динамики. При этом в нашей работе интересен был поиск конкретных случаев взаимосвязанной перестройки таксономической и морфологической структур, что позволило бы использовать данные с различным интервалом отбора проб. Еще одной методической проблемой являлась локальная «мозаичность» пространственного распределения фитопланктона. Единовременный отбор проб на нескольких станциях исследуемой акватории на полигонах 1 и 2 в значительной степени нивелировал этот фактор.

Результаты

Общая характеристика морфологической структуры сообществ фитопланктона прибрежной зоны Одессы (2000–2001, 2006–2013 гг.)

В результате анализа значений удельной поверхности (УП) таксономических отделов ($S/W_{\text{то}}$) фитопланктона установлено, что величины этого показателя возрастают в следующей последовательности: *Dinophyta*, *Prymnesiophyta*, *Euglenophyta*, *Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, *Cyanophyta* (рис. 1, а). Такое распределение построено на основании показателей, отражающих диапазон морфологической изменчивости всех представителей таксономического отдела в различных условиях среды. Это означает, что ряд популяций *Dinophyta* характеризуются минимальными, а *Cyanophyta* – максимальными значениями УП ($S/W_{\text{п}}$). Как было отмечено, показатель $S/W_{\text{то}}$ характеризует общую морфологическую изменчивость «искусственных» систем – совокупностей популяций вида, относящихся к определенному отделу водорослей.

Для ТГФ, формирующих природные системы (сообщества), эта последовательность может нарушаться в связи с тем, что диапазоны изменчивости УП таксономических отделов «перекрываются», а представленная в пробе морфологическая изменчивость ТГФ отражает лишь часть общей морфологической изменчивости таксонов отдела.

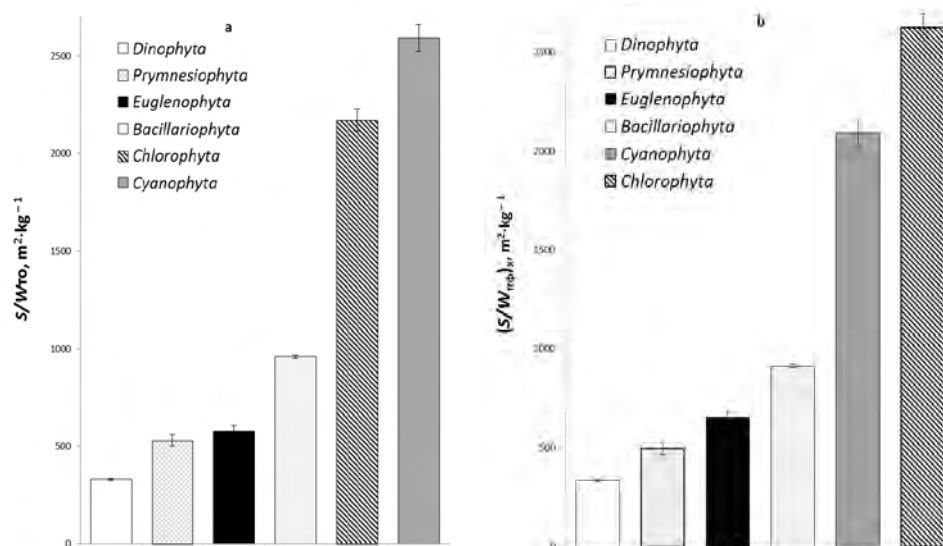


Рис. 1. Средние значения удельных поверхностей таксономических отделов ($S/W_{то}$) (a) и таксономических групп ($S/W_{трф}$) фитопланктона (b) прибрежной зоны Одессы

Например, максимальными значениями $S/W_{п}$ характеризуются мелкоклеточные представители *Cyanophyta*. Однако $S/W_{п}$ мелкоклеточных представителей *Chlorophyta* выше, чем $S/W_{п}$ крупных представителей *Cyanophyta*. Аналогичным образом распределяются значения $S/W_{п}$ для других таксономических отделов. Специфика условий среды может определять отклонение распределения значений показателей $S/W_{трф}$, выявленных в природном сообществе (пробе), от распределения $S/W_{то}$, отражающих потенциальную морфологическую вариабельность водорослей фитопланктона. Так, отсутствие в структуре фитопланктона района исследований *Cyanophyta* с максимальным S/W может обуславливать распределение, для которого максимальным значением показателя $S/W_{трф}$ будут характеризоваться *Chlorophyta*. Именно такое распределение за период исследований выявлено при анализе средних значений $S/W_{трф}$ фитопланктона прибрежной зоны Одессы. Этот показатель возрастал в такой последовательности: *Dinophyta*, *Prymnesiophyta*, *Euglenophyta*, *Bacillario-phyta*, *Cyanophyta*, *Chlorophyta* (рис. 1, b). Таким образом, отличие между распределениями ($S/W_{трф}$) и $S/W_{то}$ зависело от максимальных значений ($S/W_{трф}$) *Chlorophyta*, а не *Cyanophyta*.

Характеристика межгодовых изменений морфологической структуры сообществ фитопланктона прибрежной зоны Одессы (2000–2001, 2006–2013 гг.)

Анализ среднегодовых значений $S/W_{трф}$ фитопланктона наглядно иллюстрирует положения, приведенные в предыдущем разделе.

Среднегодовое значение S/W *Cyanophyta* (при максимальном $3850 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ в 2006 г.) к 2010 г. снижалось до $1300 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ (рис. 2). И, напротив, у *Chlorophyta* оно повышалось от $1380 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ в 2000 г. до максимального $3507 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ в 2010 г. Такая перестройка морфологической структуры фитопланктона определялась появлением в структуре сообществ крупноклеточных представителей *Cyanophyta* и «измельчением» мелкоклеточных представителей *Chlorophyta*. Однако после 2008 г., когда среднегодовое значение S/W *Chlorophyta* превысило S/W *Cyanophyta*, роль *Chlorophyta* в структуре сообществ свелась к минимуму. Их вклад в биомассу в 2009–2013 гг. составлял $< 0,5\%$ (светлые кривые на рис. 2).

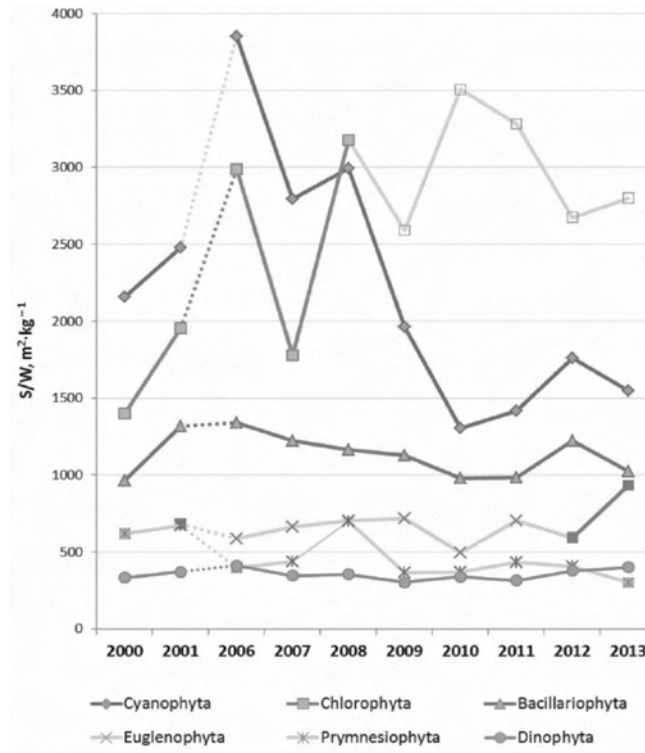


Рис. 2. Средние годовые значения удельной поверхности таксономических групп фитопланктона ($S/W_{\text{грф}}$) в прибрежной зоне Черного моря у Одессы (2000–2001, 2006–2013 гг.)

Помимо *Chlorophyta* к редким таксономическим группам с показателями обилия менее $0,5\%$ на протяжении ряда годовых циклов отнесены *Prymnesiophyta* и *Euglenophyta*. Других случаев отклонения распределения среднегодовых значений $S/W_{\text{грф}}$ от значений $S/W_{\text{то}}$ не выявлено (данные 2013 г. не отражают полного годового цикла). В отличие от $S/W_{\text{грф}}$ *Cyanophyta* и *Chlorophyta*, среднегодовые значения этого показателя у *Dinophyta* и *Bacillariophyta* изменялись в условных пределах, тренды изменений этих групп не пересекались. Снижение обилия одной из таксономических групп до минимальных значений при

«пересечении трендов» изменений среднегодовых значений $S/W_{\text{тгф}}$ подтверждает целесообразность использования отклонения распределения значений $S/W_{\text{тгф}}$ от значений $S/W_{\text{то}}$ в качестве критерия при описании «ключевых событий» перестройки морфологической структуры фитопланктона.

Характеристика внутригодовых изменений морфологической структуры сообществ фитопланктона прибрежной зоны Одессы (200–2001, 2006–2013 гг.)

В результате анализа внутригодовых изменений $S/W_{\text{тгф}}$ установлено, что для большинства отдельных отборов станций значения этого показателя возрастали в соответствии с распределением $S/W_{\text{то}}$: *Dinophyta*, *Prymnesiophyta*, *Euglenophyta*, *Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, *Cyanophyta*. Однако в ряде случаев наблюдалось отклонение от этой последовательности: «тренды» внутригодовых изменений $S/W_{\text{тгф}}$ пересекались (рис. 3), что в дальнейшем рассматривается как «ключевые события» перестройки морфологической структуры фитопланктона для их последующего сопоставления с особенностями перестройки таксономической структуры (табл. 3).

Общая характеристика таксономической структуры сообществ фитопланктона прибрежной зоны Одессы (2000–2001, 2006–2013 гг.)

Обобщение используемых в работе данных позволило выявить таксономические группы, формировавшие максимальные абсолютные значения биомассы, площади поверхности, численности сообществ фитопланктона (рис. 4, *b*) и относительные вклады в эти показатели (рис. 4, *a*). Сопоставление средних значений и вкладов каждого из показателей обилия показывает различия этих подходов при рассмотрении уровня доминирования таксономической группы в сообществе фитопланктона. *Bacillariophyta* формировали максимальный ОВ во все анализируемые показатели, величина которого составляла от 51% для $V_{\text{тгф}}$ до 58% для $S_{\text{тгф}}$ (рис. 4, *a*). Субдоминирующей группой, формирующей второй по величине ОВ в значения анализируемых показателей, были *Dinophyta*. Максимальную долю внесли представители этой группы в биомассу сообществ (39%), минимальную – в их численность (19%). *Cyanophyta* были на третьем месте. Наиболее значительный ОВ этой таксономической группы в численность (17%) был близок к ОВ *Dinophyta* в данный показатель (рис. 4, *a*).

Анализ ОВ в структурные показатели сообществ фитопланктона позволяет выделить стандартный для исследуемой акватории доминирующий комплекс *Bacillariophyta–Dinophyta*. Его совокупный ОВ в биомассу, площадь поверхности и численность сообщества составил 90, 85 и 73% соответственно.

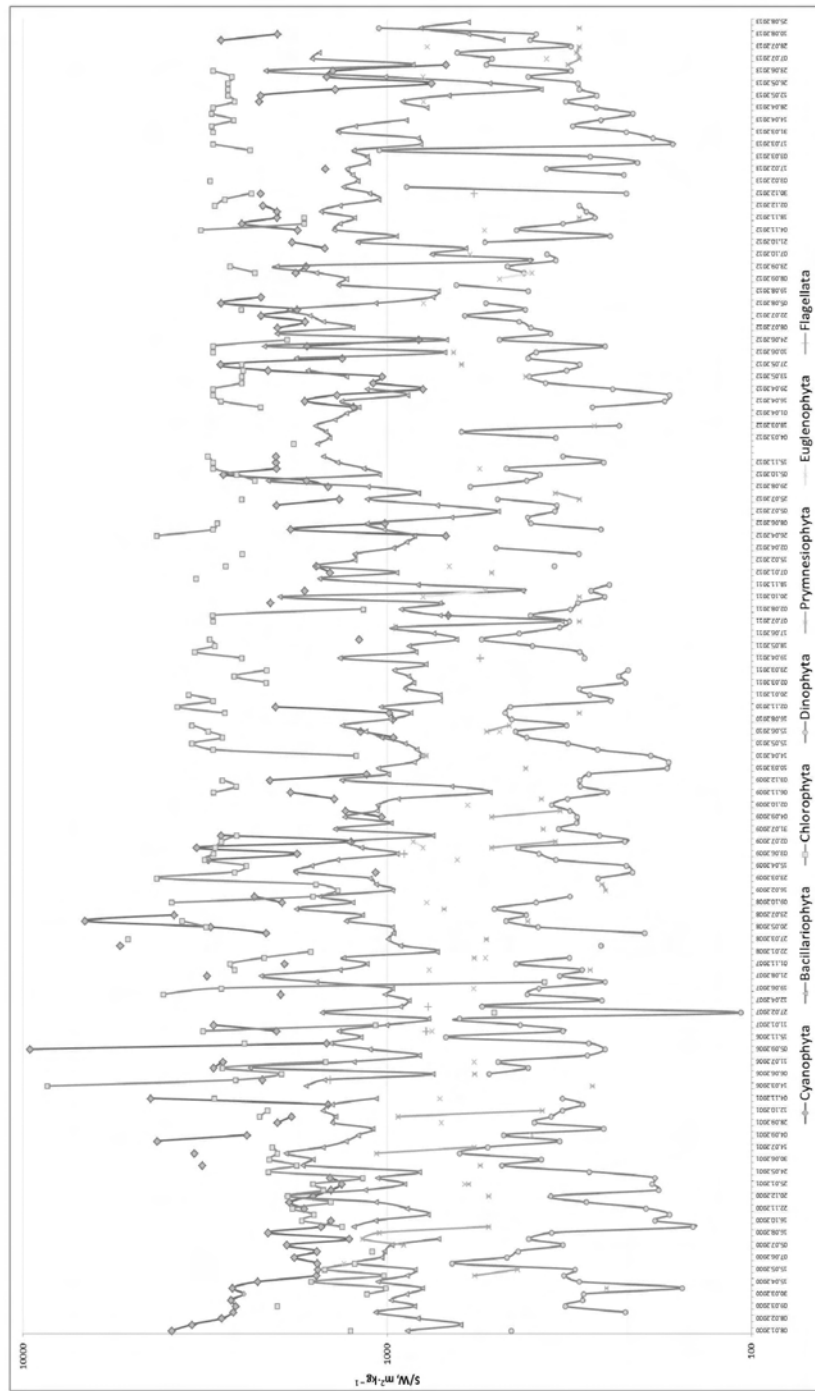


Рис. 3. Изменения удельной поверхности (S/I) таксономических групп фитопланктона прибрежной зоны Одессы: *a* — в 2000–2001 гг. (полигон 1), *b* — в 2006–2013 гг. (полигон 2), *c* — в 2012–2013 гг. (полигон 3)

Абсолютные значения показателей обилия ТГФ распределились иначе (рис. 4, *b*). *Bacillariophyta* формировали максимальные средние значения площади поверхности. Максимальные значения средней биомассы показали *Dinophyta*, численности — *Cyanophyta*. Таким

образом, по абсолютным средним значениям показателя площади поверхности доминировал комплекс *Bacillariophyta–Dinophyta*, по биомассе *Dinophyta–Bacillariophyta*, а по численности *Cyanophyta–Bacillariophyta* (рис. 4, *b*). Основной доминант *Bacillariophyta* характеризуется средними, а субдоминанты *Cyanophyta* и *Dinophyta*, соответственно, максимальными и минимальными значениями $S/W_{т0}$ (рис. 1, *a*). Это позволяет рассматривать доминирующий статус данных таксономических групп, отражающих весь диапазон изменчивости УП одноклеточных водорослей во взаимосвязи с их морфологической структурой.

Итак, по ОВ и абсолютным значениям показателей биомассы и площади поверхности в структуре сообществ фитопланктона доминировали *Bacillariophyta* и *Dinophyta*. Главными в формировании показателя численности фитопланктона были *Cyanophyta* и *Chlorophyta*, а *Prymnesiophyta* и *Euglenophyta* – сопутствующими таксонами.

Характеристика межгодовых изменений таксономической структуры сообществ фитопланктона прибрежной зоны Одессы (2000–2001, 2006–2013 гг.)

Результаты анализа изменений среднегодовых ОВ таксономических групп в показатели обилия сообществ фитопланктона показали, что комплекс *Bacillariophyta–Dinophyta* доминировал как по биомассе, так и по площади поверхности в течение периода исследований (рис. 5, *a*). Так, для большинства годовых циклов *Bacillariophyta* являлись доминирующими, а *Dinophyta* – субдоминирующими таксонами. В 2010–2011 гг. наблюдалось резкое увеличение абсолютных значений S и B *Dinophyta*, сопровождавшееся снижением аналогичных параметров у *Bacillariophyta* (рис. 5, *b*). Это отразилось также на распределении относительных данных ТГФ. В 2010 г. *Dinophyta* доминировали по площади поверхности, в 2010–2011 гг. – по биомассе, в то время как *Bacillariophyta* играли роль субдоминанта (рис. 5, *a*). По численности комплекс *Bacillariophyta–Dinophyta* доминировал в 2007 и 2009–2013 гг. В остальные годы ТГФ комплекса доминант–субдоминант распределялись следующим образом: в 2000 г. *Cyanophyta–Bacillariophyta*; в 2001, 2006 и 2008 гг. *Bacillariophyta–Cyanophyta*. Таким образом, максимальную долю в структурные показатели на протяжении периода исследований внесли таксономические группы *Bacillariophyta* и *Dinophyta*. Исключение составил показатель численности, в который максимальные вклады внесли *Bacillariophyta* и *Cyanophyta*. Далее в работе эти таксономические пары рассматриваются как представители комплекса доминант–субдоминант для различных годовых циклов (табл. 1).

Суммарные среднегодовые значения ОВ представителей комплекса доминант–субдоминант составляли 83–94% для B , 81–90% для S и 73–88% для N , снижаясь в ряду этих показателей для каждого из годовых циклов (табл. 2).

Таблица 1

Комплекс доминант–субдоминант в сообществах фитопланктона прибрежной зоны Одессы для различных годовых циклов (2000–2001, 2006–2013 гг.)

Индекс	2000	2001	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
<i>B</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>D–B</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>
<i>S</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>B–</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>D–B</i>	<i>D–B</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>
<i>N</i>	<i>C–B</i>	<i>B–C</i>	<i>B–C</i>	<i>B–D</i>	<i>B–</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>	<i>B–D</i>

Обозначения. *B* – *Bacillariophyta*, *D* – *Dinophyta*, *C* – *Cyanophyta*.

Таблица 2

Среднегодовые ОВ (%) комплекса доминант – субдоминант в структурные показатели сообществ фитопланктона прибрежной зоны Одессы (2000–2001, 2006–2013 гг.)

Индекс	2000	2001	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	mean
<i>B</i>	94	89	90	87	89	83	89	94	86	89	89
<i>S</i>	88	86	88	88	78	81	86	90	78	86	85
<i>N</i>	84	85	78	78	75	73	76	88	74	81	79

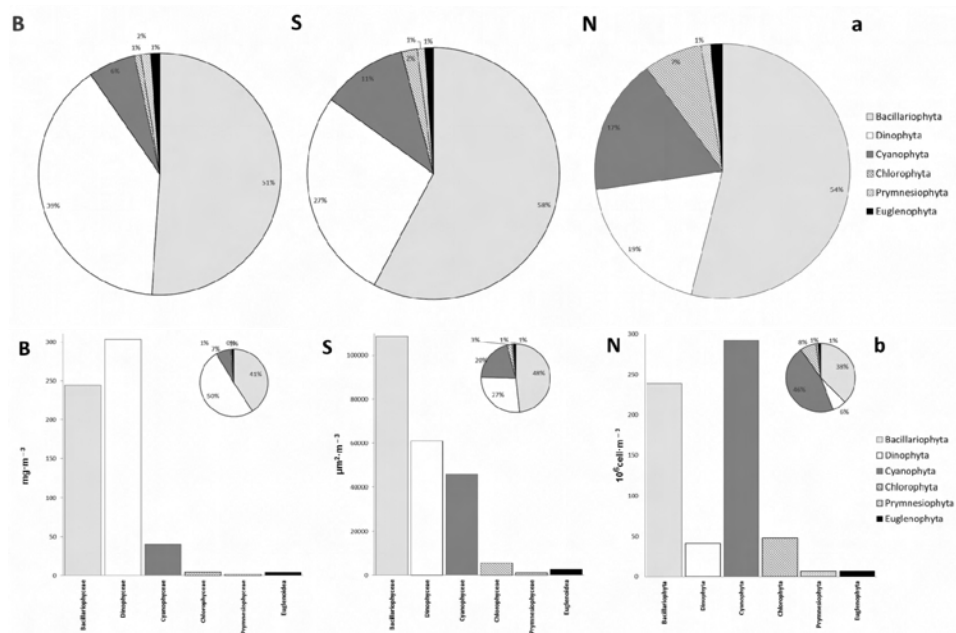


Рис. 4. Средние ОВ (a) и значения (b) площади поверхности (S) биомассы (B) и численности (N) таксономических групп фитопланктона прибрежной зоны Одессы (2000–2001, 2006–2013 гг.)

Результаты анализа среднегодовых значений $B_{\text{гф}}$ и $S_{\text{гф}}$ показали также доминирующую роль *Bacillariophyta* и *Dinophyta* в разные периоды исследований (рис. 5, b). Эти таксономические группы фитопланктона формировали максимальные среднегодовые значения биомассы. Распределение их по площади поверхности было аналогичным для большинства

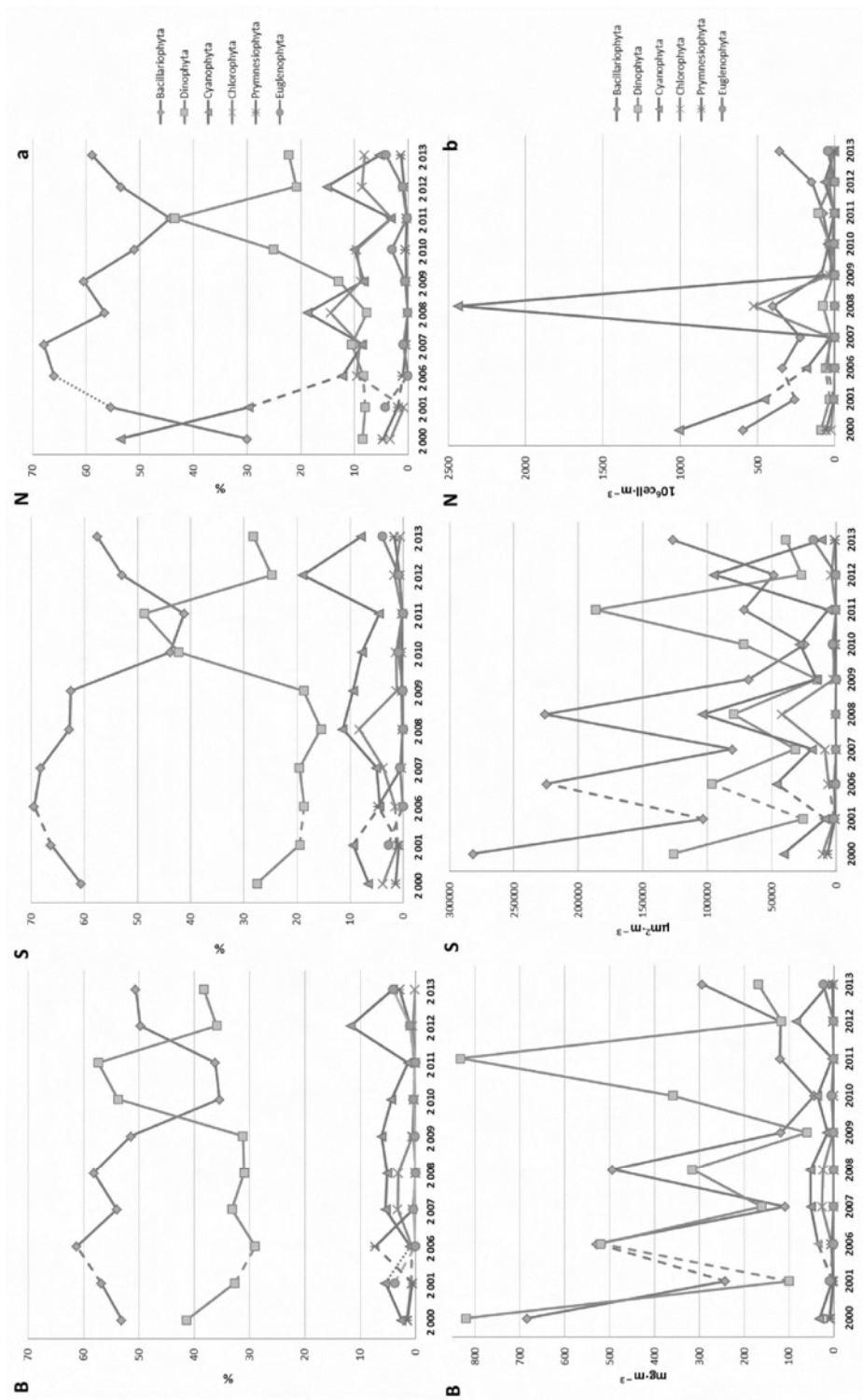


Рис. 5. Среднегодовые вклады (a) и значения (b) площади поверхности (S), биомассы (B) и численности (N) таксономических групп фитопланктона прибрежной зоны Одессы (2000–2001, 2006–2013 гг.)

годовых циклов. Исключение составили показатели 2008, 2010 и 2012 гг., когда доминантом комплекса становились *Cyanophyta* (рис. 5, б). Абсолютные значения численности таксономических групп на протяжении различных лет распределялись следующим образом: 2000, 2001 гг. *Cyanophyta–Bacillariophyta*; 2006, 2012 гг. *Bacillariophyta–Cyanophyta*; 2007 г. *Bacillariophyta–Chlorophyta*; 2008 г. *Bacillariophyta–Cyanophyta*; 2009 г. *Dinophyta–Chlorophyta*; 2010 г. *Cyanophyta–Dinophyta*; 2011 г. *Dinophyta–Bacillariophyta*; 2013 г. *Bacillariophyta–Euglenophyta* (рис. 5, б). Преимущества относительных вкладов ТГФ в значения S , B и N сообществ для характеристики уровня их доминирования позволяют использовать эти показатели при анализе внутригодовых изменений таксономической структуры фитопланктона.

Характеристика внутригодовых изменений таксономической структуры сообществ фитопланктона прибрежной зоны Одессы (2000–2001, 2006–2013 гг.)

Анализ внутригодовых изменений величин ОВ отдельных таксономических групп в показатели обилия фитопланктона позволил выявить ряд особенностей таксономической перестройки сообществ. Ведущая роль в этом процессе принадлежит комплексу доминант–субдоминант, формирующему основной вклад в структурные показатели на протяжении различных годовых циклов (табл. 1). Изменения таксономической структуры представителей доминирующего комплекса (обозначены на рис. 6 серыми (доминант) и белыми (субдоминант) столбцами (дать цифры) имели выраженный асинхронный, «противофазный» (может, противоположный?) характер*. Это выражалось в периодической смене статуса доминанта внутри доминирующего комплекса. Отделы водорослей, выступающие доминантами и субдоминантами сообществ фитопланктона по среднегодовым значениям, поочередно демонстрировали максимальные вклады в анализируемые показатели. Для показателей $B_{\text{тгф}}$ и $S_{\text{тгф}}$ это были *Bacillariophyta* и *Dinophyta*, для $N_{\text{тгф}}$ доминантным мог быть также *Cyanophyta* (см. табл. 1). Однако в ряде случаев наблюдались отклонения. Условно можно выделить два типа таких отклонений. На некоторых участках годового цикла одна из приведенных в табл. 1 таксономических групп доминирующего комплекса не фиксировалась в составе сообщества. В других случаях ее представители присутствовали в структуре сообщества, но утрачивали статус доминанта или субдоминанта, поскольку их ОВ в B_c , S_c или N_c превышали показатели сопутствующей таксономической группы. При этом временно возникал альтернативный доминирующий комплекс, обозначенный на рис. 6 цветными столбцами. Утрата доминирующего статуса представителем

* Теоретически может быть как синхронный, так и асинхронный характер взаимных изменений комплекса доминант–субдоминант. Асинхронный характер обусловлен незначительными вкладами сопутствующих таксонов (см. табл. 2) и высокой вариабельностью вкладов представителей доминирующего комплекса.

доминирующего комплекса, в случае его присутствия в сообществе или исчезновения, связана с изменившимися условиям среды. В обоих случаях доминирующий статус переходит к ТГФ, соответствующей изменившимся условиям среды. В случае исчезновения представителя доминирующего комплекса из структуры сообщества эта ТГФ может быть условно названа «вытесняющей», а в случае его присутствия – «замещающей».

В период исследований отмечено 18 случаев вытеснения доминирующих ТГФ. Однако отдельно взятые такие случаи не могут быть проанализированы в соответствии с изменением удельной поверхности ТГФ, а лишь по принципу вытесняющей группы. В девяти из них вытесняемой по численности группой N являлись *Cyanophyta*, вытесняющей – *Dinophyta*. В двух случаях вытесняемой группой являлись *Dinophyta*, вытесняющей (по B и S) – *Cyanophyta*.

При одновременном отсутствии в структуре сообществ *Dinophyta* и *Cyanophyta* (6 случаев) «вытесняющей» становилась одна из сопутствующих групп. В единственном случае вытеснения *Bacillariophyta*, вытесняющей (по B и S) группой были представители *Prymnesiophyta*. Таким образом, при вытеснении одной из субдоминирующих групп (*Dinophyta* или *Cyanophyta*) вытесняющей была вторая. При одновременном их отсутствии или отсутствии основного доминанта их вытесняла одна из сопутствующих групп.

В отличие от рассмотренных случаев вытеснения 75 случаев замещения представителя доминирующего комплекса, зафиксированные в период исследований, могут быть сопоставлены с изменениями удельной поверхности ТГФ (табл. 3). Это ключевые моменты перестройки сообщества, связанные с кардинальными изменениями его таксономической и морфологической организации.

Сопоставление временных изменений удельной поверхности и относительных обилий таксономических отделов фитопланктона

Сопоставление внутригодовых изменений значений $S/W_{\text{тгф}}$ (рис. 3) и относительных вкладов $B_{\text{тгф}}$, $S_{\text{тгф}}$ и $N_{\text{тгф}}$ (рис. 6) показали, что отклонение распределения значений $S/W_{\text{тгф}}$ от общей последовательности распределения $S/W_{\text{то}}$ сопровождается «замещением» доминирующих ТГФ. Иначе, если при анализе морфологической структуры микроводорослей отдельной пробы фиксировалось отклонение от общей для фитопланктона последовательности распределения УП таксономических отделов (например, S/W *Cyanophyta* были ниже, чем S/W *Bacillariophyta*), это сопровождалось кардинальной перестройкой таксономической структуры. Динамическое равновесие комплекса доминант–субдоминант нарушалось, один из них утрачивал доминирующий статус и замещался представителем сопутствующей таксономической группы. Соответствия между возникающим при этом альтернативным доминирующим комплексом и отклонением от последовательности $(S/W)_{\text{то}}$ для 72 случаев замещения, выявленных в период исследований, приведены в табл. 3. Их можно условно разделить на три категории, когда отклонение от распределения $S/W_{\text{то}}$ сопровождается замещением доми-

Соответствия между парой доминант – субдоминант, формирующейся в результате «замещения» основного доминанта и отклонением распределения $S/W_{\text{тф}}$ от последовательности $S/W_{\text{то}}$

Дата	Альтернативный комплекс доминант–субдоминант			Отклонение распределения S/W
	<i>B</i>	<i>S</i>	<i>N</i>	
24.07.2000	+	+	Bacillario–Prymnesio	Prymnesio > Bacillario
16.10.2000	+	+	Bacillario–Dino	Chloro > Cyano
22.11.2000	+	+	Cyano–Chloro	Chloro > Cyano
01.10.2001	+	+	Bacillario–Dino	Chloro > Cyano
14.12.2006	+	+	Bacillario–Dino	Chloro > Cyano
27.02.2007	+	+	Bacillario–Chloro	Bacillario > Chloro
20.05.2008	+	+	Cyano–Chloro	Chloro >= Cyano
09.10.2008	+	+	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano
02.04.2009	+	+	Bacillario–Chloro	Bacillario > Cyano
04.09.2009	+	+	Chloro–Cyano	Bacillario > Cyano
06.11.2009	+	+	Chloro–Dino	Chloro > Cyano
03.12.2009	+	+	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano
15.06.2010	+	+	Chloro–Dino	Chloro > Cyano
07.10.2010	+	+	Bacillario–Cyano	Chloro > Cyano; Dino > Prymnesio
02.11.2010	+	+	Dino–Chloro	Chloro > Cyano
01.06.2011	+	+	Dino–Cyano	Chloro > Cyano
08.04.2012	+	+	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano Bacillario = Cyano
22.04.2012	+	+	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano
15.05.2012	+	+	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano
30.12.2012	+	+	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano
05.05.2013	+	+	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano
19.05.2013	+	+	Dino–Chloro	Chloro > Cyano
26.05.2013	+	+	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano
20.12.2000	+	Bacillario–Cyano	+	Chloro = Bacillario > Cyano
15.01.2001	+	Bacillario–Chloro	+	Chloro > Cyano
30.06.2013	+	Bacillario–Cyano	+	Bacillario > Cyano Dino > Prymnesio
25.01.2001	+	Bacillario–Prymnesio	Bacillario–Prymnesio	Chloro > Cyano Prymnesio = Eugleno
26.09.2007	+	Bacillario–Prymnesio	Bacillario–Eugleno	Dino >= Prymnesio
01.11.2007	+	Bacillario–Cyano	Cyano–Bacillario	Chloro > Cyano
19.05.2009	+	Dino–Cyano	Chloro–Cyano	Chloro = Cyano
14.04.2010	+	Bacillario–Eugleno	Bacillario–Eugleno	Eugleno > = Bacillario

09.11.2011	+	Dino–Cyano	Dino–Cyano	Eugleno > Cyano
24.01.2012	+	Bacillario– Eugleno	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano Bacillario = Cyano
16.04.2012	+	Bacillario–Chloro	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano
25.07.2012	+	Bacillario–Cyano	Bacillario–Cyano	Chloro > Cyano Dino > Prymnesio
15.09.2012	+	Bacillario– Cyano	Bacillario–Cyano	Chloro > Cyano Eugleno = Dino
18.10.2012	+	Dino–Cyano	Dino–Cyano	Chloro > Cyano
15.11.2012	+	Dino–Cyano	Bacillario–Cyano	Chloro > Cyano
23.11.2012	+	Bacillario–Cyano	Bacillario–Cyano	Chloro > Cyano
10.10.2006	Dino– Cyano	+	Dino–Cyano	Chloro > Cyano = Bacillario
01.06.2000	Bacillario– Cyano	Bacillario– Cyano	+	Eugleno > Chloro > Bacillario
22.07.2011	Dino– Cyano	Dino–Cyano	+	Bacillario > Cyano
04.06.2012	Dino– Cyano	Dino–Cyano	+	Bacillario > Cyano
04.09.2001	Dino– Eugleno	Bacillario– Eugleno	Bacillario– Eugleno	Dino > Eugleno
19.04.2006	Bacillario– Flagel	Bacillario– Chloro	Bacillario–Flagel	Flagel = Bacillario Chloro > Cyano
18.05.2007	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Cyano–Chloro	Chloro > Cyano ; (Flagel = Bacillario)
17.07.2007	Dino– Chloro	Dino–Chloro	Bacillario–Chloro	Bacillario > Chloro
24.06.2008	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Cyano–Chloro	Dino > Prymnesio
03.06.2009	Bacillario– Flagel	Bacillario–Flagel	Flagel–Chloro	Flagel = Bacillario, Chloro > Cyano
02.07.2009	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Chloro–Cyano	Bacillario = > Cyano
08.06.2010	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Chloro–Dino	Bacillario > Cyano
16.08.2010	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Cyano–Dino	Bacillario > Cyano
01.07.2011	Bacillario– Flagel	Bacillario–Flagel	Dino–Flagel	Flagel >= Bacillario
07.07.2011	Dino– Prymnesio	Dino–Prymnesio	Dino–Chloro	Dino = Bacillario > Prymnesio
26.04.2012	Bacillario– Cyano	Bacillario– Cyano	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano Bacillario > Cyano
29.04.2012	Bacillario– Cyano	Bacillario– Cyano	Cyano–Chloro	Chloro > Cyano Bacillario > Cyano
06.05.2012	Dino– Cyano	Cyano–Chloro	Cyano–Chloro	Chloro > Cyano
13.05.2012	Bacillario– Cyano	Bacillario– Cyano	Bacillario–Cyano	Bacillario > Cyano Dino = Prymnesio
20.05.2012	Dino– Cyano	Cyano–Chloro	Cyano–Chloro	Chloro > Cyano

08.06.2012	Bacillario– Cyano	Bacillario– Cyano	Bacillario–Cyano	Bacillario > Cyano
17.06.2012	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Dino–Cyano	Bacillario > Cyano
24.06.2012	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Dino–Cyano	Chloro > Cyano
29.07.2012	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Dino–Cyano	Bacillario > Cyano
14.09.2012	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Dino–Cyano	Chloro > Cyano Bacillario > Cyano
23.09.2012	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Dino–Cyano	Bacillario > Cyano
04.11.2012	Bacillario– Cyano	Cyano–Chloro	Cyano–Chloro	Chloro > Cyano Eugleno = Dino
02.12.2012	Bacillario– Cyano	Bacillario– Cyano	Bacillario–Chloro	Chloro > Cyano
02.06.2013	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Dino–Cyano	Chloro > Cyano
23.06.2013	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Dino–Cyano	Bacillario > Cyano
28.07.2013	Eugleno– Prymnesio	Eugleno– Prymnesio	Eugleno– Prymnesio	Dino = Prymnesio
17.08.2013	Bacillario– Prymnesio	Bacillario– Prymnesio	Bacillario– Prymnesio	Dino > Bacillario и Prymnesio
05.10.2012	Dino– Cyano	Dino–Cyano	Dino–Cyano	+
12.05.2013	+	+	+	Chloro > Cyano
07.07.2013	+	+	+	Dino > Eugleno, Prymnesio
14.07.2013	+	+	+	Dino = Prymnesio

Обозначения: *Dinophyta*–*Dino*, *Prymnesiophyta*–*Prymnesio*, *Euglenophyta*–*Eugleno*, *Bacillariophyta*–*Bacillario*, *Chlorophyta*–*Chloro*, *Cyanophyta*–*Cyano*, *Flagellata*–*Flagel*, + – доминирование стандартного комплекса.

нанта одного, двух или трех анализируемых показателей (табл. 3). Кроме того, выявлено четыре случая, когда наблюдалось либо замещение доминанта, либо отклонение от распределения $S/W_{то}$. Это были периоды спада обилия и, следовательно, наиболее низкой и разреженной выборки. Для таких случаев не анализировалась пространственная неоднородность распределения фитопланктона в исследуемой акватории – отбиралась одна локальная проба. Это позволяет рассматривать такие случаи как артефакты.

Обсуждение

Анализ эмпирических данных был основан на предположении, что ключевые процессы перестройки морфологической и таксономической структуры фитопланктона взаимосвязаны. Использование показателя

удельной поверхности для характеристики таксономических отделов фитопланктона позволило выявить ключевые процессы перестройки морфологической структуры (Зотов, 2005а). Они связаны с отклонением распределения значений S/W таксономических групп в природном сообществе фитопланктона от распределения значений $(S/W)_{то}$, полученных на основе анализа общей морфологической изменчивости этих групп. Графически этот процесс изображается как пересечение линий «трендов» временных изменений $(S/W)_{тгф}$ (рис. 3). Относительно структуры природного сообщества фитопланктона этот механизм является реакцией на изменение условий среды, размеров и формы клеток представителей ТГФ, позволяющее сопутствующей таксономической группе временно занять морфологическую «нишу» доминирующей на протяжении годового цикла таксономической группы. Функционально это связано с изменением потенциальной скорости автотрофного процесса, поскольку значение индекса удельной поверхности популяции, выраженное в $m^2 \cdot kg^{-1}$, характеризует площадь поверхности, приходящуюся на единицу продуцирующей биомассы. Чем больше эта площадь, тем интенсивнее протекает автотрофный процесс. Таким образом, в процессе «замещения» доминирующей группы занимается не только морфологическая, но и функциональная ниша.

Перестройка таксономической структуры фитопланктона связана с изменением величин относительного обилия представителей отдельных отделов микроводорослей, формирующих сообщество ТГФ. В качестве ключевых событий этой перестройки рассматривали перераспределение относительного обилия таксономических групп, приводящее к замещению доминирующей таксономической группы одной из сопутствующих групп. Этот подход определялся результатами анализа таксономической структуры фитопланктона СЗЧМ, для которой характерно наличие доминирующего комплекса, состоящего из двух ТГФ с максимальными показателями обилия (комплекс доминант–субдоминант) (рис. 4, табл. 2). Межгодовые отличия в циклических изменениях условий среды в ряде случаев приводили к смене таксонов, формирующих этот комплекс, поэтому он выделялся для каждого из годовых циклов (рис. 5, табл. 1). Анализ многолетних данных позволил выявить 72 случая замещения доминирующих таксонов по различным показателям обилия, связанных с ключевыми событиями морфологической перестройки фитопланктона, т. е. отклонением распределений показателей $S/W_{тгф}$ и $S/W_{то}$ (табл. 3).

Эту взаимосвязь можно рассматривать как структурный механизм, участвующий в регулировании интенсивности продукционного процесса в результате изменения условий среды. Такие изменения приводят как к росту показателя относительного обилия ТГФ, так и к отклонению распределения УП таксономических групп в природном сообществе от распределения, выявленного на основе анализа общей морфологической изменчивости этих групп.

Дискретность анализируемых данных не позволяет полностью описать динамику этого сложного и процесса, особенно для короткоциклического фитопланктона открытых морских экосистем, характе-

ризующихся сложной гидродинамикой и резкими изменениями комплекса при изменении условий среды. В периоды между отбором проб структура сообществ может изменяться. Но выявленные в ряде случаев последовательности замещений позволяют предположить его возможное поэтапное развитие. Так, например, на станции отбора проб 24.07.2000 *S/W Prymnesiophyta* превышала *S/W Bacillariophyta*, в связи с чем *Prymnesiophyta* становятся субдоминантом по численности. К 16.8.2000 *Bacillariophyta* не фиксируются в составе сообщества, т. е. происходит полное вытеснение доминанта. Представители *Prymnesiophyta* в этот период становятся субдоминантами не только по численности, но и по площади поверхности и биомассе. Тренды изменений *S/W Prymnesiophyta* и *Cyanophyta* при этом настолько сближаются, что представители другого промежуточного таксона *Chlorophyta*, также вытесняются из структуры сообщества (рис. 3). Следующий отбор показал снижение значений *S/W Prymnesiophyta* до значений $S/W_{то}$ этого отдела. В структуре сообщества вновь фиксируются представители *Bacillariophyta* и *Chlorophyta*, восстанавливается комплекс, доминирующий на протяжении данного годового цикла. Это позволяет предположить, что отмеченные в период исследований случаи вытеснения одного из доминантов возникают из-за предшествующего им замещения. Значение *S/W Prymnesiophyta* было промежуточным между значениями *S/W Bacillariophyta* до и после их вытеснения (рис. 3).

Отклонение от распределения $S/W_{то}$ наблюдалось также на других станциях с 01.07.2011 по 22.07.2011 (рис. 3). Так, 01.07.2011 *S/W Flagellata* равнялась таковой *Bacillariophyta*. При этом представители *Flagellata* заменили *Bacillariophyta* по численности, в то время как по биомассе и площади поверхности стали субдоминантом наряду с доминантом *Bacillariophyta*. В последующий период (07.07.2011) *S/W Bacillariophyta* резко снизилось, достигнув значений *S/W Dinophyta*. В свою очередь, значения *S/W Dinophyta* превышали таковые *Prymnesiophyta*, представители которых в этот период опережали *Bacillariophyta* по показателям *B* и *S/W*. Данная последовательность отражает влияние неблагоприятного для развития *Bacillariophyta* комплекса факторов среды, что привело к последовательному замещению диатомовых водорослей представителями сопутствующих таксонов по показателям УП.

Еще одним примером ряда последовательных изменений являются замещения, выявленные на 7 еженедельных станциях на полигоне 3 в период с 08.04.2012 по 20.05.2012. На всех станциях в этот период *S/W Chlorophyta* было выше такового *Cyanophyta*. В связи с этим на первых трех станциях *Chlorophyta* субдоминировали по численности, а 16.04.2012 и по биомассе. Величина $S/W Cyanophyta$ снизилась 29.04.2012, принимая значения ниже, чем $S/W Chlorophyta$ и *Bacillariophyta*. Поэтому *Cyanophyta* становятся субдоминантами по показателям *S* и *B*, в то время как статус субдоминанта по численности сохраняли представители *Chlorophyta*. На следующей неделе (06.05.2012) представители *Bacillariophyta* отсутствовали в структуре сообщества, произошло вытеснение. Это определило новое перераспределение в

структуре доминирующего комплекса. По численности и площади поверхности его формировали представители *Cyanophyta* и *Chlorophyta*, по биомассе – *Cyanophyta* и среднегодовой субдоминант *Dinophyta*. При следующем отборе (13.05.2012) представители *Bacillariophyta* вновь появились в структуре сообщества. Их S/W было выше, чем у *Cyanophyta* (которые занимали промежуточное положение между значениями S/W *Bacillariophyta* до и после вытеснения). Однако в этот период S/W *Prymnesiophyta* сравнивается с таковым *Dinophyta*, что сопровождается замещением *Dinophyta* представителями *Cyanophyta*. Субдоминирующий статус *Dinophyta* по биомассе 20.05.2012 восстанавливается (доминируют *Cyanophyta*), в то время как по численности и площади поверхности доминирует комплекс *Cyanophyta*–*Chlorophyta*. На следующей станции распределение S/W пришло в норму и сопровождалось восстановлением доминирующего комплекса *Bacillariophyta*–*Dinophyta*.

Аналогичная последовательность была выявлена на 10 еженедельных станциях полигона 3 с 05.05.2013 по 28.07.2013 (рис. 3). Кроме 7 случаев замещения эта последовательность наблюдалась на всех 3 станциях, на которых отклонения в распределении S/W не сопровождалась перестройкой доминирующего комплекса (рис. 6). Как отмечено ранее, низкая численность в условиях мозаичного распределения фитопланктона для открытого полигона со сложной гидродинамикой (отбирали 1 пробу на станции) позволяет с высокой вероятностью рассматривать эти пробы как артефакты. Их включение в длительный период последовательных замещений еще раз подтверждает это предположение. Однако нельзя исключать также фиксацию состояния сообщества, находящегося в процессе перестройки структуры, например в момент, когда изменившиеся условия среды определили появление в составе сообщества замещающих популяций, однако они еще не сформировали обилия, достаточного для перестройки доминирующего комплекса. Очевидно, что данный процесс не может произойти одномоментно и его продолжительность зависит от скорости продукционного процесса. Теоретически такие случаи должны фиксироваться при дискретном отборе проб со статистической частотой, возрастающей в периоды активной перестройки таксономической структуры.

Представляет интерес случай замещения, зафиксированный 19.04.2006: S/W *Chlorophyta* > S/W *Cyanophyta*, а S/W *Flagellata* = S/W *Bacillariophyta*. Соответственно, *Flagellata* приобретают статус субдоминанта по численности и биомассе, а *Chlorophyta* – по площади поверхности. Этот пример показывает не только сложность взаимосвязи таксономической и морфологической структуры сообщества в зависимости от условий среды, но и свидетельствует об отсутствии зависимости, согласно которой таксоны с высоким значением S/W регулируют изменения численности, и с низким – биомассы, хотя общая тенденция прослеживается (табл. 3).

Приведенные примеры показывают, что развитие взаимосвязанной

перестройки морфологической и таксономической структуры в каждом случае имеет индивидуальный характер, зависящий от изменений комплекса факторов среды. Каждый этап такой перестройки непосредственно связан с предшествующим. Однако, в целом, все выявленные варианты замещения могут быть сведены к трем:

1. При пересечении трендов изменений S/W доминанта и сопутствующей таксономической группы доминант замещается той или другой таксономической группой.

2. При пересечении трендов изменений S/W доминанта и сопутствующей таксономической группы она входит в состав доминирующего комплекса. При этом замещается не участвующий в пересечении трендов доминант.

3. При пересечении трендов изменений S/W двух сопутствующих групп одна из них (или обе) входит в состав доминирующего комплекса.

Для выявления механизмов и факторов, определяющих конкретные проявления эффекта удельной поверхности, необходимы дополнительные исследования. Теоретически его можно объяснить исходя из логики влияния факторов среды на таксономическую структуру сообществ и общих представлений о структурно-функциональной самоорганизации фитопланктона. Проявляясь в моменты кардинальной перестройки таксономической структуры, этот эффект непосредственно связан с представлением о годовой сукцессии фитопланктона. Межгодовые отличия этих циклических процессов определяются влиянием отличий в годовых циклах изменений условий среды. Общим для каждого из них является наличие доминирующего комплекса. Различия морфологической организации доминирующих таксономических групп соответствуют диапазону изменений потенциальной интенсивности функциональных процессов фитопланктона, определяемых спецификой воздействующих на него факторов. Так, три наиболее массовые группы — *Dinophyta*, *Bacillariophyta* и *Cyanophyta* — характеризуются минимальным, средним и максимальным значениями $S/W_{то}$ и, следовательно, способны регулировать интенсивность продукционного процесса во всем доступном фитопланктону диапазоне изменений этого показателя.

На протяжении годового цикла показатель обилия каждого из них неоднократно перераспределяется, отражая попеременное возрастание роли таксонов с различной функциональной активностью. Представители сопутствующих таксонов характеризуются значениями $S/W_{то}$, занимающими промежуточное положение между аналогичными показателями доминирующих групп. В условиях сформировавшихся годовых циклов роль сопутствующих таксономических групп особенно возрастает в периоды временных условий, неблагоприятных для развития основных годовых доминантов. Приобретая доминирующий статус, представители сопутствующего таксона включаются в протекающий с определенной интенсивностью функциональный процесс, что требует перестройки морфологической и, следовательно, функциональной организации. При этом процессе происходит инвазия в морфофункциональные ниши, занимаемые таксонами доминирующего комплекса.

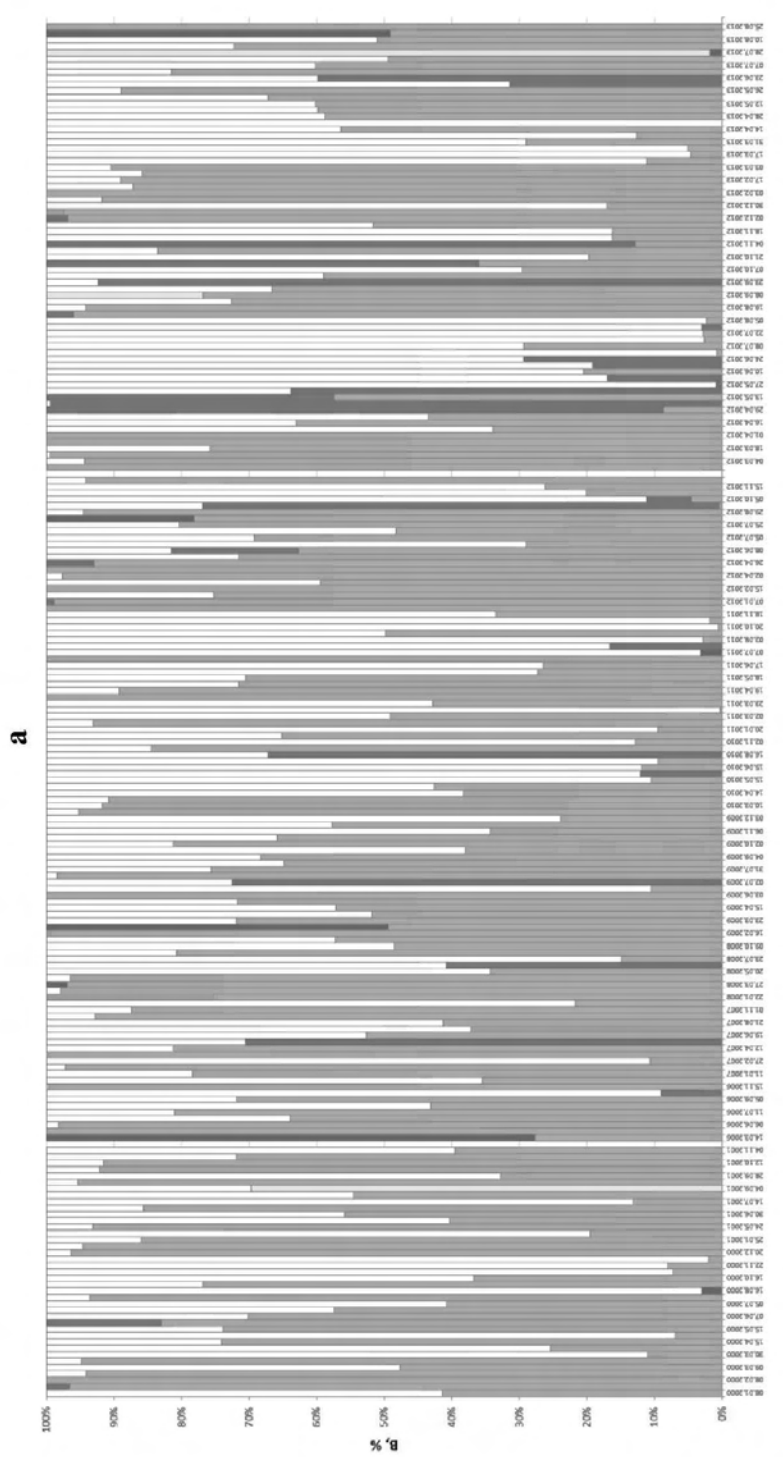
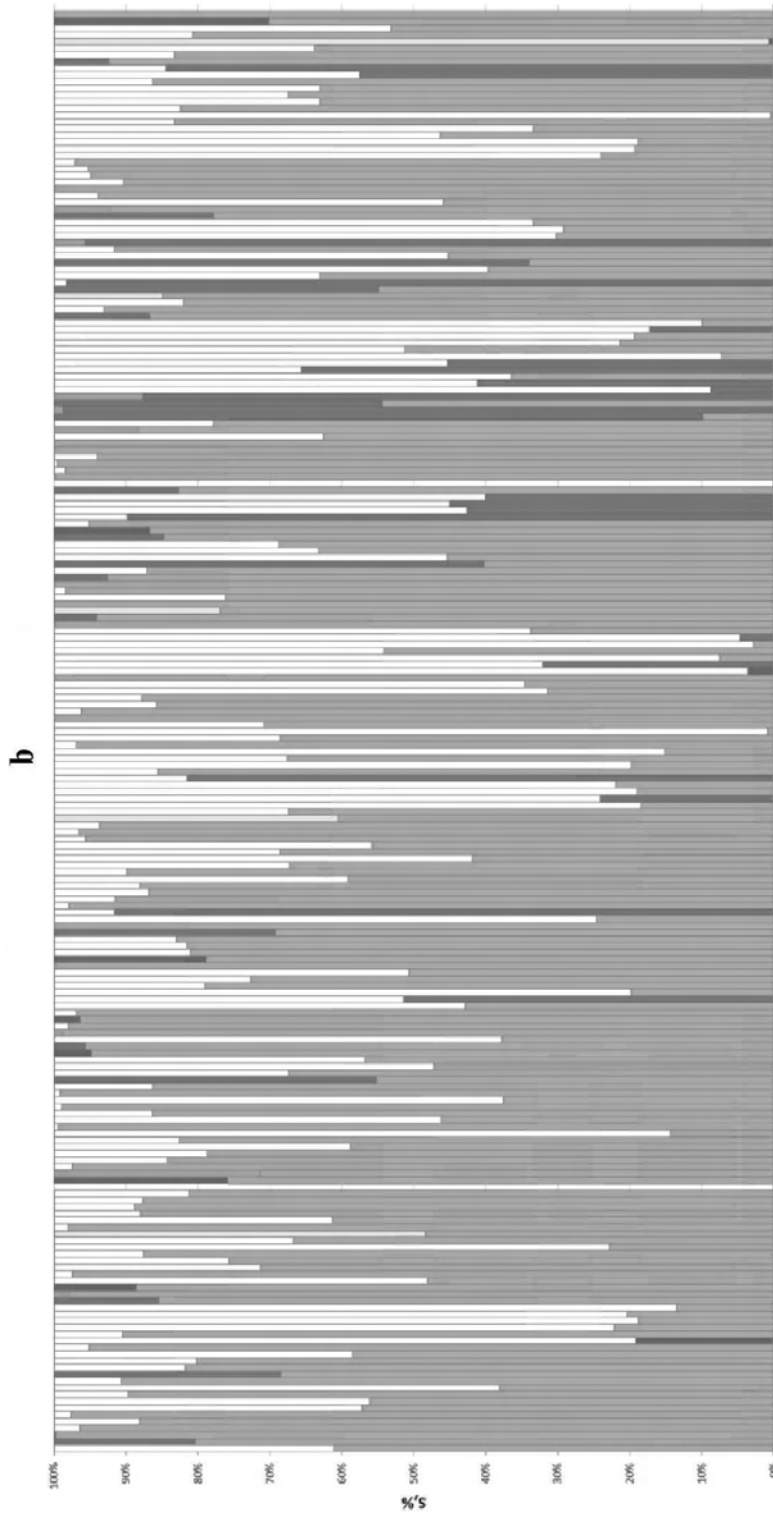
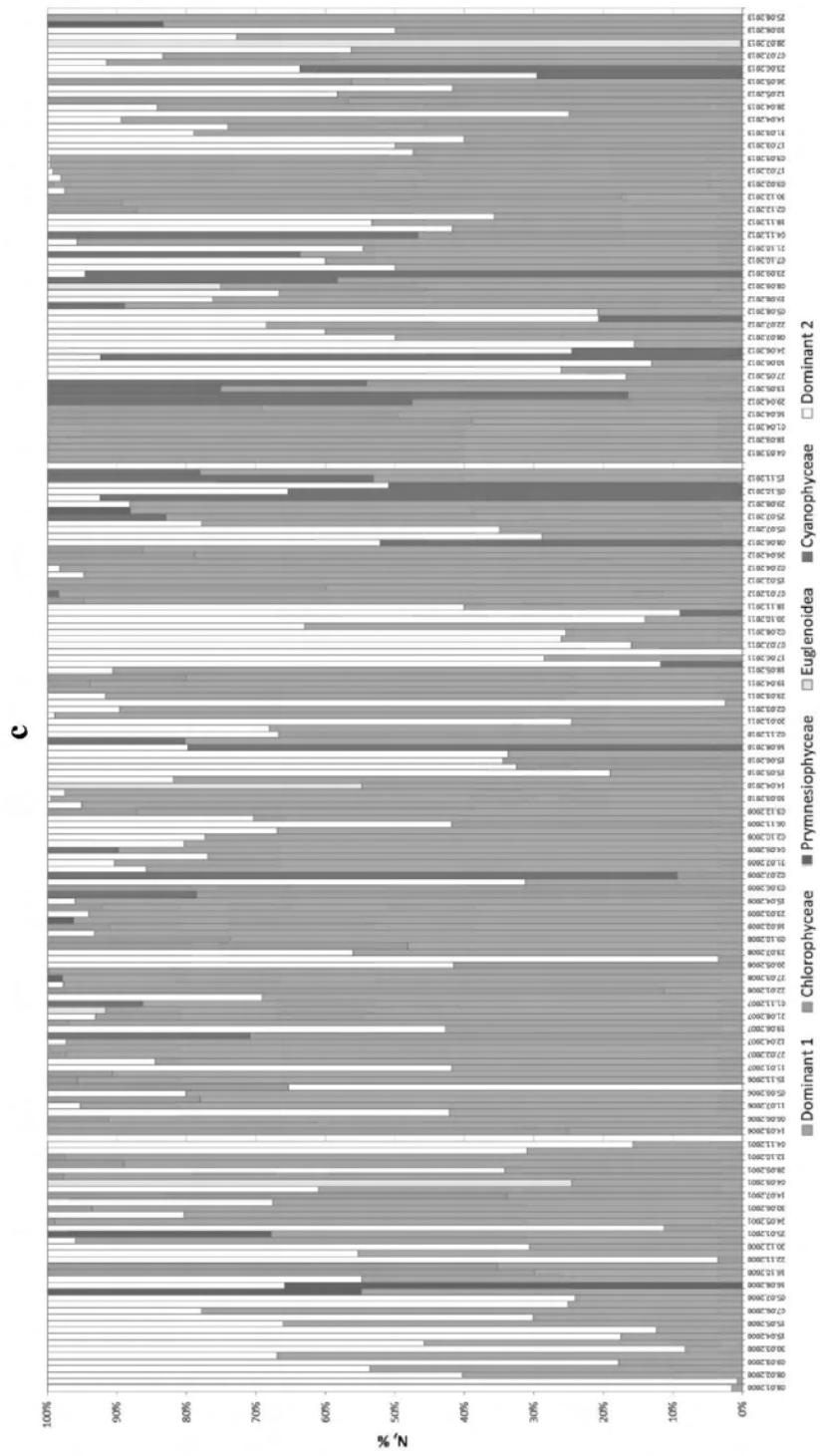


Рис. 6. Относительный вклад доминирующей и субдоминирующей таксономической группы в значения биомассы (B), площади поверхности (S) и численности (N) фитопланктона прибрежной зоны Одессы а – 2000–2001 гг., полигон 1; б – 2006–2013 гг., полигон 2; в – 2012–2013 гг., полигон 3



Продолжение рис. 6



Окончание рис. 6

Заключение

Взаимосвязь перестройки морфологической и таксономической структуры фитопланктона проанализирована на основе изменения характеристик удельной поверхности ($S/W_{\text{тф}}$) и относительного обилия ($N_{\text{тф}}$, $B_{\text{тф}}$, $S_{\text{тф}}$, %) таксономических групп в природных сообществах. Связь между изменениями морфологической и таксономической структуры таксономических групп интерпретируется в качестве проявления механизма структурно-функциональной самоорганизации фитопланктона, регулирующего интенсивность продукционного процесса в связи с изменением условий среды. В качестве критерия перестройки морфологической структуры фитопланктона рассматривалось отклонение распределения значений УП таксономических групп в природном сообществе ($S/W_{\text{тф}}$) от распределения показателей, характеризующих общую внутритаксономическую изменчивость удельной поверхности этих таксонов ($S/W_{\text{то}}$), в качестве критерия перестройки таксономической структуры фитопланктона – превышение значений относительного обилия сопутствующих таксономических групп над величинами относительного обилия доминирующих таксономических групп. Этот процесс условно назван замещением доминирующих таксономических групп, формировавших на протяжении различных годовых циклов выраженный комплекс доминанта и субдоминанта.

Сопоставление многолетних эмпирических данных показало, что отклонение распределения удельной поверхности таксономических групп от распределения удельной поверхности этих таксонов сопровождается замещением доминирующих таксономических групп фитопланктона сопутствующими группами.

Выявленные варианты процесса замещения могут быть обобщены в три группы. 1. При отклонении между распределениями значений $S/W_{\text{тф}}$ и $S/W_{\text{то}}$ с участием доминирующей и сопутствующей таксономических групп данная доминирующая группа замещается одной из сопутствующих групп. 2. При отклонении между распределениями значений $S/W_{\text{тф}}$ и $S/W_{\text{то}}$ с участием одного из доминантов и сопутствующей таксономической группы данная сопутствующая группа замещает вторую группу доминирующего комплекса. 3. При отклонении между распределениями значений $S/W_{\text{тф}}$ и $S/W_{\text{то}}$ с участием двух сопутствующих групп одна из них (или обе) входит в состав доминирующего комплекса. Особенностью морфологической организации сообществ фито-планктона СЗЧМ является то, что доминировавшие таксономические группы *Dinophyta*, *Bacillariophyta* и *Cyanophyta* характеризуются минимальными, средними и максимальными значениями $S/W_{\text{то}}$, отражая весь диапазон морфологической изменчивости фитопланктона. Значения $S/W_{\text{то}}$ сопутствующих групп распределялись в диапазонах значений $S/W_{\text{то}}$ доминирующих групп, что отражает их замещающую роль в природных сообществах.

Найденный механизм представляет собой изменение размеров и формы представителей ТГФ, в результате которого сопутствующая таксономическая группа временно занимает «морфофункциональную нишу» доминирующей таксономической группы, формируя более высокий по сравнению с доминантом вклад в показатели обилия сообщества. Данный механизм направлен на оптимизацию интенсивности продукционного процесса в результате изменения условий среды и является существенным аргументом в необходимости использования показателя удельной поверхности как одного из индексов оценки качества водной среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев А.Г. *Экоморфология*. Киев: Наук. думка, 1986. 423 с.
- Зотов А.Б. Использование показателей поверхности одноклеточных водорослей для анализа структурно-функциональной организации фитопланктона. *Наук. зап. Терноп. педуніверситету*. Сер. Біологія. Тернопіль: Вид-во ТДПУ, 2005а. 4(27): 97–99.
- Зотов А.Б. Характеристика удельной поверхности таксономических отделов фитопланктона Одесского региона (Украина). *Альгология*. 2005б. 15(2): 195–204.
- Зотов А.Б., Руснак Е.М. Связь индексов поверхности сообществ с валовой первичной продукцией, концентрацией хлорофилла «а», численностью, биомассой и поверхностью сообществ фитопланктона. В кн.: *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь, 2005. Вып. 12. С. 554–564.
- Миничева Г.Г., Зотов А.Б., Косенко М.Н. *Методические рекомендации по определению комплекса морфо-функциональных показателей одноклеточных и многоклеточных форм водной растительности*. Одесса, 2003. 37 с. (Препр. / НАН Украины. Одес. фил. ИнБЮМ).
- Миничева Г.Г., Зотов А.Б., Косенко М.Н. Возможности использования методического аппарата морфофункциональной оценки водной растительности. *Мор. экол. журн.* 2004. 3(3): 78–94.
- Levich A.P. Variational modelling theorems and algocoenoses functioning principles. *Ecol. Model.* 2000. 131(2–3): 207–227.
- Zotov A.B. The use of specific surface index in analyzing the morpho-structural organization of phytoplankton. *Inter. J. Algae*. 2008. 10(4): 379–387. doi: 10.1615/InterJAlgae.v10.i4.70
- Utermohl H. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton methodik Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte Limnologie*. 1958. 9: 1–38.

Поступила 27 декабря 2017 г.

Подписала в печать Г.Г. Миничева

REFERENCES

- Aleev A.G. *Ecomorphology*. Kiev: Naukova Dumka Press, 1986. 423 p. [Рус.]
- Levich A.P. *Ecol. Model.* 2000. 131(2–3): 207–227.

- Minicheva G.G., Zotov A.B., Kosenko M.N. *Methodical recommendations for determining the complex morpho-functional indicators of unicellular and multicellular forms of aquatic vegetation*. Odessa, 2003. 37 p. (Preprint / NAS Ukraine, Odessa branch IBSS).
- Minicheva G.G., Zotov A.B., Kosenko M.N. *Mar. Ecol. J.* 2004. 3(3): 78–94. [Rus.]
- Zotov A.B. *Algologia*. 2005. 15(2): 195–204. [Rus.]
- Zotov A.B., Rusnak E.M. In: *Ecological safety of coastal and shelf zones and integrated use of shelf resources*. Sevastopol, 2005. Issue 12. P. 554–564.
- Zotov A.B. *Inter. J. Algae*. 2008. 10(4): 379–387. doi: 10.1615/InterJAlgae.v18.i2.70
- Zotov A.B. *Proceedings of Ternopil. Pedagog. Univ. Ser. Biology*. 2005a. 4(27): 97–99. [Ukr.]
- Utermohl H. *Mitteilungen Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte Limnologie*. 1958. 9: 1–38.

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2018, 28(3): 270–296

<https://doi.org/10.15407/alg28.03.270>

Zotov A.B.

Institute of Marine Biology, NAS of Ukraine,
37 Pushkinskaya Str., Odessa 65011, Ukraine

INTERRELATED CHANGES IN THE MORPHOLOGICAL AND TAXONOMICAL STRUCTURE OF PHYTOPLANKTON COMMUNITIES OF THE ODESSA COAST (THE BLACK SEA, UKRAINE)

The results of a long-term study of the interrelated changes (IRC) in morphological and taxonomical structures of phytoplankton (PP) in the coastal zone of the Black Sea near Odessa are presented. The IRC were analyzed using the indices of specific surface S/W and the characteristics of the relative abundance of taxonomic groups forming the PP communities. The study used a methodical approach in the search for key events during the annual cycles of PP development. Key events are cases when the sequence of distribution of S/W values of taxonomic groups in the natural PP community deviated from the range established on the basis of indices generalized for each taxonomic group. In parallel with changes in morphological structure, quantitative parameters of different taxonomic groups also changed. It was revealed that, in certain periods, the most abundant taxonomic groups give way to a dominant position in the community to accompanying groups, which make up the largest contribution to the quantitative indicators of phytoplankton. The indices of S/W calculated for *Dinophyta*, *Bacillariophyta*, and *Cyanophyta* dominating in the PP communities of the Odessa Coast during different annual cycles showed minimal, average, and maximum values. Accompanying taxonomic groups becoming dominants demonstrate S/W values distributed in the range of S/W values of dominants. An analysis of 72 cases of replacement of the dominant taxonomic groups during the period of study, revealed three main scenarios of this process. The IRC in the morphological and taxonomical structures of the PP community are considered as a mechanism of its structural self-organization regulating the intensity of the production process in response to changes in environmental conditions.

Key words: phytoplankton communities, taxonomic structure, morphological structure, specific surface, Black Sea