

УДК 574.24.581.132

**Л.А. ПАУТОВА<sup>1</sup>, В.А. СИЛКИН<sup>2,3</sup>, А.С. МИКАЭЛЯН<sup>1</sup>, Т.А. ЛУКАШЕВА<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова РАН,  
Нахимова просп., 36, 177998 Москва, Россия  
e-mail: larisapautova@yahoo.com

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

<sup>3</sup>Ин-т космических исследований РАН,  
ул. Профсоюзная, 84/32, 17997 Москва, Россия

### ***CHAETOCEROS THRONDSENII* (BACILLARIOPHYTA) – НОВЫЙ ДЛЯ ЧЕРНОГО МОРЯ ВИД: РОСТ В ПРИРОДНЫХ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ**

В мае-июне 2005 г. в северо-восточной части Черного моря на шельфе, склоне и в открытой части моря отмечалось массовое (до  $1,92 \cdot 10^5$  кл/л) развитие нового для Черного моря вида – центрической диатомовой водоросли *Chaetoceros throndsenii* (Marino, Montresor & Zingone) Marino, Montresor & Zingone. В массе развивалась также кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (Lohm.) Hay et Mohl., численность клеток которой достигала уровня «цветения». Экспериментальные исследования природных популяций фитопланктона показали, что развитие *Ch. throndsenii* стимулирует одновременная добавка азота и фосфора. Полное вымывание клеток этого вида в непрерывной (хемостатной) культуре происходило при скорости обмена среды  $0,25 \text{ сут}^{-1}$ . При скорости протока  $0,15 \text{ сут}^{-1}$  наблюдалось непродолжительное (7 сут) сосуществование вида-вселенца и диатомеи *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle. Максимальная скорость роста вида-вселенца в течение первых трех суток после включения протока составила  $1,4 \text{ сут}^{-1}$ . Максимальная скорость деградации клеток *Ch. throndsenii* ( $0,5 \text{ сут}^{-1}$ ) отмечена в фазе отмирания накопительной культуры при одновременном добавлении азота и фосфора. Необходимым условием существования этого вида в природе является низкая ( $< 0,15 \text{ сут}^{-1}$ ) скорость обмена воды в верхнем перемешанном слое (наличие устойчивой стратификации) и относительно низкие концентрации азота и фосфора.

Ключевые слова: вселенцы, *Chaetoceros throndsenii*, кокколитофориды, азот, фосфор, фитопланктон, культивирование.

#### **Введение**

В весенний и раннелетний период 2004–2006 гг. в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря отмечалось появление новых для Черного моря видов (Паутова и др., 2007, 2009). Так, в мае-июне 2005 г.

© Л.А. Паутова, В.А. Силкин, А.С. Микаэлян, Т.А. Лукашева, 2012

зарегистрирован новый вид диатомовой водоросли *Chaetoceros thronsdensii* (= *Miraltia thronsdensii* Marino, Montresor & Zingone), который развивался как на шельфе, так и в открытой части моря. С 2007 г. вид в фитопланктоне не встречался. Причины появления этого вида и его интенсивного развития в фитопланктоне, а затем полного исчезновения остаются неясными.

Очевидно, этот вид следует рассматривать как чужеродный и его появление в фитоценозе — следствие сложных процессов, происходящих в экосистеме моря. Для понимания этих процессов следует выяснить механизмы регуляции структуры и продуктивности планктонных сообществ. Чтобы осуществить эту задачу, необходимо использовать различные методы исследований, которые должны включать наряду с полевыми наблюдениями и экспериментальные исследования природных популяций фитопланктонных сообществ. Им отводится важная роль в выявлении конкурентного потенциала инвазийного вида относительно традиционных для данной экосистемы видов. Нужно исследовать ростовые характеристики инвазийного и традиционных видов в накопительной и непрерывной культурах при влиянии различных факторов среды. Новый вид *Ch. thronsdensii* развивается в море совместно с кокколитофоридой *Emiliania huxleyi*. В предыдущем нашем исследовании были определены ростовые характеристики кокколитофориды и показано, что в природных условиях основным лимитирующим рост фактором является концентрация фосфора (Силкин и др., 2009).

Целью данной работы было исследование роста нового для Черного моря вида — центрической диатомовой водоросли *Ch. thronsdensii* в природных и экспериментальных условиях. Нам предстояло определить ростовые характеристики этого вида, а также условия доминирования этого вида в накопительной и непрерывной культурах при изменении концентрации азота и фосфора.

### Материалы и методы

Новый для Черного моря вид *Ch. thronsdensii* (= *Miraltia thronsdensii*) впервые был отмечен 23.05.2005 г. на северо-восточном шельфе в районе Голубой бухты (г. Геленджик) на станции гл. 50 м. Численность клеток водоросли в поверхностном слое воды составляла  $4,1 \times 10^4$  кл/л.

Вид был представлен мелкими одиночными клетками диам. 2–4 мкм и выс. 8–12 мкм. Каждая клетка имела только две щетинки — по одной на верхней и нижней створке. Щетинка нижней створки направлена по центральной оси клетки, щетинка верхней створки — почти перпендикулярно к ней. Длина щетинок — около 80 мкм. Этот вид приводится также для Средиземного (Hasle, Syvertsen, 1996; Vilicic et al., 2009) и Балтийского морей (Hällfors, 2004).

Полевые наблюдения. Основные данные о распределении этой диатомовой водоросли в акватории северо-восточной части Черного моря были получены в 80-м рейсе НИС «Акванавт» (9–13 июня 2005 г.) Станции наблюдений находились на стандартном разрезе в открытом

море в 65 милях от берега (р-н Голубой бухты) (рис. 1, табл. 1). Пробы отбирали 5-литровыми батометрами, концентрировали методом обратной фильтрации, затем фиксировали 1 %-ным нейтральным формалином. Идентификацию видов и подсчет клеток проводили на световом микроскопе «Эргавал» при увеличении 16x20 и 16x40 в счетных камерах Нажотта объемом 0,05 мл и Наумана объемом 1,0 мл. Биомассу рассчитывали методом «истинного объема» (Киселев, 1968).

В вопросах номенклатуры руководствовались "Identifying Marine Phytoplankton" (1997), учитывая последние литературные данные (Trondsen et al., 2003) и [www.algaebase.org](http://www.algaebase.org).

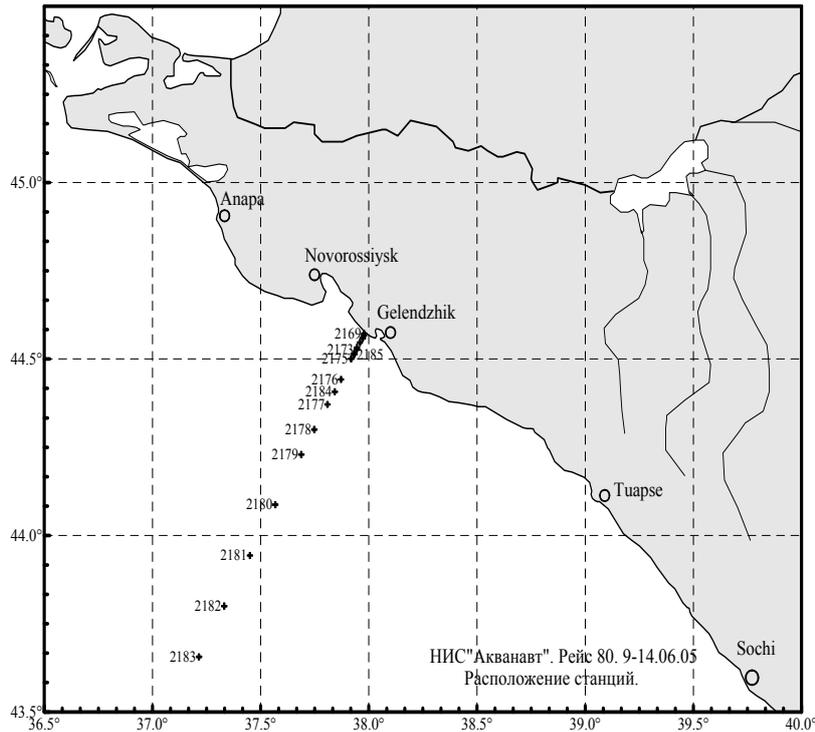


Рис. 1. Расположение станций в 80-м рейсе НИС «Акванавт» 9 (14.06.2005 г.)

**Экспериментальные исследования.** В мае 2005 г. в береговой лаборатории ЮО ИО РАН (г. Геленджик) были проведены эксперименты по изучению влияния концентраций основных элементов минерального питания (азота и фосфора) на рост диатомовой водоросли *Ch. thronsenii*. Исходным материалом для исследования служила природная популяция фитопланктона. Воду отбирали из поверхностного (0–50 см) слоя на одной из станций срединного шельфа, где глубина составляла 50 м. Часть воды сразу же пропускали через камеру обратной фильтрации для концентрирования водорослей и определения структуры природного сообщества фитопланктона на момент начала исследований.

Остальную часть отфильтровывали через два слоя мельничного газа с диаметром ячейки 180 мкм для удаления мезозoopланктона и доставляли в береговую лабораторию.

Исследования проводили в колбах Эрленмейера емкостью 500 мл с объемом культуральной среды 200 мл в каждой. Колбы помещали в установку для культивирования водорослей (термолюминостат), где температура среды поддерживалась на уровне, соответствующем температуре морской воды в месте отбора проб (19,0–21,0 °С). Интенсивность падающего света была в пределах 58–61 мкмоль/м<sup>2</sup> ФАР. Светотемновой режим составлял 16:8.

В эксперименте поддерживали накопительный (периодический) режим культивирования. Добавки элементов минерального питания (нитратов в форме KNO<sub>3</sub> и фосфатов в форме Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>) внесли в начале эксперимента по схеме, представленной в табл. 2.

Таблица 1

Соотношение численности чужеродного вида *Chaetoceros trondsenii* и кокколитофориды *Emiliana huxleyi* на станциях разреза от Голубой бухты в глубь моря 9–14 июня 2005 г (поверхностный слой воды)

Станция	<i>Chaetoceros trondsenii</i>	<i>Emiliana huxleyi</i>
	кл/л	кл/л
2168	144000	399600
2169	140000	263200
2170	192000	984000
2171	8000	1000000
2172	168000	944530
2173	6400	1248000
2174	12800	1190400
2175	32000	627200
2176	16000	299000
2177	29000	691200
2178	60000	592000
2179	19200	586670
2180	45000	1344000
2181	58000	1622400
2182	19200	554670
2183	5600	668270

Объем добавок рассчитывали таким образом, чтобы концентрация азота в морской воде увеличилась на 12,1–14,3 мкМ, а фосфора – на 0,81–1,0 мкМ.

Схема опытов (см. табл. 2) представляла собой план полного факторного эксперимента (ПФЭ)  $2^2$  (Максимов, Федоров, 1969), что позволило привести результаты в виде уравнений регрессии. Основным показателем для расчета уравнений регрессии служила численность клеток водоросли в стационарной фазе накопительной культуры  $N_{ст}$ .

Таблица 2

План и результаты эксперимента по изучению влияния добавок нитратов и фосфатов на рост *Chaetoceros thronsdense*

Вариант	NO <sub>3</sub>	PO <sub>4</sub>	Численность, 10 <sup>6</sup> кл/л
1	-	-	11±0.95
2	+	-	16.8±0.8
3	-	+	20.8±3.2
4	+	+	42.8±2

Эксперименты осуществляли в двух-трех повторностях. Статистическую обработку результатов проводили для 5 %-го уровня значимости.

В дополнение к исследованиям в периодическом режиме после достижения культурой стационарной фазы в одной из повторностей вар. 3 и в двух повторностях вар. 4 (вар. 3.1 и 4.1, 4.2) был осуществлен непрерывный (хемостатный) режим выращивания. В вар. 3.1 и 4.1 этот режим осуществлялся путем ежедневного отбора 25 % объема культуральной жидкости и замены ее таким же количеством отфильтрованной морской воды, в вар. 4.2 таким образом замещали 15 % культуральной среды. Концентрация элементов минерального питания в добавляемой жидкости для вар. 4.1 и 4.2 соответствовала таковой в вар. 4 периодической культуры (см. табл. 2). В вар. 3.1 добавляли и азот, и фосфор, но их концентрации были увеличены: для азота 71,5, для фосфора 32,2 мкМ. Продолжительность каждого эксперимента в накопительном и в непрерывном режиме выращивания составила 22–26 сут.

Проведенный в течение эксперимента контроль чистоты культур свидетельствовал о том, что во всех вариантах и повторностях отсутствовали представители более высоких трофических уровней (в частности, инфузории и амёбы).

Ежедневно в нефиксированных пробах регистрировали численность клеток водорослей в счетной камере Ножотта объемом 0,05 мл под световым микроскопом.

### Результаты исследований

Природные наблюдения. В июне 2005 г. интенсивное развитие *Ch. thronsdense* наблюдалось на всех станциях разреза (см. табл. 1). Максимальная численность клеток этого вида отмечалась на станциях шельфа ( $1,92 \cdot 10^5$  кл/л). При продвижении в глубь моря концентрация клеток снижалась и на самой удаленной от берега станции не превышала  $5,6 \cdot 10^3$  кл/л. Одновременно с этой водорослью в море наблюдалось ин-

тенсивное развитие кокколитофориды *Emiliana huxleyi*, численность которой достигала уровня «цветения» на станциях в открытом море (см. табл. 1).

**Накопительная культура.** Развитие водоросли *Ch. thronsdonii* во всех вариантах шло по классической кривой накопительной культуры (рис. 2, 3). Однако в зависимости от концентрации азота и фосфора стационарной фазы развития вид достигал в разные сроки. Так, в варианте без добавок азота и фосфора стационарная фаза накопления данной диатомеи наступала на 14-е сут культивирования, при добавлении азота – на 11–12-е сут. Добавление только фосфора сокращало время достижения стационарной фазы до 9 сут. При одновременном добавлении азота и фосфора максимальная численность чужеродного вида была отмечена на 3-и сут культивирования.

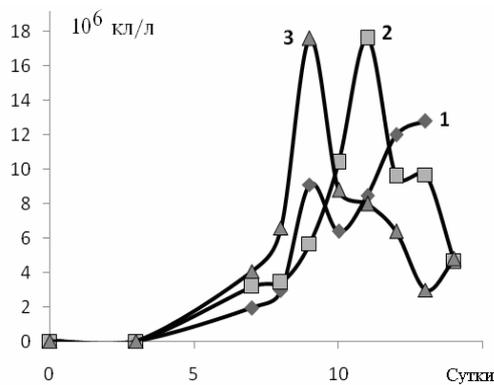


Рис. 2. Динамика численности *Chaetoceros thronsdonii* в вар. 1–3 эксперимента, проведенного с накопительной культурой в соответствии с планом табл. 2

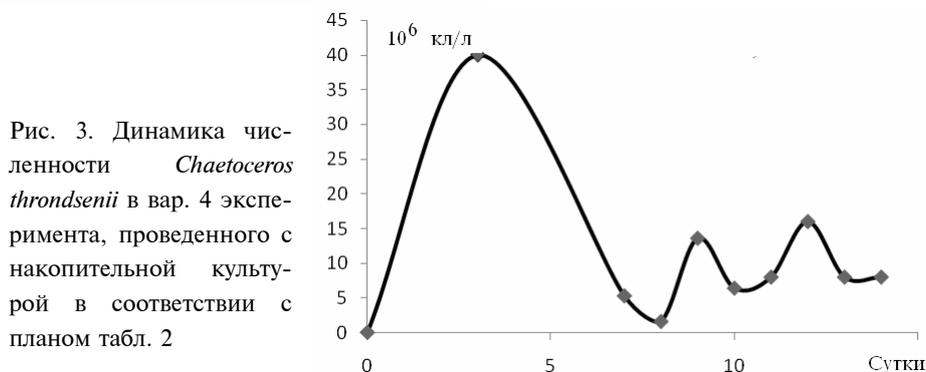


Рис. 3. Динамика численности *Chaetoceros thronsdonii* в вар. 4 эксперимента, проведенного с накопительной культурой в соответствии с планом табл. 2

Первоначальная концентрация азота и фосфора определяла максимальную численность *Ch. thronsdonii* в накопительной культуре  $N_{ст}$ . Минимальный уровень накопления клеток в варианте без добавок –  $11 \cdot 10^6$  кл/л. Максимальная численность вида ( $44 \cdot 10^6$  кл/л) была достигнута в вар. 4, где одновременно добавляли азот и фосфор (см. табл. 2).

Уравнение регрессии, отражающее влияние добавок азота и фосфора на этот показатель, имеет вид:

$$N_{ст} (10^6 \text{ кл/л}) = 23 + 6.53 N + 8.53 P + 4.1 N \cdot P \quad (2.33),$$

где N, P – добавка азота и фосфора. В скобках указан доверительный интервал. Из уравнения следует, что только одновременная добавка азота и фосфора повышает численность данного вида в море.

Максимальная скорость роста *Ch. thronsdensei* в накопительной культуре ( $1,23 \text{ сут}^{-1}$ ) отмечена в вар. 4 при одновременном добавлении азота и фосфора.

**Непрерывная культура.** После включения протока (9-е сут) в вар. 3.1 и 4.1 численность клеток и биомасса *Ch. thronsdensei* увеличивались во всех вариантах и достигали максимальных значений на 14-е сут (рис. 4). Однако уровень максимального накопления зависел от концентрации азота и фосфора на входе. При одинаковой скорости протока  $0,25 \text{ сут}^{-1}$  максимальная численность клеток была отмечена в вар. 3, где концентрация азота и фосфора в поступающей среде была значительно выше, чем в остальных вариантах. Затем в этих вариантах численность клеток снижалась по закону, близкому экспоненциальному, и вид практически полностью вымывался из культуры.

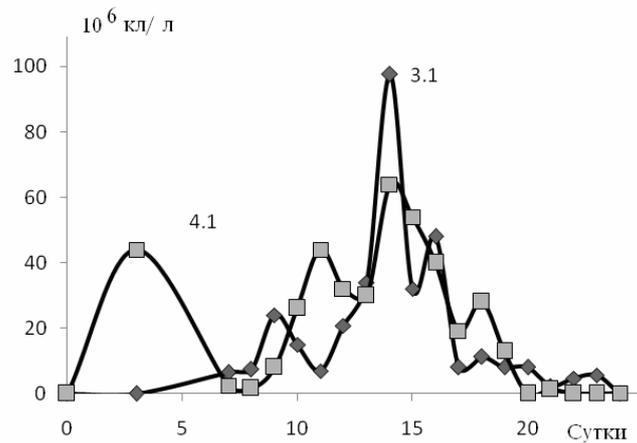


Рис. 4. Динамика численности *Chaetoceros thronsdensei* в вар. 3.1 и 4.1 эксперимента, проведенного с непрерывной культурой при скорости протока  $0,25 \text{ сут}^{-1}$

В вар. 4.2 (рис. 5) численность и биомасса *Ch. thronsdensei* возрастали после включения протока и стабилизировались с 14-го до 21 дня культивирования (от 40 до  $88 \cdot 10^6$  кл/л). Далее численность и биомасса клеток этого вида снижались, он замещался другим видом – *Ch. curvisetus*. С 14 по 21 сут культивирования *Ch. thronsdensei* сосуществовал с другой диатомеей – *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*. Максимальные скорости роста *Ch. thronsdensei* отмечены в вар. 3.1 и 4.1 в течение 3-4 дней после включения непрерывного режима ( $1,25$  и  $1,4 \text{ сут}^{-1}$  соответственно).

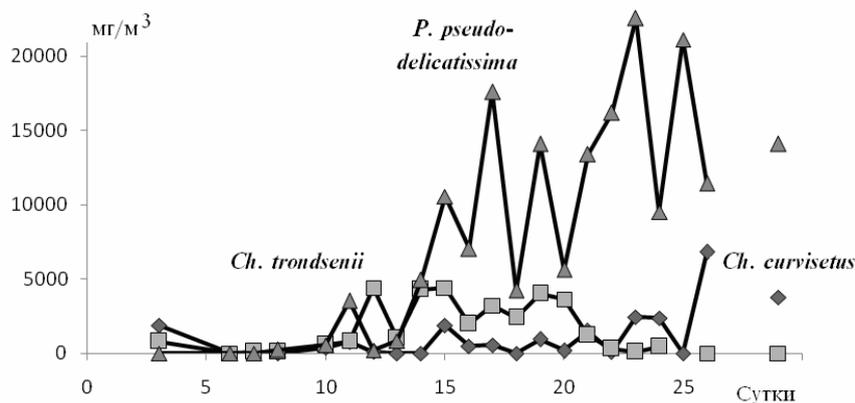


Рис. 5. Динамика биомассы *Chaetoceros thronsdensei* и сопутствующих видов в варианте 4.2 эксперимента, проведенного с непрерывной культурой при скорости протока 0,15 сут<sup>-1</sup>

**Деграляция биомассы.** После достижения максимальной численности (биомассы) клеток *Ch. thronsdensei* как в накопительной, так и в непрерывной культурах наблюдалось значительное их снижение. Скорость деграляции биомассы исследуемого вида в накопительной культуре изменялась от 0,38 сут<sup>-1</sup> в варианте 2 до 0,5 сут<sup>-1</sup> в вар. 4, где отмечался высокий уровень накопления биомассы не только исследуемого, но и остальных видов. В проточной культуре деграляция биомассы была значительно ниже. Так, при скорости протока 0,25 сут<sup>-1</sup> в вар. 4.1 она составляла 0,15 сут<sup>-1</sup>, а в вар. 3.1 с высоким содержанием азота и фосфора — только 0,01 сут<sup>-1</sup>.

### Обсуждение

**Развитие *Chaetoceros thronsdensei* в море.** В мае-июне 2005 г. в северо-восточной части Черного моря чужеродный вид *Ch. thronsdensei* развивался одновременно с кокколитофоридой *Emiliana huxleyi*, образуя практически двухвидовое сообщество. Очевидно, что условия максимального развития вида-вселенца в Черном море были близки к условиям развития кокколитофорид. Для них было характерно интенсивное развитие, достигавшее на некоторых станциях уровня «цветения» ( $1 \cdot 10^6$  кл/л). Неотъемлемым условием летнего цветения кокколитофорид в северо-восточной части Черного моря является наличие остроградиентного сезонного термоклина (Силкин и др., 2009). В других морских экосистемах это условие также необходимо (Paasche, 2001). Существует и второе необходимое условие для развития кокколитофорид — уменьшение концентрации элементов питания во времени (Iglezias-Rodriges, 2002). В весенний и раннелетний период в северо-восточной части Черного моря это условие соблюдается, т.е. наблюдается снижение концентрации азота и фосфора во времени (Егорова, 1957; Чеботарев и др., 1983; Yakushev et al., 2007).

**Накопительная культура.** В накопительной одновидовой культуре численность клеток в стационарной фазе определяется концентрацией лимитирующего рост элемента питания (Силкин, Хайлов, 1988). Это справедливо и для смешанной культуры, но для каждого вида будет свой ограничивающий рост фактор. Уравнение регрессии для зависимости численности клеток *Ch. thronsdensei* в стационарной фазе роста от добавок азота и фосфора свидетельствует о том, что оба фактора определяют рост этого вида. Отношение азота к фосфору при одновременной добавке близко к соотношению Редфилда и это позволяет заключить, что для *Ch. thronsdensei* оно близко к переходной области переключения лимитирования с одного фактора на другой (Силкин, Хайлов, 1988). Другой параметр, а именно время достижения стационарной фазы роста  $T_{ст}$ , также зависит от исследуемых факторов среды. Для этого параметра уравнение регрессии имеет вид:

$$T_{ст} \text{ (сут)} = 9,5 - 1,75 N - 3,0 P - 0,75 N \cdot P \quad (0,42).$$

Как следует из уравнения регрессии, наиболее существенным фактором, сокращающим время достижения стационарной фазы, является концентрация фосфора в среде. Добавка азота также способствует снижению данного показателя. Наименьшее время достижения стационарной фазы наблюдается при совместной добавке азота и фосфора. Можно ожидать, что в хемотропном варианте непрерывной культуры при прочих равных условиях фосфор может выступить как лимитирующий рост фактор.

**Непрерывная культура.** Для всех вариантов непрерывной культуры был характерен интенсивный рост численности вида-вселенца сразу же после включения протока (см. рис. 3, 4). Далее при скорости протока  $0,25 \text{ сут}^{-1}$  численность этого вида снижалась практически до нуля за несколько дней культивирования (см. рис. 3). Таким образом, данная скорость разбавления является критической для исследуемого вида, хотя эксперименты показали, что максимальная скорость роста численности клеток в непрерывной культуре при нелимитированном элементом питания росте достигает  $1,4 \text{ сут}^{-1}$ . Для одновидовых культур критическая скорость разбавления должна быть близка к максимальной скорости роста (Силкин, Хайлов, 1988). По-видимому, причина значительного снижения критической скорости разбавления состоит в том, что для поливидовых смешанных популяций существуют иные закономерности. Исследование механизмов формирования видовой структуры фитопланктонного сообщества с помощью математических моделей показало, что в реальных условиях развития фитопланктона в весенний и раннелетний период в северо-восточной части Черного моря при скорости протока выше  $0,2 \text{ сут}^{-1}$  происходит разрушение структуры фитоценоза и практически полное вымывание видов (Абакумов и др., 2010; Силкин и др., 2011). При меньшей скорости протока ( $0,15 \text{ сут}^{-1}$ ) *Ch. thronsdensei* закрепляется в сообществе и смешанная культура находится в течение 7 дней в квазистационарном состоянии при доминировании двух видов:

вида-вселенца и традиционной для Черного моря диатомовой доминанты *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*. Последний вид преобладал по биомассе (см. рис. 5).

Для смешанных культур, состоящих из двух видов, существуют определенные закономерности формирования видовой структуры. Д. Тилман (Tilman, 1977) показал, что в зависимости от соотношения элементов минерального питания можно выделить три области: зону полного преобладания первого вида, зону сосуществования видов и зону преобладания второго вида. Сосуществование видов в открытой системе типа хемостата возможно, когда их рост лимитируется разными факторами (Абросов, Ковров, 1977). Соотношение биомасс отдельных видов зависит также от скорости поступления лимитирующих рост элементов питания и кинетических характеристик роста или поглощения элементов питания (Силкин, Хайлов, 1988). В наших экспериментах относительное содержание азота было таково, что он становился, по-видимому, лимитирующим фактором для диатомеи *P. pseudodelicatissima* в стационарном состоянии непрерывной культуры при скорости протока  $0,15 \text{ сут}^{-1}$  (см. рис. 4), а биомасса вида-вселенца ограничивалась скоростью поступления фосфора. Эксперименты с накопительной культурой подтверждают такое заключение. В природных условиях, где длительно сосуществуют *Ch. thronsdonii* и *E. huxleyi*, наблюдалась иная картина. Поскольку ранее было показано, что концентрация фосфора лимитирует развитие кокколитофориды, то естественным будет предположение о лимитировании азотом роста нового вида диатомеи. Повышение концентрации азота и фосфора или скорости обмена воды в верхнем перемешанном слое выдвигают на первый план интенсивно растущие виды, такие как *P. pseudodelicatissima* и *Ch. curvisetus*.

Деградация биомассы. Скорость деградации биомассы зависит как от способа культивирования, так и от суммарной биомассы фитопланктона. Отсутствие хищников и незначительность эффекта оседания позволяют предположить, что быстрому разложению биомассы способствует наличие вирусов. Возможно, они ответственны за элиминацию клеток *Ch. thronsdonii* и *E. huxleyi*. Так, для клеток *E. huxleyi* максимальная скорость вирусной деградации равна  $0,4 \text{ сут}^{-1}$  (Bratbak et al., 1993).

### **Заключение**

В мае-июне 2005 г. в северо-восточной части Черного моря отмечалось массовое (до  $1,92 \cdot 10^5$  кл/л) развитие нового для Черного моря вида — центрической диатомовой водоросли *Chaetoceros thronsdonii*. Одновременно с этим видом в массе развивалась кокколитофорида *Emiliania huxleyi*, численность клеток которой на станциях открытого моря достигала уровня «цветения». Экспериментальные исследования природных популяций фитопланктона с добавками азота и фосфора показали, что развитие *Ch. thronsdonii* стимулирует одновременная добавка азота и фосфора. Полное вымывание клеток этого вида в непрерывной (хемостатной) культуре происходило при скорости обмена среды, равной  $0,25 \text{ сут}^{-1}$ .

При скорости протока  $0,15 \text{ сут}^{-1}$  образуется непродолжительное ( $7 \text{ сут}$ ) сосуществование вида-вселенца и диатомеи *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*. Максимальная скорость роста *Ch. thronsenii* в течение первых трех суток после включения протока составляла  $1,4 \text{ сут}^{-1}$ . Максимальная скорость деградации клеток этого вида ( $0,5 \text{ сут}^{-1}$ ) отмечена в фазе отмирания накопительной культуры в варианте с одновременной добавкой азота и фосфора. Условием существования в природе является низкая ( $< 0,15 \text{ сут}^{-1}$ ) скорость обмена воды в верхнем перемешанном слое (наличие устойчивой стратификации) и относительно низкие концентрации азота и фосфора.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Администрации Краснодарского края (проект № 09-05-96512).*

- Абакумов А.И., Силкин В.А., Паутова Л.А., Пак С.Я. Формирование видовой структуры фитопланктона в зависимости от минерального питания // Третья междунар. конф. «Математическая биология и биоинформатика» (Пушино, 10–15 окт. 2010 г.): Тез. докл. – Пушино. – С. 266–267.
- Абросов Н.С., Ковров Б.Г. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. – Новосибирск: Наука, 1977. – 170 с.
- Егорова В.А. Гидрохимические исследования в прибрежной зоне северо-восточной части Черного моря // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. – 1957. – 21. – С. 137–167.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. – Л.: Наука, 1968. – 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.
- Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Силкин В.А. Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части Черного моря в период массового развития *Emiliania huxleyi* в 2002–2005 гг. // Океанология. – 2007. – 47, № 3. – С. 408–417.
- Паутова Л.А., Силкин В.А., Микаэлян А.С., Востоков С.В., Буренков В.И., Лукашева Т.А. Структура современных планктонных фитоценов Черного и Каспийского морей: роль инвазийных видов // X съезд Гидробиол. об-ва при РАН: Тез. докл. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – С. 307.
- 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 *Emiliania huxleyi* (Lohmann) Nau et Mohler в северо-восточной части Черного моря, лимитированный фосфором // Альгология. – 2009. – 19, № 2. – С. 135–143.
- Силкин В.А., Абакумов А.И., Паутова Л.А., Микаэлян А.С., Часовников В.К. Сосуществование традиционных и чужеродных видов в фитопланктоне северо-восточной части Черного моря. Обсуждение гипотез вселения // Рос. журн. биол. инваз. – 2011. – № 3. – С. 24–35.
- Чеботарев Ю.С., Моисеев Е.В., Копылов А.И., Сорокин Ю.И., Мамаева Т.И. Сезонные изменения биоценоза и первичной продукции фитопланктона в прибрежной зоне

- Черного моря в районе Геленджикской бухты // Сезонные изменения черноморского планктона. – М.: Наука, 1983. – С. 97–106.
- Bratbak G., Egge J.K., Heldal M. Viral mortality of the marine alga *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algal blooms // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1993. – **93**. – P. 39–48.
- Hällfors G. Checklist of Baltic Sea Phytoplankton Species (including some heterotrophic protistan groups) // Baltic Sea Environ. Proc. – 2004. – N 95. – 210 p.
- Hasle G.R., Syvertsen E.E. Marine diatoms // Identifying Marine Phytoplankton. – San Diego: Acad. Press, 1996. – P. 5–385.
- Identifying Marine Phytoplankton // Ed. C.R. Tomas. – 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. Cycl. – 2002. – **16**, N 4. – P. 1–20.
- 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.
- Thrandsen J., Hasle G.R., Tangen K. Norsk kystplanktonflora. – Oslo: Almatel Forlag Assoc., 2003. – 341 p.
- Tilman D. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach // Ecology. – 1977. – **58**. – P. 338–348.
- Vilicic D., Djakovac T., Buric Z., Bosak S. Composition and annual cycle of phytoplankton assemblages in the northeastern Adriatic Sea // Bot. Mar. – 2009. – **52**, N 4. – P. 291–305.
- 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.
- [www.algaebase.org](http://www.algaebase.org).

Получена 03.02.11

Рекомендовала к печати Г.Г. Миничева

L.A. Pautova<sup>1</sup>, V.A. Silkin<sup>2</sup>, A.S. Mikaelyan<sup>1</sup>, T.A. Lukashova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>P.P. Shirshov Institute of Oceanology, RAS,  
36, Nakhimovskiy Prosp., 117998 Moscow, Russia

<sup>2</sup>Southern Branch of P.P. Shirshov Institute of Oceanology, RAS,  
Gelendzhik-7, 353467 Krasnodar Region, Russia

e-mail: larisapautova@yahoo.com

e-mail: vsilkin@mail.ru

#### *CHAETOCEROS THRANDSENII* (BACILLARIOPHYTA) – NEW SPECIES IN THE BLACK SEA: GROWTH IN NATURAL AND EXPERIMENTAL CONDITIONS

In May-June 2005 in the northeastern Black Sea, on its shelf, slope, and in the open sea, intensive (up to  $1.92 \times 10^5$  cells/L) growth of alien species, *Chaetoceros thrandsenii* (Marino, Montresor & Zingone) Marino, Montresor & Zingone was observed. At the same time, a

mass development of coccolithophore *Emiliania huxleyi* (Lohm.) Hay et Mohl. took place, cell numbers of which reached the level of blooms. The experimental studies of natural phytoplankton community have shown that the synchronous nitrogen and phosphorus supply promoted intensive growth of *Ch. thronsenii*. A complete removal of this species' cells in the continuous (chemostat) culture took place when a dilution rate was  $0.25 \text{ day}^{-1}$ . When the dilution rate was  $0.15 \text{ day}^{-1}$  short-term (7 days) coexistence of *Ch. thronsenii* and *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle was observed. The maximal growth rate of new species in continuous culture was recorded during the first three days at was  $1.4 \text{ day}^{-1}$ . A maximal cell degradation of *Ch. thronsenii* ( $0.5 \text{ day}^{-1}$ ) was recorded in the last phase of the bath culture with the synchronous nitrogen and phosphorus supply. A low rate of water exchange in the surface mixed layer ( $< 0.15 \text{ day}^{-1}$ ), stable stratification and relatively small nitrogen and phosphorus concentrations are necessary for appearance and long existence of this alien species in the Black Sea.

**Key words:** alien species, *Chaetoceros thronsenii*, coccolithophores, nitrogen, phosphorus, phytoplankton.