


На правах рукописи



**НАБИВАЙЛО Юлия Валерьевна**

**КОНКУРЕНТНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МОРСКИХ  
МАКРОВОДОРОСЛЕЙ В МОНО- И БИДОМИНАНТНЫХ СООБЩЕСТВАХ  
В ПРИРОДЕ И В КУЛЬТУРЕ**

03.00.18 – гидробиология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Владивосток – 2007

Работа выполнена в Институте биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН

Научный руководитель: заслуженный деятель науки РФ,  
доктор биологических наук, профессор  
Титлянов Эдуард Антонинович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник  
Звягинцев Александр Юрьевич  
кандидат биологических наук  
Коженкова Светлана Ивановна

Ведущая организация: Тихоокеанский научно-исследовательский  
рыбохозяйственный центр

Защита состоится 13 ноября 2007 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета  
Д 003.66.01 при Институте биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН по  
адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17, факс (4232) 310900.  
Электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря имени  
А.В. Жирмунского ДВО РАН.

Автореферат разослан " 10 " \_\_\_\_\_ октября \_\_\_\_\_ 2007 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

## Общая характеристика работы

**Актуальность исследования.** Моно- и бидоминантные сообщества морских водорослей широко распространены в природе. При культивировании водорослей монодоминантные сообщества создаются искусственным путем. Статус водорослевого сообщества (монодоминантное, бидоминантное, полидоминантное) определяют, как правило, конкурентные взаимоотношения между видами на разных стадиях сукцессии. При культивировании водорослей количество и качество продукции также во многом определяется конкурентными взаимоотношениями культивируемых видов с водорослями-сорняками, и зависят от конкурентных способностей, как культивируемой водоросли, так и сопутствующих видов.

В сообществе водоросли конкурируют за субстрат, пространство и питательные вещества различными способами. Знания о видоспецифичности механизмов конкуренции, о динамике конкурентных взаимоотношений при сукцессии позволяют регулировать состав и скорости формирования водорослевых сообществ, что особенно важно при культивировании водорослей, как в природе, так и в контролируемых лабораторных условиях. Кроме того, изучение состава и функционирования естественных водорослевых сообществ, а также исследование конкурентных взаимодействий культивируемых видов с водорослями-сорняками является неотъемлемой частью исследований при разработке биотехнологических основ промышленного культивирования макроводорослей.

**Объекты исследования.** Для исследования конкурентных взаимодействий водорослей в природе нами были выбраны два сообщества красных водорослей *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) Steentoft и *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Makijenko. Интерес в изучении именно этих сообществ обусловлен тем, что они существенно различаются по условиям обитания: сообщество *G. gracilis* произрастает в условиях лагун с постоянно изменяющимися факторами среды (температуры, солености, концентрации биогенных элементов); сообщество *A. tobuchiensis*, напротив, существует в достаточно стабильных условиях верхней сублиторали закрытых морских бухт. Кроме того, оба доминирующих вида являются источниками высококачественного агара и имеют большое хозяйственное значение.

Конкурентные взаимоотношения водорослей в культуре изучали на опытных плантациях грацилярии, поставленных в лагунах Хасанского района (в районе мыса Островок Фальшивый). Часть работы по исследованию конкуренции водорослей в

марикультуре была проведена в культивационных прудах по выращиванию водорослей рода *Gracilaria* на севере Вьетнама и на промысловых плантациях по культивированию морских красных каррагинансодержащих водорослей *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty ex P.C. Silva, *K. striatum* (F. Schmitz) Doty ex P.C. Silva и *Eucheuma denticulatum* (N.L. Burman) F.S. Collins & Hervey на юге Вьетнама.

**Цель и задачи работы:** изучить конкурентные взаимоотношения морских макроводорослей в монодоминантных природных и культивируемых сообществах. Для выполнения поставленной цели решались следующие конкретные задачи: 1) определить состав и соотношение видов в естественных и культивируемых монодоминантных сообществах красных водорослей; 2) выделить основные механизмы конкуренции; 3) установить факторы, определяющие статус и структуру водорослевых сообществ; 4) определить конкурентоспособность массовых видов водорослей в сообществах; 5) оценить роль конкурентных взаимодействий водорослей в формировании и поддержании этих монодоминантных сообществ.

**Научная новизна.** Впервые проведено комплексное изучение взаимоотношений массовых видов макрофитов в двух естественных монодоминантных сообществах красных водорослей *Ahnfeltia tobuchiensis* и *Gracilaria gracilis*, а также в искусственных сообществах, создающихся при культивировании водорослей рода *Gracilaria* и красных водорослей *K. alvarezii*, *K. striatum* и *E. denticulatum*. Впервые определены механизмы конкуренции и физиологические особенности доминирующих водорослей в этих сообществах, определяющие их высокие конкурентные способности. Выявлены условия и механизмы формирования этих монодоминантных водорослевых сообществ.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Комплексные исследования конкурентных взаимоотношений видов в сообществах морских макроводорослей вносят существенный вклад в понимание формирования и функционирования монодоминантных водорослевых сообществ. Полученные данные о механизмах конкуренции водорослей могут быть использованы при чтении курса лекций по экологии как примеры межвидовых отношений в морских биоценозах.

Практическое применение результатов работы может быть найдено при создании искусственных сообществ водорослей в контролируемых лабораторных условиях или океанариумах и при разработке биотехнологических основ экстенсивного и интенсивного культивирования экономически важных видов водорослей.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были представлены на ежегодных научных конференциях Института биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН (2005, 2007 гг.); на Второй Международной научно-практической конференции "Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки" (Архангельск, 2005 г.), на совместном семинаре с лабораторией ботаники в Институте морской среды и ресурсов Вьетнамской Академии наук (Хайфон, 2006 г.); на объединенном заседании Гидробиологического, Экологического и Ихтиологического семинаров ИБМ ДВО РАН (2007 г.) и научных семинарах лаборатории физиологии водных растений ИБМ ДВО РАН.

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 4 научных работы, из них 2 - в рецензируемых изданиях.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация включает в себя введение, обзор литературы, описание объектов и методов работы, результаты, обсуждение, выводы и список литературы (202 источника, из них 155 на иностранном языке). Объем диссертации составляет 149 страниц. Работа иллюстрирована 41 рисунком и 8 таблицами.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю проф., д.б.н., Э.А. Титлянову за помощь на всех этапах планирования, выполнения и написания работы. Особую признательность выражаю к.б.н., ст.н.с. Лаборатории физиологии водных растений А.В. Скрипцовой за действенную помощь в проведении экспериментов, к.б.н., ст.н.с. И.И. Чербаджи и к.б.н., Л.Н. Пропп за практическую помощь в освоении методик, а так же к.б.н., ст.н.с. И.М. Яковлевой за ценные методологические консультации и моральную поддержку.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

В главе рассматривается роль конкуренции в природных сообществах, подчеркивается ее значение в формировании морских фитоценозов. Подчеркиваются различия между внутривидовой и межвидовой конкуренцией. Отмечается, что вопрос о том, испытывают ли все виды ущерб при межвидовых конкурентных взаимодействиях, остается до конца не выясненным.

Обращается внимание на то, что случаи жесткой конкуренции в природе крайне редки и непродолжительны и наоборот часто встречаются в искусственных

ассоциациях. Тип взаимодействия данной пары видов может изменяться в зависимости от условий обитания или на последовательных стадиях их жизненных циклов. Приводятся данные об известных на сегодня механизмах конкурентных взаимодействий водорослей. Акцентируется внимание, на недостатке экспериментальных данных, подтверждающих наличие этих механизмов в природных водорослевых сообществах. описываются морфологические и физиологические характеристики необходимые водорослям для победы в конкурентной борьбе при использовании различных механизмов конкуренции и выделяются факторы, влияющие на результат конкуренции. Рассматриваются конкурентные взаимоотношения видов в искусственных сообществах создаваемых при культивировании макроводорослей и отмечается недостаточная изученность этого вопроса.

В заключение приводятся характеристики моно- би- и полидоминантных сообществ. Описываются условия необходимые для формирования монодоминантного сообщества. Дается представление о процессе сукцессии сообществ, а также возможные механизмы сукцессии и роль конкурентных взаимоотношений в этом процессе. Подчеркивается, что механизмы сукцессионного процесса остаются до конца невыясненными.

### **Экспериментальная часть**

## **Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА**

Объектами исследования были два естественных сообщества красных водорослей *Gracilaria gracilis* и *Ahnfeltia tobuchiensis* и искусственные сообщества, формирующиеся при плантационном культивировании красных водорослей *Gracilaria gracilis*, *Kappaphycus alvarezii*, *K. striatum* и *Eucheuma denticulatum* и при культивировании в прудах водорослей рода *Gracilaria*. Исследования проводили в четырех районах: 1) Амурский залив (район напротив г. Столовая) (Японское море); 2) лагуны и протоки на юге Приморья (в районе мыса о. Фальшивый) (Залив Петра Великого, Японское море); 3) культивационные пруды на севере Вьетнама (на о-ве Кат Хай и в районе г. Хайфон); 4) заливы и лагуны южного Вьетнама (залив Нячанг и зал. Фанранг провинции Ниньтуан, Южно-Китайское море)

Определение скорости кислородного обмена водорослей на свету и в темноте проводили с использованием метода Винклера (Методы, 1979). Определение световых кривых и потенциальных возможностей фотосинтеза проводили с использованием метода полярографии. Скорость роста водорослей в экспериментах

рассчитывали по изменению биомассы талломов (Brinkhuis, 1985). Скорость поглощения нитратов водорослями определяли по изменению концентрации нитратов в воде. Содержание нитратов в воде определяли стандартными химическими методами (Методы..., 1979). Концентрацию растворенного неорганического азота (РНА) рассчитывали как сумму нитратов, нитритов и аммония.

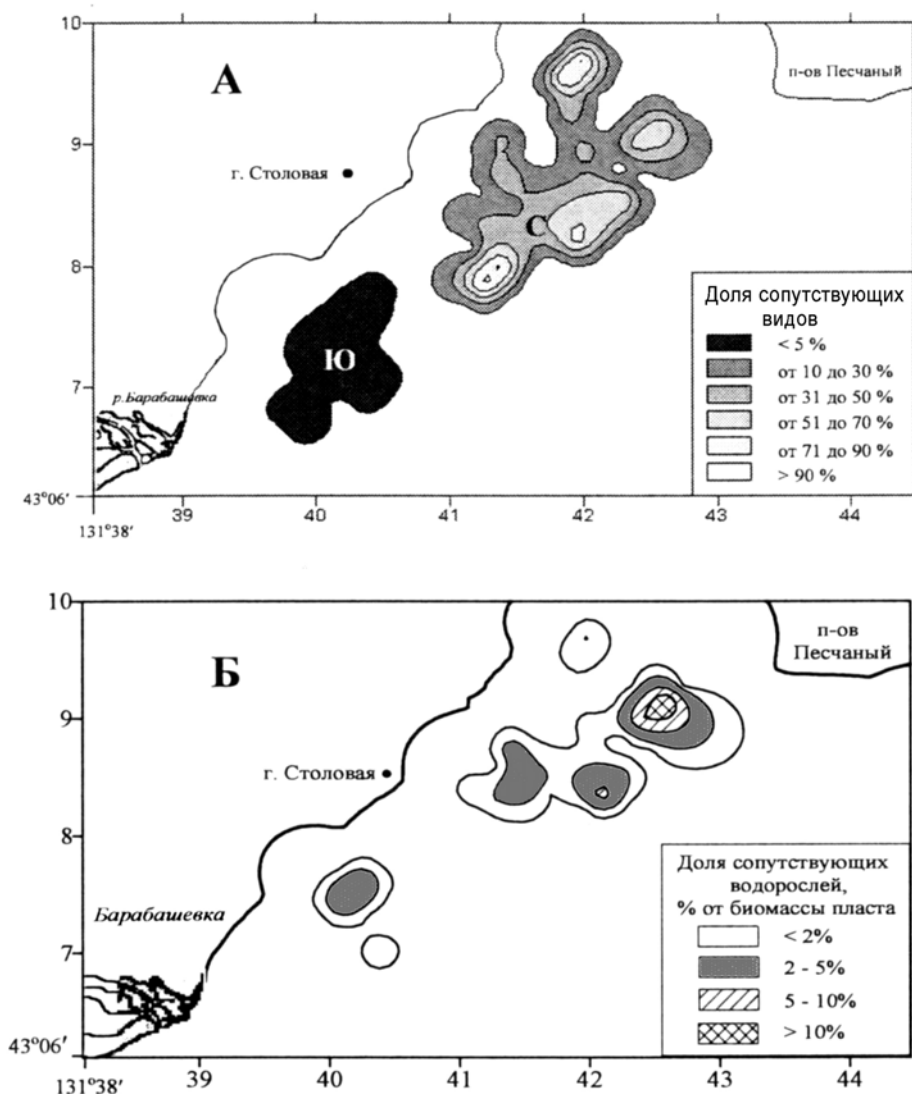
Фотосинтетически активную радиацию, падающую на поверхность воды ( $\Phi AP_{II}$ ) и ее проникновение в толщу воды регистрировали с помощью специально изготовленного фотометра Пифар-2 (Interspekt, Россия), откалиброванного по эталонному термостолбику РТН-30 и фотометру Li-191S (Li-Cor, США) и выражали в единицах плотности светового потока  $мкЕ/ (м^2 \cdot с)$ . Температуру воды измеряли обычным ртутным термометром. Соленость воды измеряли солемер-рефрактометром «Атаго» (Япония). Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica 6.0 (StatSoft). Силу влияния факторов рассчитывали по методам Плохинского и Снедекора (Лакин, 1990). Построение карт выполняли в среде Surfer 6.0 (Surfer Mapping..., 1996).

### **Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ и Глава 4. ОБСУЖДЕНИЕ**

#### **Характер и механизмы взаимоотношений макроводорослей в монодоминантных сообществах**

##### **1. Отрицательные взаимоотношения (конкуренция).**

Межвидовые конкурентные взаимодействия морских бентосных водорослей имеют фундаментальное значение для понимания формирования и динамики морских растительных сообществ. Кроме того, знания о механизмах конкуренции в водорослевых сообществах и развитии конкурентных взаимоотношений в процессе сукцессии позволят объяснить видовое разнообразие и пространственное распределение водорослей в сообществах, а также регулировать состав и структуру сообществ при искусственном выращивании макрофитов. Как показали полевые исследования статус изучаемых сообществ анфельции и грацилярии может быть как моно-, так и бидоминантным. Так, в пласте анфельции, произрастающем в Амурском заливе, на южном участке формируется монодоминантное сообщество *Ahnfeltia tobuchiensis* (биомасса сопутствующих видов в котором не превышает 5% от биомассы пласта), а на северном участке – смешанное сообщество с двумя доминирующими видами *A. tobuchiensis* и *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, наряду с которыми значительную биомассу (~ 12% от биомассы пласта) составляют *Chondrus armatus* и *Ptilota filicina* (рис. 1).



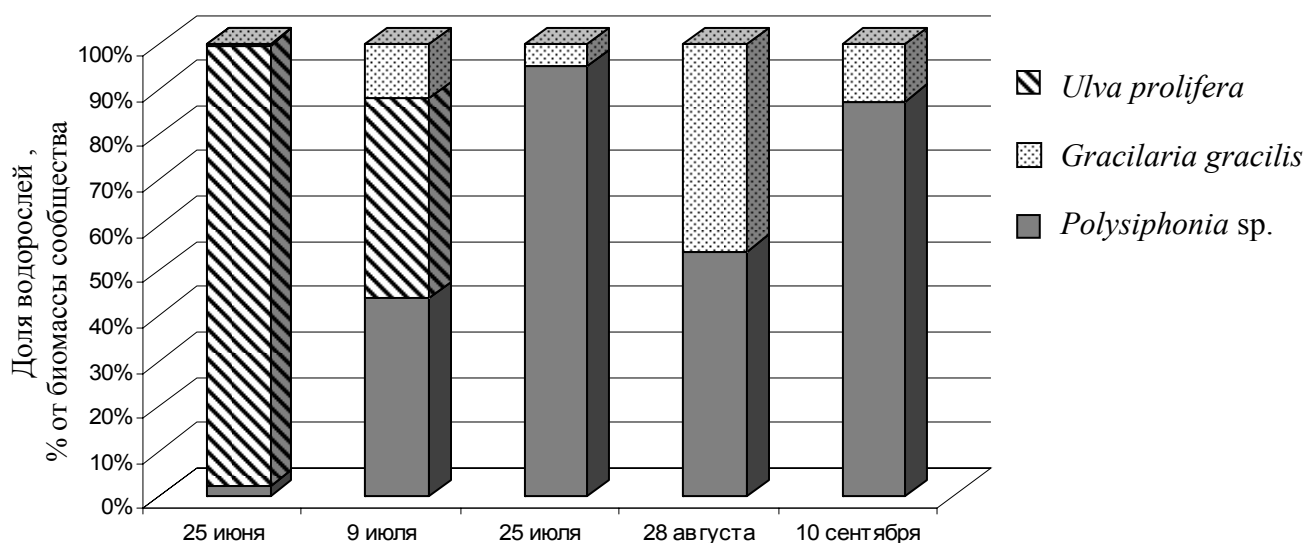
**Рис. 1.** Распределение водорослей в пласте анфельции, расположенном в Амурском заливе Японского моря (район напротив г. Столовой) в 2005 г: доля всех водорослей, сопутствующих анфельции (% от биомассы пласта) (А), доля сопутствующих видов в сообществе (*Ahnfeltia tobuchiensis*+*Ahnfeltiopsis flabelliformis*) (Б). Ю – южное поле, С – северное поле.

Для сообщества *G. gracilis* характерна сезонная сукцессия, которая представляет собой последовательную смену временных моно– и бидоминантных сообществ в течение вегетационного периода (рис. 2). На основании полученных нами экспериментальных, а так же немногочисленных литературных данных о взаимоотношениях морских макроводорослей в этих водорослевых сообществах мы попытались объяснить состав и соотношение видов в фитоценозах, а также выявить закономерности процесса их формирования.

Известно, конкурентные взаимодействия между морскими водорослями наряду с природными воздействиями являются важнейшим фактором, определяющим



биомассу и распределение водорослей в сообществах (Paine, 1990). Межвидовая конкуренция осуществляется с использованием различных механизмов взаимодействия, основными из которых в исследованных нами сообществах являются потребление ресурса (света или питательных веществ), оккупация свободного пространства и негативное влияние метаболитов конкурирующих видов, выделяемых в водную среду (аллелопатия). При этом доминирование одного или нескольких видов в сообществе обеспечивалось, как правило, за счет комплексного использования различных механизмов конкуренции.



**Рис. 2.** Изменение процентного соотношения массовых видов водорослей в сообществе *G. gracilis* в летний период 2001 года.

Потребление ресурса и оккупация пространства, как механизмы межвидовой конкуренции.

Потребление ресурса является основным механизмом взаимодействия водорослей, обеспечивающим *Ahnfeltia tobuchiensis* победу в конкуренции за свет и преобладание в сообществе в южном поле анфельции. Известно, что победителем в конкурентной борьбе при недостатке ресурсов оказывается вид, который в меньшей степени нуждается в ограниченном ресурсе для поддержания стабильной продукции, т.е. который способен быстро и полно адаптироваться к недостатку этого фактора и наиболее эффективно использовать ограниченные ресурсы в процессах роста и репродукции. В конкуренции за свет побеждают более теневыносливые растения. Сравнение световой зависимости фотосинтеза массовых видов водорослей сообщества анфельции показало, что доминирующий вид *A. tobuchiensis* имеет большие возможности в адаптации к низким интенсивностям света, по сравнению с сопутствующими видами (табл. 1).

**Физиологические характеристики фотосинтеза массовых видов водорослей  
из пласта анфельции**

Вид водорослей	Компенсационный пункт, $I_k$ , мкЕ/(м <sup>2</sup> с)	Насыщающая интенсивность света, $I_n$ , мкЕ/(м <sup>2</sup> с)	Максимальная скорость фотосинтеза, $P_{max}$ , мг O <sub>2</sub> /г сыр. массы ч
<i>A. tobuchiensis</i>	4	160	0.98
<i>A. flabelliformis</i>	10	200	0.83
<i>C. armatus</i>	12	300	0,56
<i>P. filicina</i>	15	300	0,55

Как известно к недостатку света морские водоросли адаптируются с помощью трех основных механизмов: увеличение поглощения света, рациональное использование поглощенного света и экономное расходование фотосинтетического продукта (Титлянов, 1976; Титлянов, 1983; Титлянов и др., 1987). Проведенные ранее исследования показали, что *Ahnfeltia tobuchiensis* имеет высокое содержание фотосинтетических пигментов, сравнимое только с таковым у водорослей, обитающих на больших глубинах или в сильно затененных гротах (Ли, Титлянов, 1978). Повышенное относительное (к хлорофиллу а) содержание фикоэритрина и пониженное каратиноидов, отмеченное у *A. tobuchiensis*, также характеризует теневые растения (Ли, Титлянов, 1978; Титлянов и др., 1987). Изучение флюоресценции фотосинтетических пигментов у *A. tobuchiensis*, показало, что растения из затенения обладают высокой способностью эффективному переносу энергии с фикоэритрина на хлорофилл а (Титлянов и др., 1993).

Вышеперечисленные физиологические особенности *A. tobuchiensis*, по нашему мнению, определяют ее высокие конкурентные возможности в местообитаниях с низкой освещенностью и позволяют ей побеждать и формировать практически чистый пласт в южном поле, где интенсивность света, достигающая поверхности пласта экстремально низкая (не превышает 2% от ФАР<sub>п</sub>).

Результаты наших наблюдений и литературные данные свидетельствуют о том, что при формировании как естественных, так и искусственных сообществ грацилярии интенсивность света не является тем ресурсом, который определяет конкурентные взаимоотношения видов. Концентрация в воде основных биогенных элементов (азот, фосфор) и сезонность их поступления в воду более существенно отражается на конкурентных взаимоотношениях водорослей этого сообщества. Так, нами было

показано, что при ограниченном содержании азотистых веществ в среде скорость нетто-фотосинтеза *Gracilaria gracilis* была в 1.6 раза выше, чем у зеленой водоросли *Chaetomorpha linum*. Однако при добавлении в среду элементов минерального питания, продукционные показатели *Ch. linum* существенно увеличивались, превышая скорость фотосинтеза (в 1,9 раз) и роста (3 раза) *G. gracilis*. Концентрация веществ, содержащих биогенные элементы в окружающей среде, значительно варьирует как в пространстве, так и во времени. В условиях низкого содержания азотистых веществ конкурентоспособными окажутся виды с низкой константой полунасыщения соединениями азота (DeBoer et al., 1978; Jones, 1994). Вероятно, именно эта физиологическая особенность позволяет *G. gracilis* преобладать в лагунах в период низкого содержания РНА в среде и формировать временное монодоминантное сообщество. К сожалению, эта константа для *G. gracilis* не была определена, однако известно, что, например, *G. tikvahiae* может поглощать азотистые вещества при достаточно низких их концентрациях, опережая в скорости поглощения нитчатые и пластинчатые зеленые водоросли (Svirski, 1993). В тоже время такие эфемерные зеленые макроводоросли как *Ulva prolifera*, *Ch. linum* в этих условиях обладают низкими конкурентными возможностями, поскольку имеют более высокие константы полунасыщения и неспособны поглощать питательные вещества при их низком содержании в среде (Svirski, 1993). При постоянно высокой концентрации соединений азота и фосфора в воде, когда эти элементы непрерывно доступны, *U. prolifera* и *Ch. linum* благодаря высокой скорости поглощения и быстрому росту способны формировать монодоминантное сообщество (рис. 27). Интенсивно поглощая питательные вещества, эфемерные зеленые водоросли существенно снижают их концентрацию (содержание) в среде, тем самым, ограничивая поступление биогенных элементов к конкурентам. Так нами было отмечено, что при культивировании грацилярии увеличение количества сорняков (главным образом зеленых водорослей рода *Chaetomorpha* и *Ulva*) в пруду приводило к снижению концентрации растворенного неорганического азота в 1.4-2.6 раз по сравнению с чистой культурой грацилярии. *G. gracilis* получает конкурентное преимущество за счет способности запасать питательные вещества впрок и поддерживать стабильный рост практически при полном отсутствии азота в среде (Pedersen, Vorum, 1996).

**Оккупация** является важным механизмом конкуренции, позволяющим быстрорастущим зеленым водорослям занять преобладающее положение в пространстве. Было обнаружено, что эфемерные зеленые водоросли (*U. prolifera* и *Ch. linum*) за счет большей скорости роста (13% в сут.) по сравнению с *G. gracilis*

(4.5% в сут.) быстро оккупируют свободное пространство лагун, образуя на поверхности воды толстые маты (до 10 см толщиной). Это сопровождалось затенением лежащих на дне талломов грацилярии и негативным аллелопатическим воздействием на нее "цветущих" водорослей (рис. 4).

Таким образом, можно заключить, что конкуренция морских водорослей за биогенные элементы (чрезвычайно сложный многофакторный процесс) непосредственно не вызывает вытеснение вида из сообщества. Так, истощение этого ресурса зелеными водорослями лагун не приводило к ингибированию роста и вытеснению грацилярии из сообщества (рис. 2), а доминирование эфемерных водорослей обеспечивал механизм оккупации, т.е. быстрый захват пространства,

#### Аллелопатия – как механизм межвидовой конкуренции

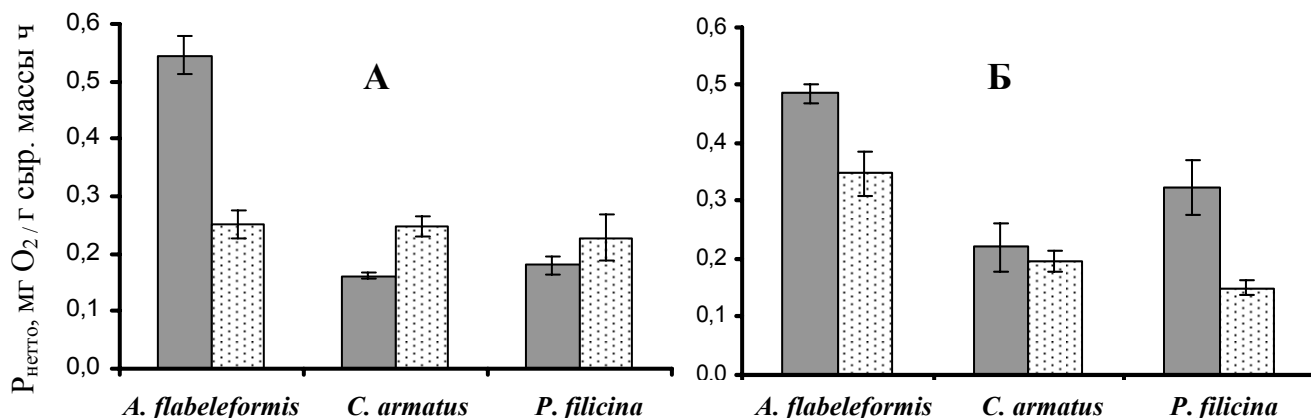
Механизм аллелопатического воздействия, вероятно, может использоваться водорослями в конкурентной борьбе за любой ограниченный ресурс, т.е. является универсальным. В наших экспериментах аллелопатическое подавление фотосинтеза и роста конкурирующих водорослей наблюдалось как в естественных сообществах агароносных водорослей (*Ahnfeltia tobuchiensis* и *Gracilaria gracilis*), так и в искусственных сообществах, создающихся при культивировании морских красных водорослей *Carphophycus alvarezii* и *Eucheuma denticulatum*. Например, было обнаружено значительное ингибирование продукционных показателей *Ahnfeltiopsis flabelliformis* (на 29-54%) под влиянием экскретов *A. tobuchiensis*, а также негативное воздействие эфемерных зеленых водорослей на *G. gracilis* (снижение скорости фотосинтеза на 30-40%) в период их массового развития. Кроме того, под влиянием метаболитов, выделяемых *E. denticulatum*, происходило снижение не только скорости роста (в 1,3 раза) сопутствующего вида (*Chaetomorpha linum*), но и подавление поглощения им аммония из среды (в 7 раз).

В настоящее время экспериментально доказано, что морские растения выделяют в воду метаболиты, подавляющие продукционные процессы конкурирующих видов, а действие этих веществ является видоспецифичным (Fletcher, 1975; Ferrer et al., 1997; Nelson et al., 2003). Характерно, что реакция разных видов на одни и те же концентрации метаболитов (ингибиторов) может быть различной (Хайлов, 1971). Так было обнаружено, что под влиянием метаболитов *A. tobuchiensis* скорость нетто-фотосинтеза *A. flabelliformis* и *Ptilota filicina* ингибировалась в различной степени (29-54% соответственно), а продукционные показатели *Chondrus armatus* увеличивались в 1.6 раз. Это говорит об определенной экологической селекции видов, способных, благодаря большей устойчивости клеток к ингибиторам роста лучше пользоваться потоком трофически ценных соединений, выделяемых макрофитами.

Известно, что выделение макроводорослями значительного количества метаболитов в окружающую среду происходит при спороношении, при механическом раздражении, как обволакивающие слизи, защищающие талломы от повреждений, а так же как индукторы, стимуляторы и трофические элементы в общем круговороте органических веществ в сообществе. Наибольшая скорость прижизненного выделения метаболитов, отмеченная у *Ahnfeltia tobuchiensis*, достигает 7.5% от скорости фотосинтеза. Уровень экскреции зависит от возраста талломов и условий обитания растения. Так, молодые талломы в среднем выделяли в воду в 1.5 раза меньше ассимилятов, чем старые, хотя фотосинтезировали на 20% интенсивнее (Пешеходько, Титлянов, 1980).

Вещества, выделяемые в воду макроводорослями в процессе жизнедеятельности, еще недостаточно изучены. Однако как показало молекулярное фракционирование набора внешних метаболитов двух черноморских макроводорослей *Cladophora glomerata* и *Dasya elegans*, их состав очень разнообразен. Большая часть метаболитов представлена низкомолекулярными соединениями (молекулярный вес меньше 600), являющимися продуктами физиологической экскреции и может быть непосредственно связана с фотосинтезом. В то же время экскретируются и высокомолекулярные вещества с молекулярным весом 3000-5000 (Хайлов, 1971).

Химическая природа водорослевых токсинов в большинстве случаев не изучена, хотя некоторые из них известны. Сузуки с коллегами (Suzuki et al., 1996) выделили из красных водорослей, и определили вещество (полиненасыщенная жирная кислота), которое ингибирует рост и прорастание спор других видов макрофитов. Однако, в ряде случаев исследователи только предполагают, что действующими веществами, экстрактов, ингибирующих физиологические процессы водорослей, могут быть выделенные и определенные ранее токсины. Так Нельсон с сотрудниками (Nelson et al., 2003) считают, что аллелопатическими веществами, выделенными из *Ulva fenestrata* и *Ulvaria obscura*, могли быть дофамин и его производные. Феррер с коллегами (Ferrer et al., 1997) также предполагают, что действующим веществом, ингибирующим первичную продукцию *Cystoseira barbata* является ранее экстрагированный из *Caulerpa taxifolia* токсический терпеноид – каулерпинин. Вероятно, водоросли изученных нами сообществ выделяют вещества подобной природы и тем самым ингибируют продукционные процессы конкурентов (рис. 3) даже в отсутствие эксплуатационной конкуренции и непосредственного физического влияния друг на друга. Однако для подтверждения этого предположения требуются дальнейшие исследования.



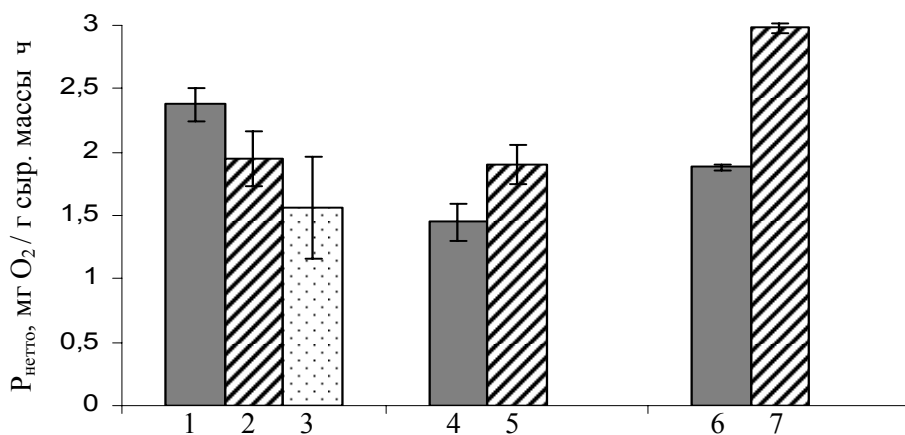
**Рис. 3.** Аллелопатическое влияние *A. tobuchiensis* на скорость нетто-фотосинтеза ( $P_{\text{нетто}}$ ) сопутствующих водорослей в различных условиях питания: А – в воде с низкой концентрацией биогенных элементов, Б - в воде обогащенной элементами минерального питания. ■ – в чистой морской воде, ▨ – в воде из-под анфельтии.

Кроме того, несмотря на большое количество исследований, проведенных в этой области, вопрос о механизмах воздействия ингибиторов в основном остается не выясненным. Рядом авторов было показано, что растворенные в воде аллелопатические ингибиторы фотосинтеза действуют в основном на различные участки фотосистемы II (см. обзор Gross et al., 2003).

Несмотря на широкий спектр действия аллелопатических веществ, выделяемых водорослями на физиологические процессы конкурентов, роль данного механизма взаимодействия морских макрофитов в изученных сообществах можно считать второстепенной. Этот механизм конкуренции используется водорослями как дополнительный способ поддержания доминирующего положения в сообществе.

## 2. Положительные взаимоотношения

Как было показано ранее, взаимоотношения водорослей в сообществах не ограничиваются конкуренцией, а могут носить и положительный характер. Конкурирующие водоросли в определенных условиях могут стимулировать физиологические процессы друг друга. Подобное взаимное положительное влияние через воду было зафиксировано в наших экспериментах при изучении конкуренции *Ahnfeltia tobuchiensis* и *Chondrus armatus*. В присутствии *C. armatus* скорость фотосинтеза *A. tobuchiensis* увеличивалась в 1,4-1,9 раз по сравнению с монокультурой этого вида, в присутствии *A. tobuchiensis* скорость продукционных процессов *C. armatus* возрастала на ~ 30-45%. Иногда поддержание фотосинтеза и роста конкурирующего вида осуществляется в одностороннем порядке. Такие взаимоотношения были зарегистрированы нами при конкуренции *G. gracilis* с сопутствующими водорослями (рис. 4), а также между *A. tobuchiensis* и *Ahnfeltiopsis flabelliformis*.



**Рис. 4.** Скорость нетто-фотосинтеза талломов водорослей в монокультуре и в присутствии сопутствующего вида. 1 – *G. gracilis* в монокультуре, 2 – *G. gracilis* в присутствии *Ch. linum*, 3 – *G. gracilis* в присутствии *Polysiphonia* sp., 4 – *Ch. linum* в монокультуре, 5 – *Ch. linum* в присутствии *G. gracilis*, 6 – *Polysiphonia* sp. в монокультуре, 7 – *Polysiphonia* sp. в присутствии *G. gracilis*.

Ранее подобное стимулирование роста наблюдали при изучении конкуренции *Ulva* (=Enteromorpha) *intestinalis* и *Ulva expansa* (Фонг и др., 1996). Авторы предположили, что *U. expansa* способна поддерживать доминирование *U. intestinalis*, выделяя в воду растворимые органические вещества, содержащие азот, который *U. intestinalis* использует для поддержания стабильного роста.

Как известно морские водоросли могут не только выделять, но также интенсивно поглощать и использовать растворенные в воде органические вещества (РОВ). Поглощение РОВ может играть крайне важную роль в снабжении некоторых водорослей углеродом, эта особенность может быть решающей в обеспечении конкурентной способности видов, населяющих загрязненные органическими веществами воды (Хайлов, 1974). Известно, что *Ahnfeltia tobuchiensis* активно (до 10% от выделенного) поглощает свои собственные экссудаты, а так же выделения соседних растений (Пешеходько, Титлянов, 1980). С энергетической точки зрения, утилизация органических веществ, несомненно, выгодна, поскольку дает возможность гетеротрофному организму сэкономить энергию, которую автотроф потратил бы на синтез этих веществ из углекислоты, воды и дополнительных элементов (Хайлов, 1971). Механизмом действия подобных веществ может быть как прямое включение их в биосинтез (*A. tobuchiensis* может использовать эти органические вещества для обеспечения ростовых процессов как дополнительный источник азота (Пешеходько, Титлянов, 1980)), так и регуляторное действие на фотосинтетический аппарат (Коротков, Астапов, 1974).

В заключение, необходимо отметить, что характер взаимодействия водорослей может изменяться в зависимости от условий их обитания. Например, при конкуренции *Gracilaria gracilis* с сопутствующими водорослями тип взаимодействия данных видов изменялся с взаимного подавления (при недостатке биогенных элементов) на стимулирование продукционных процессов конкурирующих водорослей под влиянием грацилярии (при добавлении в среду биогенных элементов).

### **Формирование монодоминантных сообществ водорослей: основные факторы, определяющие их структуру и роль конкурентных взаимоотношений в процессе сукцессии**

На основании собственных и литературных данных о физиологии и экологии, а также о механизмах и силе взаимодействия массовых видов водорослей в сообществах анфельции и грацилярии мы рассмотрели возможные процессы формирования этих фитоценозов.

#### ***1. Сообщество *Ahnfeltia tobuchiensis****

Формирование пласта анфельции начинается с заноса какого-то количества талломов из соседнего или более удаленного поля неприкрепленных к дну водорослей в зону антициклонического круговорота воды (Титлянов и др., 1993). В центре антициклона происходит оседание и прорастание спор различных видов водорослей и развитие ассоциированных с данным пластом видов макрофитов. Как следствие водоросли вступают в конкурентные взаимоотношения за ограниченные ресурсы. Дальнейшее развитие *A. tobuchiensis* и сопутствующих видов будет зависеть от световых условий обитания водорослей в данном районе.

В связи с различной освещенностью пласта анфельции процесс формирования водорослевого сообщества на этих двух участках имеет определенные различия.

В условия южного поля *A. tobuchiensis* благодаря своей способности наиболее быстро и полно адаптироваться к затенению (таблица, Титлянов и др., 1993; Титлянов и др., 1999), имеет больший конкурентный потенциал по сравнению с остальными сопутствующими видами. Основную конкуренцию на этом этапе ей составляет *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, имеющий близкие продукционные показатели (таблица 1). Однако занять субдоминирующее положение в сообществе ему мешает следующее: он уступает анфельции в адаптационных возможностях и подвергается негативному аллелопатическому воздействию со стороны *A. tobuchiensis* (рис. 3), которая в присутствии *A. flabelliformis* растет даже более интенсивно (в 1,5 раза), чем без него.



Развитие *Chondrus armatus* и *Ptilota filicina* в южном поле существенно ограничивается слабой освещенностью пласта, что подтверждают низкие продукционные показатели этих водорослей при экстремально низких интенсивностях света.

В северном поле, с меньшей глубиной залегания пласта и большей прозрачностью воды, интенсивность света, попадающая на поверхность водорослей, достигает больших величин (до 11% ФАРп (170 мкЕ/(м<sup>2</sup>с)) в середине летнего солнечного дня) по сравнению с южным полем. В связи с этим конкурентные способности сопутствующих водорослей значительно возрастают, что позволяет им увеличивать свою биомассу (рис. 1) и занимать верхние горизонты пласта на этом участке. При интенсивности света, достигающей пласта, выше 100 мкЕ/(м<sup>2</sup>с) конкурентные возможности *Ahnfeltia tobuchiensis* и сопутствующих водорослей практически равны, а негативное влияние *A. tobuchiensis* на *Ahnfeltiopsis flabelliformis* и *P. filicina* снижается. Предполагается, что эти два фактора объясняют содоминирование *A. tobuchiensis* и *A. flabelliformis* в сообществе северного поля.

Постепенное накопление общей биомассы водорослей и увеличение толщины пласта за счет сноса макрофитов с краев поля в центр круговорота приводит к экстремальному снижению интенсивности света (вплоть до полной темноты) (Звалинский, 1980; Чербаджи и др., 1991). При таком уровне освещенности происходит потеря фотосинтетической активности и гибель в течение 5-10 дней *C. armatus* и *P. filicina* (Варфоломеева и др., 1994), оказавшихся в толще пласта. *A. flabelliformis* более устойчив к полному затенению и способен сохранять свою жизнеспособность в течение 30 дней, несмотря на снижение в этих условиях его фотосинтетических возможностей на 60-70 %. *A. tobuchiensis* способна выживать при экстремально низкой освещенности благодаря высокой эффективности использования слабого света и способности существовать в полной темноте в течение 1-2 месяцев без потери фотосинтетической функции (Титлянов и др., 1980) за счет значительного снижения скорости дыхания, экономного использования в метаболизме запасных веществ (Титлянов и др., 1993) и гетеротрофной утилизации органических веществ, содержащихся в морской воде (Пешеходько и др., 1980). Оказавшись на поверхности пласта (благодаря его частому переворачиванию под воздействием сильных волновых нагрузок) *A. tobuchiensis* и *A. flabelliformis* способны восстанавливать свои фотосинтетические возможности и активно расти (Титлянов, 1987; Воскобойников, 2006).

Таким образом, полученные данные позволяют объяснить преобладание *Ahnfeltia tobuchiensis* на участках поля с низкой освещенностью (за счет более высоких продукционных показателей на слабом свете, устойчивости к полной темноте) и способности ингибировать продукционные процессы своих основных конкурентов) и формирование смешанных скоплений *A. tobuchiensis* и *Ahnfeltiopsis flabelliformis* формировать смешанные скопления при интенсивности света выше 100 мкЕ/(м<sup>2</sup>с) благодаря их равным конкурентным возможностям в этих условиях.

## 2. Сообщество *Gracilaria gracilis*

Начало естественным сообществам грацилярии дают отдельные фрагменты талломов *G. gracilis* успешно перезимовавшие во льду лагун (Титлянова и др., 1990). На начальных этапах развития *G. gracilis* в апреле – мае в лагунах наблюдается повышенное содержание аммония, нитратов и фосфатов (Козьменко, 1994), которые *G. gracilis* интенсивно поглощает и запасает. Одновременно с *G. gracilis* по лагунам разносятся и неприкрепленные талломы *Polysiphonia* sp. Формирующееся сообщество пласта *G. gracilis* заселяется животными и водорослями. Дальнейшее развитие сообщества грацилярии зависит от температуры, освещенности и концентрации биогенных элементов в лагунах и может пойти в двух направлениях. Первое – это развитие временного монодоминантного сообщества грацилярии (Скрипцова, 1999), основанное на интенсивном росте и высокой продукции *G. gracilis* в весенне-летний период года (Титлянов и др., 1995). Второе – массовое развитие быстрорастущих эфемерных зеленых водорослей и формирование временных монодоминантных сообществ *Ulva prolifera* и *Chaetomorpha linum* (рис. 2). Высокая температура воды наряду с повышенным содержанием азота и фосфора в лагуне в июне (Козьменко и др., 1994) вызывают усиление роста зеленых водорослей или их «цветение». Массовое развитие нитчатых или пластинчатых быстрорастущих макроводорослей (родов *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Ulva*), связанное с эвтрофикацией вод, способствует образованию неприкрепленных к грунту водорослевых матов, отмеченных ранее многими авторами, для других районов Мирового океана (Raffaelli et al., 1998; Lotze et al., 1999; McGlathery, 2001). Зеленые водоросли в этот короткий период «цветения» могут составлять до 98% биомассы сообщества (рис. 2).

Основными последствиями массового развития эфемерных водорослей является истощение питательных веществ в воде и затенение находящихся под водорослевыми матами организмов (снижение освещенность с 1500 до 307 мкЕ/(м<sup>2</sup> с)). Кроме того, *U. prolifera* и *Ch. linum* могут ингибировать фотосинтез грацилярии в середине дня

(Набивайло и др., 2005). Однако, как показали наши исследования, *G. gracilis* остается устойчивой к «цветению», продолжая расти с постоянной скоростью, вероятно, используя запасенные ею ранее питательные вещества, накопленные в весенний период, а затенение талломами зеленых водорослей вызывает у нее адаптацию к низкому свету с повышением потенциальных возможностей фотосинтеза (Яковлева и др., 1997).

После массового спороношения и частичной гибели зеленых водорослей «цветение» заканчивается, а сообщество грацилярии восстанавливается как монодоминантное (рис. 2). Одновременно с *Gracilaria gracilis* в водорослевом сообществе продолжается рост *Polysiphonia* sp. В августе-сентябре при максимальном прогреве воды после очередного импульсного поступления азот- и фосфорсодержащих веществ в воду заметно усиливается рост *Polysiphonia* sp., но ингибируются продукционные процессы у *G. gracilis* (Романюк и др., 1994). *Polysiphonia* sp. получает конкурентное преимущество и ее роль в сообществе возрастает; она становится субдоминантным видом (рис. 2).

В сентябре сильные ветра способствуют развитию разнонаправленных течений в лагуне, которые охватывают всю водную толщу (Скрипцова, 1999) и частично вымывают *Polysiphonia* sp. из сообщества. *G. gracilis* за счет большей биомассы, сцепленности талломов друг с другом, а также заилению нижних частей таллома, менее подвержена вымыванию. В результате наблюдается восстановление монодоминантного сообщества грацилярии (сопутствующие виды представлены, главным образом, *Polysiphonia* sp.). В этот же период начинается фрагментация талломов *G. gracilis*, вероятно за счет естественного процесса старения культуры (Скрипцова, 1999). Фрагменты талломов разносятся течением по лагуне и скапливаются в местах со слабым движением воды. При снижении температуры в зимний период (ниже 0°C) происходит промерзание лагуны и вмораживание в лед фрагментов талломов грацилярии.

### **3. Искусственные монодоминантные сообщества**

При выращивании *G. gracilis* на искусственном субстрате формируются временные водорослевые сообщества, которые существуют от момента посадки до сбора урожая. При развитии этих фитоценозов отмечены закономерности, характерные для формирования естественных сообществ грацилярии (Скрипцова, 1999), т.е. основным фактором, определяющим структуру и соотношение видов в сообществе, является концентрация азота и фосфора в воде.

Нами установлено, что величина засорения грацилярии сопутствующими водорослями варьирует от 2 до 60% от биомассы сообщества на опытных плантациях в лагунах Хасанского района (Россия) и от 30 до 65% от биомассы всех водорослей в прудовых хозяйствах на севере Вьетнама. В Чили величина засорения культивируемой грацилярии зелеными эпифитными водорослями также может достигать 60% (Buschmann and Gomez, 1993). В Израиле при культивировании *Gracilaria conferta* в контролируемых условиях эпифиты *Cladophora pellucida*, *Ulva lactuca*, *Enteromorpha compressa* росли в 2-9 раз быстрее, чем грацилярия, и составляли значительную конкуренцию культивируемому виду (Friedlander, 1992).

Обнаружено, что сорняки ингибируют скорость роста культивируемого вида в 1.7-2.5 раза и снижают урожай грацилярии, затеняя ее, и истощая ресурс растворенного неорганического азота в воде.

Влияние сорняков на сообщества грацилярии, формирующиеся при культивировании, сравнимо с негативным действием больших скоплений дрейфующих неприкрепленных водорослей на рост морских трав (Holmquist, 1997). Плотные маты неприкрепленных водорослей на поверхности воды значительно снижают концентрацию CO<sub>2</sub> и питательных веществ в воде (Harlin and Thorne-Miller, 1981), вызывают затенение (Fitzpatrick and Kirkman, 1995; Short et al., 1995), а также оказывают негативное аллелопатическое воздействие на морские макрофиты.

Таким образом, в определенных условиях некоторые виды сорняков, благодаря быстрому росту и способности более интенсивно поглощать питательные вещества имеют преимущества в конкурентной борьбе с культивируемым видом. Они не только затеняют плантацию, но и снижают поступление биогенных элементов к грацилярии, что приводит к подавлению роста культивируемого вида.

Образование водорослевого сообщества при плантационном культивировании *Eucheuma denticulatum* во Вьетнаме определяется высокой конкурентной способностью выращиваемого вида: более интенсивным ростом *E. denticulatum* по сравнению с сопутствующими ей видами и способностью *E. denticulatum* подавлять рост конкурентов и ингибировать поглощение ими азотистых веществ. Эти физиологические особенности *E. denticulatum* позволяют ей формировать монодоминантные сообщества при практически полном отсутствии сорняков.

## ВЫВОДЫ

1. Показано, что южное поле *Ahnfeltia tobuchiensis* в районе г. Столовой, Амурский залив, Японского моря, представляет собой монодоминантное сообщество. Наиболее массовыми сопутствующими видами являются: *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, *Ptilota filicina*, *Coccotylus orientalis* и *Sargassum pallidum*, биомасса которых не превышает 5% от биомассы пласта. В северном поле формируется бидоминантное сообщество *A. tobuchiensis* и *A. flabelliformis*, биомасса которых составляет 30-70% и 20-60%, соответственно. Наиболее массовыми сопутствующими видами данного сообщества являются: *Chondrus armatus* и *P. filicina*.

2. Обнаружено, что в течение вегетационного периода происходит сезонная сукцессия сообщества *Gracilaria gracilis*, которая представляет собой последовательную смену временных моно и бидоминантных сообществ: *G. gracilis* → *Chaetomorpha linum* или *Ulva* (= *Enteromorpha*) *prolifera* → *G. gracilis* → *G. gracilis* + *Polysiphonia* sp. → *G. gracilis*. При культивировании *G. gracilis* в прудовых хозяйствах на севере Вьетнама наблюдается значительное засорение водорослевых плантаций сопутствующими видами (водоросли родов *Ulva* и *Chaetomorpha*), которое составляет в среднем 30-65% от биомассы грацилярии. На опытных плантациях в Хасанском районе массовое развитие сорняков составляет до 70% от биомассы сообщества. Промысловые плантации *Eucheuma denticulatum* представляют собой практически чистые монодоминантные сообщества.

3. Установлено, что основными механизмами межвидовых конкурентных взаимоотношений, обеспечивающими доминирование видов в изученных сообществах в природе и при культивировании являются: для *A. tobuchiensis* и *G. gracilis* – потребление ресурса (света, элементов минерального питания) и химическое воздействие на конкурентов; для *Ch. linum* или *Ulva* (= *Enteromorpha*) *prolifera* – оккупация пространства, сопровождающаяся истощением питательных веществ в среде и затенением конкурентов; для *E. denticulatum* – негативное химическое воздействие на конкурентов.

4. Показано, что основными факторами внешней среды, определяющими структуру и статус изученных монодоминантных водорослевых сообществ являются низкая освещенность пласта и его постоянное перемешивание для *A. tobuchiensis*, высокие амплитуды колебаний концентрации питательных веществ и солености в местах обитания водорослей для *G. gracilis*, весенний скачок содержания азотистых веществ в лагуне и повышение температуры воды (до 26-29°C) в ранне-летний период для эфемерных зеленых водорослей.

5. Основными внутренними факторами, определяющими высокую конкурентоспособность и преобладание вида водоросли в сообществе являются: для *Ahnfeltia tobuchiensis* – возможность адаптироваться к экстремально низким интенсивностям света и переживать полную темноту и негативное аллелопатическое воздействие на конкурентов; для *Gracilaria gracilis* – широкий диапазон толерантности растений к свету, температуре и солености наряду с продолжительным вегетационным периодом и способность потреблять соединения азота при их низких концентрациях в среде и запасать эти вещества впрок; для эфемерных зеленых водорослей – высокие скорости роста и поглощения питательных веществ растениями; для *Eucheuma denticulatum* – негативное аллелопатическое воздействие на конкурентов.

6. Установлено, что конкуренция является основным действующим механизмом при формировании естественного сообщества анфельции, временного монодоминантного сообщества грацилярии и искусственных сообществ культивируемых каррагинансодержащих красных водорослей *E. denticulatum* и *Kappaphycus alvarezii*; но не является определяющей в процессе формирования временного монодоминантного сообщества эфемерных зеленых водорослей.

7. На основании собственных и литературных данных предлагаются следующие рекомендации для экстенсивного культивирования *A. tobuchiensis* с наименьшим количеством водорослей-сорняков: получение посадочного материала из нижних частей пласта и внесения их в зону действия антициклонических круговоротов воды на глубины от 6 до 15 метров, в следующих условиях: освещенность ниже 100 мкЕ/(м<sup>2</sup> с), содержание растворенного неорганического азота – не менее 5 мМ, соленость 32‰, движение воды менее 10 м/с.

#### **Список работ, опубликованных по теме диссертации:**

- 1 Набивайло Ю.В., Скрипцова А.В., Титлянов Э.А. Взаимное влияние водорослей сообщества *Gracilaria gracilis* // Биология моря. – 2005. – Т. 31 (5). – С. 338-343.
- 2 Набивайло Ю.В., Титлянов Э.А. Конкурентные взаимоотношения водорослей в природе и культуре // Биология моря. – 2006. – Т. 32 (5). – С. 315-325.
- 3 Набивайло Ю.В., Скрипцова А.В. Конкурентные взаимоотношения водорослей в сообществе промысловой красной водоросли *Gracilaria gracilis* // Сб. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». Москва.: ВНИРО, 2005. – С. 159-163.
- 4 Набивайло Ю.В., Скрипцова А.В. Физиологические основы межвидовых взаимодействий водорослей в сообществе *Ahnfeltia tobuchiensis* // Материалы докладов международной конференции "Современная физиология растений: от молекул до экосистем", Сыктывкар, 2007. – С. 68-69.

