

УДК 574.24.581.132

Л.А. ПАУТОВА¹, В.А. СИЛКИН^{2,3}, А.В. ЛИФАНЧУК²

¹Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
Нахимовский просп., 36, 177998 Москва, Россия
e-mail: larisapautova@ocean.ru

²Южное отделение Ин-та океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
353467 Геленджик, Краснодарский край, Россия
e-mail: vsilkin@mail.ru

³Ин-т космических исследований РАН,
ул. Профсоюзная, 84/32, 177997 Москва, Россия

НОВЫЙ ДЛЯ ЧЕРНОГО МОРЯ ВИД *CHAETOCEROS MINIMUS* (*BACILLARIOPHYTA*): ПРИРОДНЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучены условия максимального развития нового для Черного моря вида морских планктонных водорослей – мелкоклеточной диатомеи *Chaetoceros minimus* (Levander) Marino, Giuffré, Montresor et Zingone. Обнаружен он весной 2005 г. в водах северо-восточного шельфа, в районе г. Геленджик. Отмечен также в лабораторных экспериментах по непрерывному культивированию природного сообщества фитопланктона. В конце мая 2006 г. *Ch. minimus* был зарегистрирован во время полевых наблюдений в водах северо-восточной части Черного моря в период интенсивного «цветения» кокколитофориды *Emiliania huxleyi* (Lohm.) Hay et Mohl. В июне 2011 г. он интенсивно развивался в накопительном режиме культивирования природного сообщества фитопланктона. Установлено, что *Ch. minimus* активно развивается при относительно высоких концентрациях фосфора и низких концентрациях азота. Максимальная удельная скорость роста этого вида значительно превышает таковую у *E. huxleyi*, поэтому он имеет высокую потенциальную возможность закрепления и даже доминирования в фитопланктоне с непредсказуемыми последствиями для экосистемы моря.

Ключевые слова: Черное море, фитопланктон, вселенцы, *Chaetoceros minimus*, азот, фосфор.

Введение

Проблема вселения новых видов в морские экосистемы приобрела глобальный характер. Особенно чувствительны к вселенцам экосистемы внутренних морей. Стал уже хрестоматийным пример вселения гребневика *Mnemiopsis leidyi* Agassiz в Черное море в 80-х годах прошлого века, существенно изменившего его экосистему (Виноградов и др., 1992). В фитопланктонном сообществе в последние годы также происходят изменения, которые наиболее заметны на уровне лидирующего комплекса

© Л.А. Паутова, В.А. Силкин, А.В. Лифанчук, 2013

видов. Эти изменения носят как сезонный, так и долговременный характер. В частности, отмечено усиление роли кокколитофорид в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря (Паутова и др., 2007; Микаэлян и др., 2011). Однако наибольшую настороженность вызывает появление видов, являющихся новыми для данного водоема. При интенсивном развитии они могут вызвать изменения в экосистеме, последствия которых трудно предсказать. Поэтому очень важно знать условия их массового развития.

Весной и ранним летом 2005–2006 гг. в северо-восточной части Черного моря была зарегистрирована новая для моря диатомовая водоросль *Chaetoceros thronsdonii* (Marino, Montresor et Zingone) Marino, Montresor et Zingone. Массовое развитие этого вида (до $3 \cdot 10^5$ кл./л) наблюдалось на ряде станций стандартного разреза от Голубой бухты (район Геленджика) к центру моря (Silkin et al., 2011). В лабораторных экспериментах были исследованы ростовые параметры *Ch. thronsdonii*, что позволило определить условия массового развития вида (Pautova et al., 2011).

В мае–июне 2005 и 2006 гг. в северо-восточной части Черного моря во время полевых наблюдений был выявлен еще один новый для Черного моря вид – мелкоклеточная диатомея *Chaetoceros minimus*. Обнаружен он также в опытах по непрерывному культивированию природного фитопланктона в 2005 г. В июне 2011 г. в экспериментах с накопительной культурой природного фитопланктона *Ch. minimus* демонстрировал интенсивный рост, что послужило основанием для изучения его ростовых характеристик.

Настоящее исследование посвящено изучению условий максимального развития нового для Черного моря вида *Ch. minimus* на основе результатов полевых наблюдений и лабораторных экспериментов, проведенных в 2005, 2006 и 2011 годах.

Материалы и методы

Полевые наблюдения. В мае–июне 2005 и 2006 гг. в рейсах НИС «Акванавт» и «Ашамба» были проведены исследования структуры фитопланктонного сообщества вод северо-восточной части Черного моря. Пробы отбирали при помощи зонда-батометра «Rozett» и 5-литрового батометра Нискина на станциях стандартного разреза от Голубой бухты (район Геленджика) к центру моря. Пробы концентрировали методом обратной фильтрации через ядерный фильтр с диаметром пор 1 мкм. В качестве фиксатора применяли нейтрализованный бурой 40 %-ный формалин до конечной 1 %-ной концентрации в пробе.

Подсчет числа клеток проводили в водном препарате на световом микроскопе при увеличениях 16x20 и 16x40, используя камеру Ножотта объемом 0,05 мл для нано- и пикопланктона и камеру Наумана объемом 1,0 мл для микропланктона. При расчете биомассы применяли метод «истинного объема» (Киселев, 1969), биомассу выражали в единицах сырой биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) и единицах углерода ($\text{мг С}/\text{м}^3$). Перевод сырой

биомассы в углеродные единицы осуществляли по формулам, учитывая систематическую принадлежность водорослей (Menden-Deuer, Lessard, 2000).

За уровень «цветения» принимали численность клеток, превышающую $1,0 \cdot 10^6$ кл./л. В вопросах номенклатуры руководствовались Identifying Marine Phytoplankton (1997), Throndsen et al. (2003); www.algaebase.org и www.marinespecies.org

Экспериментальные исследования. В период 2005–2011 гг. на базе Южного отделения Ин-та океанологии РАН (г. Геленджик) была проведена серия лабораторных экспериментов, в которых исследовалось влияние добавок нитратов и фосфатов на структуру фитопланктонного сообщества. Объектом исследования служила смешанная культура водорослей (кокколитофорид, диатомовых и динофитовых), полученная на основе природного сообщества фитопланктона. Для экспериментов использовали воду из поверхностного (0–50 см) слоя станции стандартного разреза от Голубой бухты к центру моря. Станция располагалась на срединном шельфе над глубиной 50 м. Морскую воду отбирали с борта дрейфующего судна пластиковой пятилитровой емкостью и разливали по бутылкам с одновременной фильтрацией через два слоя мельничного газа № 36 для удаления зоопланктона. Эксперименты проводили в колбах Эрленмейера емкостью 500 мл и объемом культуральной среды 200 мл. Добавки элементов минерального питания осуществляли в соответствии со схемой, представляющей собой план полного факторного эксперимента (ПФЭ) 2^2 (Максимов, Федоров, 1969), что позволяло использовать хорошо разработанный аппарат математического планирования экспериментов и представить результаты в виде уравнений регрессии (табл. 1).

Таблица 1

Экспериментальные исследования влияния добавок нитратов и фосфатов на рост природного фитопланктона

Номер опыта	Нитраты (X_1)	Фосфаты (X_2)
1	-	-
2	+	-
3	-	+
4	+	+

Примечание: (+) – с добавками элементов минерального питания: нитратов (KNO_3) и фосфатов (Na_2HPO_4), 12,1 – 14,3 мкмоль/л и 0,81 – 1 мкмоль/л соответственно; (-) – без этих добавок.

В исследованиях применяли аппарат для культивирования (термолюминостат), где температура среды поддерживалась на уровне температуры воды в море в этот период (19,5–21,0 °С). Интенсивность падающего света была постоянной (58–61 мкмоль/м² ФАР). Свето-темновой период составил 16:8. Эксперименты проводили в двух-трех повторно-

стях, статистическую обработку результатов осуществляли для 5 %-ного уровня значимости.

Во всех экспериментах применяли периодический (накопительный) режим культивирования. Добавки элементов минерального питания проводили однократно в начале каждого эксперимента. В то же время в эксперименте 2005 г. в одной из повторностей вариантов 3 и 4 (обозначенных как 3а и 4а) после 10 дней накопительного выращивания был осуществлен непрерывный (хемостатный) режим культивирования путем ежедневного отбора 25 % объема культуральной жидкости и замены ее таким же количеством отфильтрованной морской воды. Ежедневные добавки элементов минерального питания для непрерывной культуры в варианте 4а осуществляли по схеме варианта 4 (см. табл. 1). В варианте 3а они были существенно увеличены и составили: для азота 71,5 мкмоль/л, для фосфора – 32, 2 мкмоль/л.

Подсчет числа клеток водорослей проводили ежедневно в счетной камере Ножотта объемом 0,05 мл сразу после отбора части культуральной жидкости. Учитывались водоросли всех систематических и размерных групп, за исключением фракции пикопланктона (1–2 мкм).

Результаты и обсуждение

Полевые наблюдения. Новый для Черного моря вид диатомовых водорослей *Chaetoceros minimus* был впервые обнаружен в мае 2005 г. в северо-восточной части Черного моря при температуре воды на поверхности 18–21 °С и солености 16–18 ‰. На момент обнаружения вид отсутствовал в списке видов фитопланктона Черного моря (<http://phyto.bss.ibss.org.ua>). Клетки *Ch. minimus* одиночные, 2–3 мкм шир., 8–12 мкм дл. У клетки всего две щетинки. Они длинные, прямые, отходят от разных полюсов верхней и нижней створок клетки параллельно ее продольной оси. Такое расположение щетинок также является характерным для данного вида (Marino et al., 1991) наряду с вариантом, когда они отходят от одинаковых полюсов верхней и нижней створок.

Вид указан для Средиземного моря. Так, отмечено его массовое развитие в распресняемых лагунах и бухтах побережья Италии и Греции (Marino et al., 1991; Genitsaris et al., 2011). Проникновение *Ch. minimus*, как и других средиземноморских видов, в Черное море возможно в отдельные годы с системой ветровых течений через пролив Босфор (Silkin et al., 2011).

Наибольшего развития вид достигал в водах шельфа над глубиной 50 м, где его численность на горизонте 20 м составляла $1,6 \cdot 10^5$ кл./л. Повторные исследования, проведенные в тот же период в 2006 г., подтвердили присутствие *Ch. minimus* в фитопланктоне как шельфовых вод, так и вод открытого моря. В 97-м рейсе НИС «Акванавт» (24–28 мая 2006 г.) массовое развитие этой диатомеи (до $4,4 \cdot 10^5$ кл./л) зарегистрировано на двух станциях разреза (рис. 1, табл. 2). Вид вегетировал в верхнем 20-метровом слое воды (верхний перемешанный слой и слой се-

зонного термоклина) и лишь над 30-метровой глубиной в прибрежной полосе он был обнаружен в придонном слое ($1,0 \cdot 10^4$ кл./л).

Массовое развитие *Ch. minimus*, как и другой мелкоклеточной диатомовой водоросли *Ch. throssenii*, отмечалось при доминировании кокколитофориды *Emiliana huxleyi*, численность которой достигала уровня «цветения» на станциях 3460, 2461, 2463, 2470 и 2471. В это время численность кокколитофорид была максимальной (свыше $4,0 \cdot 10^6$ кл./л) за весь период исследований (2002–2011 гг.).

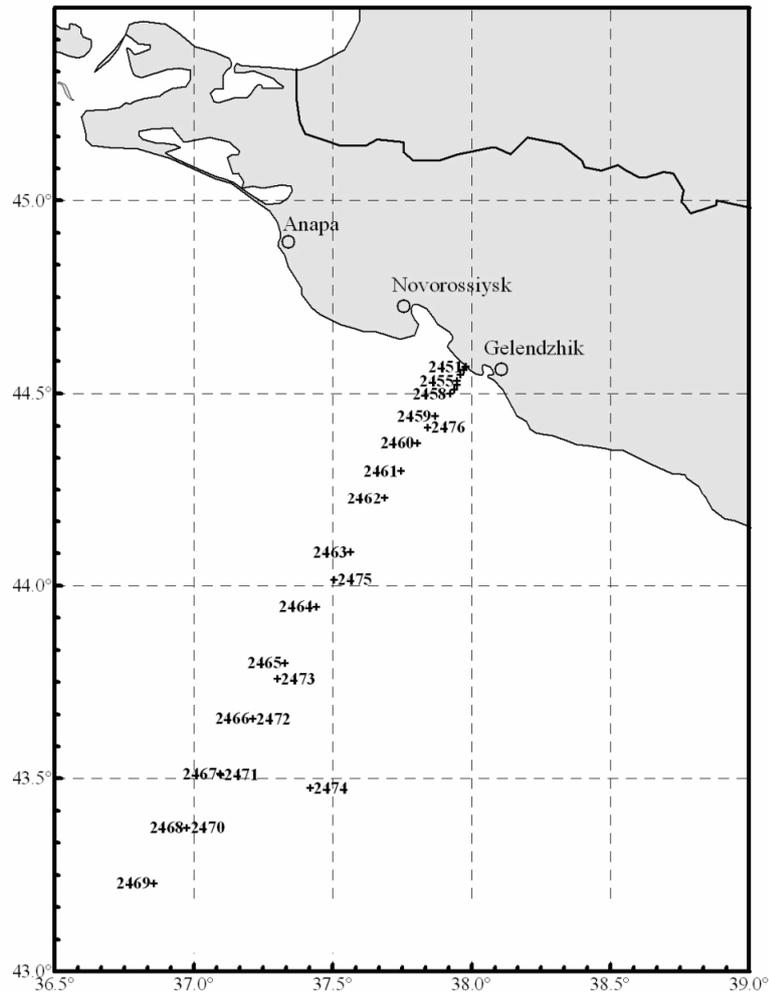


Рис. 1. Расположение станций в 97-м рейсе НИС «Акванавт» 24–28 мая 2006 г.

По показателю численности *Ch. minimus* следует отнести к черноморским субдоминантам, входящим в состав ведущего комплекса фитопланктона северо-восточной части моря. Во время наблюдений максимального развития кокколитофориды *E. huxleyi* достигала у поверхности

воды (горизонт 0 м), в то время как абсолютные максимумы численности *Ch. minimus* отмечены у верхней границы сезонного термоклина.

Лабораторные исследования 2005 г. В весенне-летний период 2005 г. одновременно с полевыми наблюдениями проводились лабораторные эксперименты с природным сообществом фитопланктона. В условиях накопительной культуры диатомея *Ch. minimus* не была зафиксирована, однако в двух вариантах непрерывной культуры (3а и 4а) этот вид был обнаружен.

Исходная культура была представлена практически одним видом – кокколитофоридой *Emiliana huxleyi*, биомасса которой в углеродных единицах составляла 92,76 % общей биомассы сообщества (рис. 2).

Таблица 2

Численность (кл./л) кокколитофориды *Emiliana huxleyi* и вида-вселенца *Chaetoceros minimus* 24-28 мая 2006 г. (97-й рейс НИС «Акванавт»)

Номер станции	<i>Ch. minimus</i>	<i>E. huxleyi</i>
2458	0	864000
2460	0	1152000
2461	320000	1024000
2462	0	269000
2463	0	2260000
2464	0	936000
2470	448000	3136000
2471	0	4416000



Рис. 2. Структура (по биомассе) фитопланктонного сообщества в пробе воды, взятой 23.05.2005 г.

Повышенные концентрации биогенных элементов стимулировали интенсивный рост кокколитофорид, и в накопительной культуре они

занимали доминирующее положение (рис. 3, А и 4, А). После перехода на непрерывный режим выращивания происходило вымывание кокколитофорид и замещение их диатомовыми водорослями. Развитие *Bacillariophyta* в варианте 4а имело неравномерный характер (рис. 3, В). В начальный период они росли по закону, близкому к экспоненциальному, с константой $0,34 \text{ сут}^{-1}$. С учетом разбавления максимальная скорость роста диатомовых водорослей в это время составляла $0,59 \text{ сут}^{-1}$. В дальнейшем биомасса диатомей достигала максимальных значений, а затем резко снижалась со скоростью $0,63 \text{ сут}^{-1}$. После переходного процесса диатомеи вновь интенсивно завоевывали пространство и имели прежний уровень биомассы. В процессе этих колебаний биомассы происходила смена доминирующих видов в диатомовом комплексе. В начальный период доминирующим по биомассе был крупноклеточный вид *Dactyliosolen fragilissimus* (Bergon) Hasle, его развитие имело неравномерный колебательный характер, к двадцатому дню инкубации он исчезал из фитоплена. В противофазе к нему развивался другой вид – *Pseudonitzschia pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle, его вклад в биомассу сообщества был также существенным.

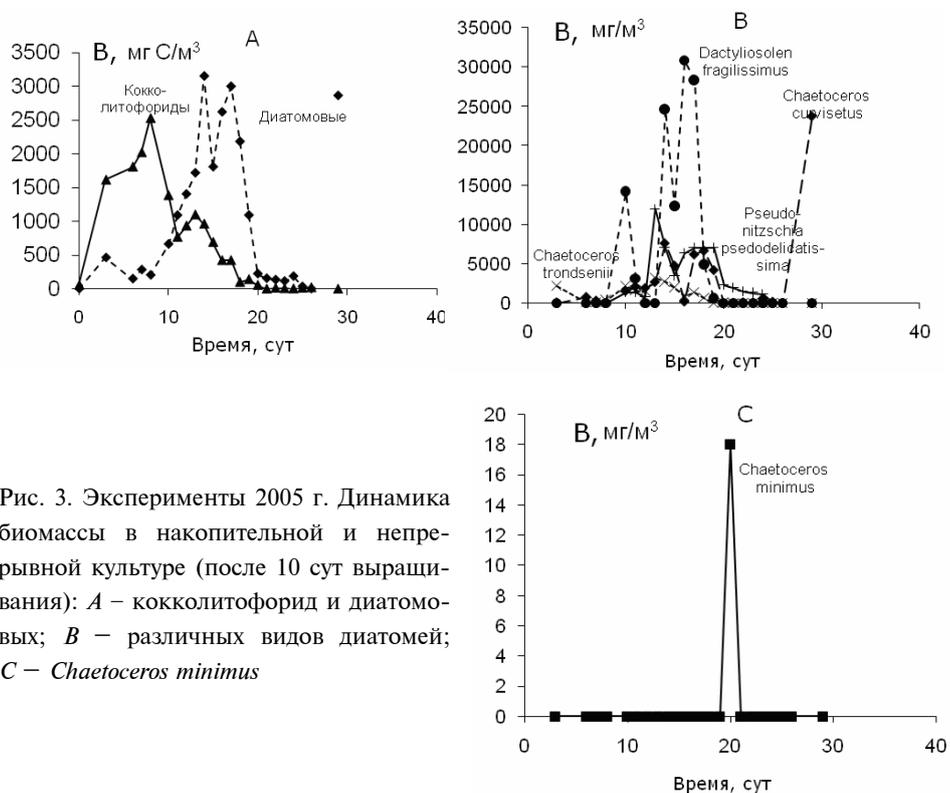


Рис. 3. Эксперименты 2005 г. Динамика биомассы в накопительной и непрерывной культуре (после 10 сут выращивания): А – кокколитофорид и диатомовых; В – различных видов диатомей; С – *Chaetoceros minimus*

В начальный период проточного режима выращивания третьим по значимости видом, определяющим биомассу сообщества, был *Chaetoceros curvisetus*, в конце эксперимента он становился единственным до-

минантом по биомассе. Периодически доминирующими по численности, но существенно не влияющими на суммарную биомассу фитопланктона видами были *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, *Chaetoceros socialis* Lauder и вид-вселенец *Ch. thronsenii*. На двадцатые сутки культивирования в фитопланктоне на короткое время появлялся *Ch. minimus* (рис. 3, С).

Развитие диатомовых водорослей в варианте 3а при переходе на проточный режим выращивания происходило вслед за развитием кокколитофорид, по экспоненциальному закону с константой $0,54 \text{ сут}^{-1}$ (рис. 4, А). С учетом скорости потока максимальная удельная скорость роста составила $0,79 \text{ сут}^{-1}$. После включения проточного режима развивались *S. costatum* и *Ch. socialis*, затем отмечался интенсивный рост *P. pseudodelicatissima*, затем вновь доминировали по биомассе *S. costatum* и *Ch. socialis* (рис. 4, В).

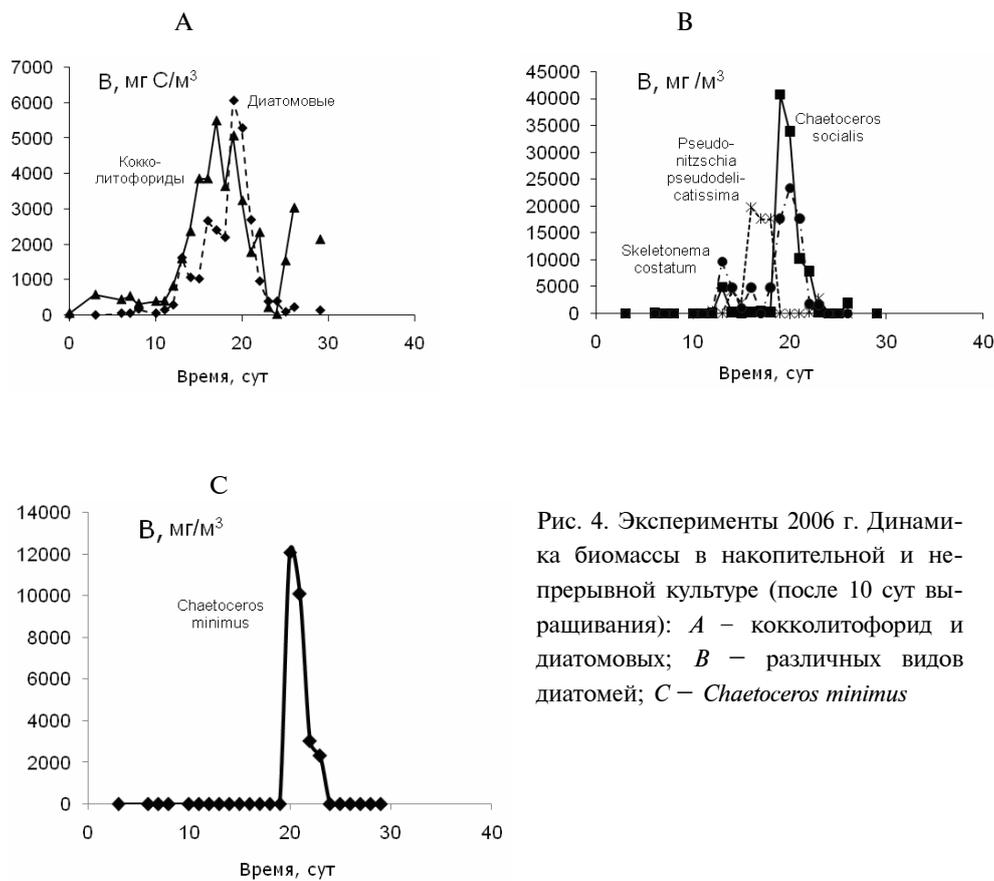


Рис. 4. Эксперименты 2006 г. Динамика биомассы в накопительной и непрерывной культуре (после 10 сут выращивания): А – кокколитофорид и диатомовых; В – различных видов диатомей; С – *Chaetoceros minimus*

Среди минорных видов, имеющих относительно небольшой вклад в биомассу диатомовых, практически в течение всего эксперимента присутствовала мелкоклеточная диатомея *Ch. thronsenii*. Кроме того, параллельно с *P. pseudodelicatissima* развивалась диатомовая водоросль *Ch. curvisetus*, которая к концу эксперимента стала доминирующей. На двадцатые сутки наблюдался взрывообразный рост *Ch. minimus*, а затем

снижение его биомассы (рис. 4, С). При этом биомасса снижалась не только вследствие вымывания, но и в результате деградации клеток, скорость которой составляла $0,30 \text{ сут}^{-1}$.

Лабораторные эксперименты 2011 г. С 2007 по 2010 гг. *Chaetoceros minimus* ни при полевых наблюдениях, ни в многочисленных лабораторных экспериментах с добавками азота и фосфора не фиксировался. В 2011 г. полевые исследования в прибрежных районах и на станциях открытого моря не зарегистрировали массового развития этой диатомеи. В июне 2011 г. в лабораторных условиях были проведены два эксперимента с добавками азота и фосфора. В первом эксперименте (с 2 июня 2011 г.) данная диатомея не была выявлена. Во втором эксперименте (с 24 июня 2011 г.) наблюдалось интенсивное ее развитие, что позволило определить условия максимального развития этой водоросли (рис. 5).

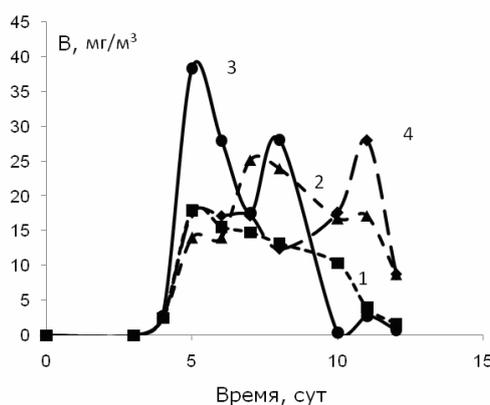


Рис. 5. Динамика биомассы (B) диатомеи *Chaetoceros minimus* в различных вариантах эксперимента (с 24.06.2011)

Максимальное накопление биомассы вида находилось в пределах $18\text{--}45 \text{ мг/м}^3$. Наибольшие уровни биомассы наблюдались в варианте 3, где добавлялся только фосфор. Для более детального выяснения влияния добавок азота и фосфора на накопление клеток вида-вселенца рассчитывали уравнение регрессии (в скобках указано значение доверительного интервала):

$$W_{\max} (\text{мг/м}^3) = 26,85 - 3,4 N + 5,15 P - 7,11 N \cdot P \quad (3,42)$$

Из уравнения следует, что максимальный эффект достигался при добавке только фосфора. Одновременное добавление азота и фосфора не приводило к повышению биомассы и, соответственно, к увеличению доли этого вида в сообществе. Данные полевых наблюдений свидетельствуют о том, что в северо-восточной части Черного моря могут складываться условия для массового развития вида-вселенца — мелкоклеточной диатомеи *Chaetoceros minimus*. Максимальная численность ее ($4,4 \cdot 10^5 \text{ кл./л}$), зарегистрированная в конце мая 2006 г. в водах глубокого бассейна, намного превышала таковую для морей сходных широт Тихого и Атлантического океанов (Aké-Castillo et al., 2004; Shevchenko et al., 2006; Genitsaris et al., 2011).

В Черном море массовое развитие *Ch. minimus* в 2005, 2006 и 2011 гг. было сопряжено с весенне-летним «цветением» кокколитофорида *Emiliania huxleyi*. Известно, что цветение кокколитофорид происходит в условиях сформировавшегося остроградиентного сезонного термоклина при снижении концентрации нитратов (Paasche, 2001; Iglesias-Rodriguez et al., 2002). В результате наших исследований установлено, что в северо-восточной части Черного моря весенне-летнее «цветение» кокколитофориды *E. huxleyi* происходит в условиях низких концентраций азота и фосфора в верхнем перемешанном слое воды над сезонным термоклином. При этом фактором, лимитирующим ее рост, является фосфор (Силкин и др., 2009). Можно предположить, что мелкоклеточная диатомея *Ch. minimus*, развиваясь одновременно с *E. huxleyi*, имеет сходные с ней кинетические характеристики. То же можно полагать и в отношении другой мелкоклеточной диатомеи – вида-вселенца *Ch. thronsdensii* (Pautova et al., 2011), массовое развитие которого, одновременно с *Ch. minimus*, сопровождало «цветение» кокколитофориды *E. huxleyi* в мае 2005 г. Однако перекрытие экологических ниш этих трех видов было только частичным. Подробная планктонная съемка свидетельствует о том, что максимумы численности этих мелкоклеточных диатомовых и кокколитофориды всегда были пространственно разобщены – максимальная численность *E. huxleyi* регистрировалась у поверхности воды (слой 0–50 см), а диатомей – у верхней границы сезонного термоклина (*Ch. minimus*) и на двухметровой глубине у верхней границы суточного термоклина (*Ch. thronsdensii*).

В экосистеме Черного моря кокколитофориды присутствуют постоянно и в последнее время занимают доминирующее положение в сообществе фитопланктона (Микаэлян и др., 2011). В то же время диатомовые виды-вселенцы появляются в составе лидирующего комплекса эпизодически и не играют столь существенной роли в формировании количественных показателей планктонного фитоплана. Чтобы установить причину этого явления, необходимо экспериментально определить условия максимального роста этих видов.

Основная информация о ростовых параметрах *Ch. minimus* была получена в экспериментах 2011 г. Экспериментальные работы сопровождались наблюдением за изменением структуры планктонного фитоплана в море. В начале июня «цветения» кокколитофорид на шельфе северо-восточной части моря еще не отмечалось, их численность не превышала $3 \cdot 10^5$ кл./л, а доля в общей биомассе фитопланктона составляла 30 %. Значительную часть биомассы формировали традиционные для Черного моря диатомовые: *Chaetoceros affinis*, *Ch. curvisetus*, *Skeletonema costatum*, которые можно считать индикаторами повышенной концентрации азота (Паутова и др., 2011).

В середине июня, по мере исчерпания азота в поверхностном слое воды, эти диатомовые водоросли полностью уходили из планктона; чис-

ленность кокколитофориды *Emiliana huxleyi* возростала на порядок и 16.06.2011 г. на шельфовой станции достигала $3,1 \cdot 10^6$ кл./л, а ее доля в общей биомассе – 89,1 % (рис. 6).

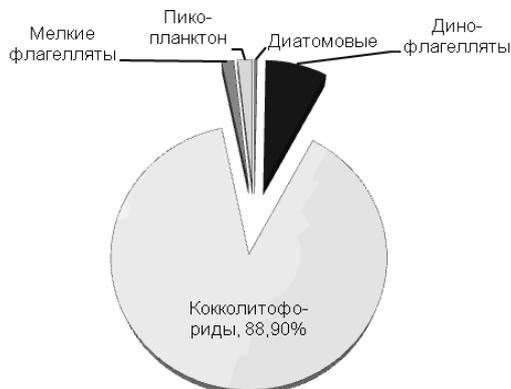


Рис. 6. Структура фитопланктонного сообщества на станции наблюдения 14.06.2011 г.

Мощный взрывообразный рост *Chaetoceros minimus* был зарегистрирован 24.06.2011 г. только в эксперименте 2 в период интенсивного «цветения» кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (в эксперименте 1, проведенном на воде, взятой 02.06.2011 г., т.е. до начала «цветения» *E. huxleyi*, роста *Ch. minimus* не отмечено). Из результатов эксперимента 2 следует, что рост *Ch. minimus* наиболее чувствителен к концентрации фосфора (см. рис. 4, табл. 3). Поэтому можно полагать, что константа полунасыщения для процесса поглощения фосфора у вида-вселенца будет сходна с таковой кокколитофориды *E. huxleyi* (Силкин и др., 2009), а, возможно, даже превосходить последнюю.

Таблица 3

Оценки количественных показателей *Chaetoceros minimus*: биомассы в стационарной фазе роста W_{\max} , максимальных удельных скоростей роста μ_{\max} и деградации D биомассы в опытах с накопительной культурой (с 24.06.2011 г.)

Параметр	Вариант эксперимента			
	1	2	3	4
W_{\max} , мг/м ³	18	25	40–45	18–25
μ_{\max} , сут ⁻¹	2,6	2,2	2,5–2,85	2,6
D , сут ⁻¹	0–0,12	0,24–1,7	0,33	0–0,61

В современном фитопланктоне северо-восточной части Черного моря основные изменения происходят в системе диатомовые – кокколитофориды (Паутова и др., 2011). Основным механизмом регуляции этих флуктуаций является изменение концентрации основных биогенных элементов – азота и фосфора (как абсолютных их концентраций, так и их стехиометрических соотношений), а также скорости поступления элементов минерального питания в верхний продуцирующий слой

(Паутова, 2003). Увеличение концентрации нитратов в морской воде стимулирует рост традиционных для моря диатомовых водорослей, и, напротив, увеличение концентрации фосфатов приводит к усилению роста кокколитофорид. Иначе, фактором, лимитирующим рост диатомовых водорослей, является азот, а кокколитофорида *E. huxleyi* – фосфор (Силкин и др., 2009; Паутова и др., 2011).

В случае с видом-вселенцем *Ch. minimus*, демонстрирующим кинетические параметры, сходные с *E. huxleyi*, речь идет о диатомовой водоросли, характеризующей переходное состояние планктонного фитопланктона – от превалирования традиционных диатомовых доминант (*Chaetoceros curvisetus*, *Skeletonema costatum*, *Proboscia alata*, *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*, *Dactyliosolen fragilissimus*), рост которых лимитируется концентрацией азота при достаточной обеспеченности фосфором, к доминированию кокколитофорида *E. huxleyi*, рост которой возможен при низких концентрациях обоих элементов (Силкин и др., 2009).

Переходные виды (или виды переходного состояния планктонного фитопланктона) должны иметь константу полунасыщения для процесса поглощения одного элемента питания, сходную с кокколитофоридой *E. huxleyi*, а для другого элемента – несколько отличающуюся от нее. В случае с *Ch. minimus* это сходные параметры по азоту и различные – по фосфору, т.е. различия имеют место в рамках только одного лимитирующего фактора. Речь идет о тонкой регуляции, осуществляемой за счет различий в стехиометрических соотношениях азота и фосфора (когда концентрация фосфора изменяется, а концентрация азота остается неизменной).

Эксперименты со смешанными культурами, полученными на основе природного сообщества фитопланктона, подтверждают этот вывод. Так, в опыте 4а, где концентрации азота и фосфора были относительно низкими, а их соотношение высоким, приближающемся к соотношению Редфилда, *Ch. minimus* демонстрировал слабый рост. В опыте 3а при отношении азота к фосфору намного ниже соотношения Редфилда вид-вселенец активно рос и создавал высокую биомассу. Подобные условия, благоприятные для развития вида, в северо-восточной части Черного моря складываются в конце весны – начале лета (Yakushev et al., 2007), т.е. в тот же период, когда наблюдается «цветение» кокколитофорида *E. huxleyi* (Mikaelyan et al., 2005; Паутова и др., 2007). Именно в таких условиях чаще всего и происходит интенсивное развитие кокколитофорид, на что указывалось ранее (Lessard et al., 2005).

Другая мелкоклеточная диатомея – вид-вселенец *Ch. thronsenii*, достигшая уровня массового развития в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря в мае–июне 2005–2006 гг., имеет константу полунасыщения для фосфора несколько ниже, а для азота – выше, чем у кокколитофорида *E. huxleyi* (Silkin et al., 2011). Согласно литературным данным (Абросов, Ковров, 1977; Силкин, Хайлов, 1988; Tilman, 1977), стационарное сосуществование двух видов в открытой системе возмож-

но, если их рост лимитируется разными факторами. Если принять, что состояние фитопланктонного сообщества в море в исследованный период было близко к стационарному, то *Ch. throndsenii* и кокколитофорида имеют разные ограничивающие рост факторы: для *E. huxleyi* это фосфор, а для *Ch. throndsenii* – азот. Именно поэтому отмечалось успешное сосуществование этих двух видов в 2005–2006 гг. на всей акватории северо-восточной части Черного моря.

Что касается *Ch. minimus*, то здесь наиболее вероятна конкуренция с кокколитофоридой *E. huxleyi* за один и тот же элемент питания – фосфор. Вероятно, вследствие более высокой потребности в этом элементе по сравнению *E. huxleyi*, распространение *Ch. minimus* по акватории северо-восточной части моря было ограниченным.

Таким образом, мелкоклеточные диатомовые виды-вселенцы *Chaetoceros minimus* и *Ch. throndsenii* можно выделить в особую группу, которая в системе «традиционные диатомовые – кокколитофорида» занимает промежуточное положение. Оба вида, также как и кокколитофорида *Emiliana huxleyi*, способны расти при низких концентрациях азота и фосфора. Усиление роста *Ch. minimus* связано с повышением концентрации фосфора на фоне неизменно низкой концентрации азота, при этом потребность вида в фосфоре выше, чем у *E. huxleyi*. Диатомея *Ch. minimus*, максимальная удельная скорость роста которой значительно превышает таковую у *E. huxleyi* и *Ch. throndsenii*, имеет высокую потенциальную возможность закрепления и даже доминирования в фитопланктоне с непредсказуемыми последствиями для экосистемы моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросов Н.С., Ковров Б.Г. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. – Новосибирск: Наука, 1977. – 170 с.
- Виноградов М.Е., Сапожников В.В., Шушкина Э.А. Экосистема Черного моря. – М.: Наука, 1992. – 112 с.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. – Л.: Наука, 1969. – Т. 1. – 657 с.
- Максимов В.Н., Федоров В.Д. Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования организмов. – М.: Изд-во МГУ, 1969. – 128 с.
- Микаэлян А.С., Силкин В.А., Паутова Л.А. Развитие кокколитофорид в Черном море: межгодовые и многолетние изменения // Океанология. – 2011. – 51, № 1. – С. 45–53.
- Паутова Л.А. Фитопланктон Печорского моря // Печорское море. Системные исследования. – М.: Море, 2003. – С. 171–194.
- Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Силкин В.А. Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части Черного моря в период массового развития *Emiliana huxleyi* в 2002–2005 гг. // Океанология. – 2007. – 47. – № 3. – С. 408–417.
- 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. — Новороссийск: Изд-во КубГУ, 2011. — С. 118–129.
- Силкин В.А., Хайлов К.М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. — Л.: Наука, 1988. — 230 с.
- Силкин В.А., Паутова Л.А., Микаэлян А.С. Рост кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (Lohmann) Hay et Mohler в северо-восточной части Черного моря, лимитированный фосфором // Альгология. — 2009. — **19**, № 2. — С. 135–143.
- Aké-Castillo J.A., Guerra-Martínez S.L., Zamudio-Reséndiz M.E. Observations on some species of *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) with reduced number of setae from a tropical coastal lagoon // Hydrobiologia. — 2004. — **524**, N 1. — P. 203–213.
- Genitsaris S., Moustaka-Gouni M., Kormas K.A. Airborne microeukaryote colonists in experimental water containers: diversity, succession, life histories and established food webs // Aquat. Microbiol. Ecol. — 2011. — **62**. Suppl. — P. 139–152.
- Identifying Marine Phytoplankton / Ed. C.R. Toma. — San-Diego: Acad. Press, 1997. — 858 p.
- Iglesias-Rodríguez M.D., Brown C.W., Doney S.C. et al. Representing key phytoplankton functional groups in ocean cycle models: Coccolithophorids // Global Biogeochem. Cycles. — 2002. — **16**, N 4. — P. 1–20.
- Lessard E.J., Merico A., Tyrell T. Nitrate: phosphate ratios and *Emiliana huxleyi* blooms // Limnol. Oceanogr. — 2005. — **50**. — P. 1020–1024.
- Marino D., Giuffrè G., Montresor M., Zingone A. An electron microscope investigation on *Chaetoceros minimus* (Levander) comb. nov. and new observations on *C. thronsenii* (Marino et al.) comb. nov. // Diatom. Res. — 1991. — **6**. — P. 317–326.
- Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationship for dinoflagellates, diatom, and other protistplankton // Ibid. — 2000. — **45**. — P. 569–579.
- Mikaelyan A.S., Pautova L.A., Pogosyan S.I., Suchanova I.N. Summer bloom of coccolithophorids in the northeastern Black Sea // Oceanology. — 2005. — **45**. Suppl. 1. — P. 127–138.
- Paasche E. A review of the coccolithophorid *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions // Phycologia. — 2001. — **40**. — P. 503–529.
- Pautova L.A., Silkin V.A., Mikaelyan A.S., Lukashova T.A. The growth of new species in the Black Sea: *Chaetoceros thronsenii* in natural and experimental conditions // Intern. J. Algae. — 2011. — **13**, N 3. — P. 1–15.
- Shevchenko O.G., Orlova T.Yu., Hernandez-Becerril D.U. The genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) from Peter the Great Bay, Sea of Japan // Bot. Mar. — 2006. — **4**. — P. 236–258.
- Silkin V.A., Abakumov A.I., Pautova L.A. Coexistence of nonnative and Black sea phytoplankton species: discussion of invasion hypotheses // Rus. J. Biol. Invas. — 2011. — **2**, N 4. — P. 256–264.
- Thronsen J., Hasle G.R., Tangen K. Norsk kystplanktonflora. — Oslo: Almatel forlag, 2003. — 341 s.
- Tilman D. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach // Ecology. — 1977. — **58**. — P. 338–348.
- Yakushev E.V., Arhipkin V.S., Antipova E.A., Kovaleva I.N., Chasovnikov V.K., Podymov O.I. Seasonal and interannual variability of hydrology and nutrients in the Northeastern Black Sea // Chem. and Ecol. — 2007. — **23**. — P. 29–41.
- <http://phyto.bss.ibss.org.ua>

Поступила 30 июля 2012 г.
Подписала в печать Г.Г. Миничева

L.A. Pautova¹, V.A. Silkin^{2,3}, A.V. Lifanchuk²

¹P.P. Shirshov Institute of Oceanology, RAS,
36, Nakhimovskiy St., 117997 Moscow, Russia
e-mail: larisapautova@ocean.ru

²Southern Branch of P.P. Shirshov Institute of Oceanology, RAS,
353467 Gelendzhik, Krasnodar Region, Russia
e-mail: vsilkin@mail.ru

³Institute of Space Research, RAS,
84/32, Profsoyuznaya St., 177997 Moscow, Russia

NEW FOR BLACK SEA SPECIE *CHAETOCEROS MINIMUS* (BASILLARIOPHYTA):
NATURAL OBSERVATIONS AND EXPERIMENTAL RESEARCHES

New for Black Sea algae species – small cell diatomea *Chaetoceros minimus* (Levander) Marino, Giuffré, Montresor et Zingone was discovered in spring 2005 in northeastern shelf water with maximum abundance $1.6 \cdot 10^5$ cell/L. In this period specie was registered in experimental work of natural phytoplankton continuous culture. In the end of May 2006 *Ch. minimus* was discovered in the water of northeastern part of Black Sea ($4.4 \cdot 10^5$ cell/L) in the period of intensive bloom of coccolithophore *Emiliana huxleyi* (Lohm.) Hay et Mohl. In June 2011 this alien specie had intensive growth in the bath phytoplankton culture. By used experiments with nitrogen and phosphorus supply it was showed that the growth of *Ch. minimus* will be intensive in relatively high phosphorus concentration and low nitrogen concentration. Maximal specific growth rate of *Ch. minimus* is considerably exceeded this parameter of *E. huxleyi* and this alien specie has high capability to intrude in ecosystem and to be dominant specie in phytoplankton. The consequence of this introduction will be unpredictable.

Key words: Black Sea, alien specie, phytoplankton, *Chaetoceros minimus*, nitrogen, phosphorus.