

МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ И ИХ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ СООБЩЕСТВ *AHNFELTIA TOBUCHIENSIS* (KANNO ET MATSUBARA, 1932) МАКИЕНКО, 1970 (RHODOPHYTA)

© 2014 г. Ю. В. Набивайло, А. В. Скрипцова, Э. А. Титлянов

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041
e-mail: nabivailo@mail.ru

Статья принята к печати 19.09.2013 г.

Исследованы характер и напряженность межвидовых взаимоотношений массовых видов водорослей пласта анфельции (*Ahnfeltia tobuchiensis*, *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, *Chondrus armatus*, *Ptilota filicina*) в зависимости от освещенности и концентрации растворенных неорганических соединений азота и фосфора в среде. Оценены рост и фотосинтез водорослей в монокультуре, при совместном культивировании, а также в среде с метаболитами сопутствующего вида. Показано, что в условиях низкой освещенности *A. tobuchiensis* обладала наивысшим конкурентным потенциалом среди изученных видов. Отмечено, что между водорослями наблюдались как отрицательные (эксплуатационная конкуренция, аллелопатическое подавление продукционных процессов конкурента), так и положительные (стимулирование роста и фотосинтеза сопутствующего вида) взаимодействия. В большинстве случаев анфельция ингибировала фотосинтетическую активность и рост сопутствующих видов, но не испытывала отрицательного воздействия конкурентов. При увеличении концентрации биогенов и освещенности напряженность конкурентных взаимоотношений существенно снижалась. Высказано предположение, что динамическая система положительных и отрицательных взаимоотношений регулирует структуру сообщества *A. tobuchiensis*, при этом с увеличением доступности ресурсов негативное влияние доминирующего вида на сопутствующие виды снижается.

Ключевые слова: *Ahnfeltia tobuchiensis*, межвидовые взаимодействия, конкуренция, аллелопатия.

The interspecific relationships of seaweeds and their role in the formation of communities of *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara, 1932) Makienko, 1970 (Rhodophyta). Yu. V. Nabivailo, A. V. Skriptsova, E. A. Titlyanov (A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041)

The character and intensity of interspecific relationships between common species of an *Ahnfeltia* bed community (*Ahnfeltia tobuchiensis*, *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, *Chondrus armatus*, and *Ptilota filicina*) were investigated in relation to light levels and concentrations of dissolved inorganic nitrogen and phosphorus compounds. Growth and photosynthetic rates of seaweeds were measured in mono- and co-culture, as well as in the medium containing the metabolites of attendant species. Under low light conditions, *A. tobuchiensis* showed the highest competitive ability among the species studied. Experimental results indicated both negative (exploitation competition, allelopathic inhibition of production processes of a competitor) and positive (stimulation of growth and photosynthesis of attendant species) relationships between seaweeds. Increased nutrient concentrations and light levels resulted in a substantial reduction in the intensity of interspecific relationships. The dynamic system of positive and negative relationships may regulate the *A. tobuchiensis* community structure; the intensity of interspecific relationships depends on the availability of resources such as light and nutrients. (Biologiya Morya, 2014, vol. 40, no. 5, pp. 353–363).

Keywords: *Ahnfeltia tobuchiensis*, interspecific interactions, competition, allelopathy.

Известно, что при формировании и поддержании стабильного состояния растительного сообщества немаловажное значение имеют характер и интенсивность конкурентных взаимоотношений между формирующими его видами (Carpenter, 1990; Pain, 1990; Maggi et al., 2012). Доминантами в фитоценозах являются виды, обладающие в данных условиях наивысшим конкурентным потенциалом, который определяется способностью быстро и полно адаптироваться к недостатку ресурсов и наиболее эффективно их использовать (Carpenter, 1990), тем самым ограничивая доступность ресурсов для конкурента (эксплуатационная конкуренция), а также возможностью аллелопатического воздействия на физио-

логические процессы конкурента (интерференционная конкуренция) (Olson, Lubchenco, 1990). Поэтому исследование межвидовых взаимодействий морских бентосных водорослей имеет фундаментальное значение для понимания сукцессий сообществ макрофитобентоса.

Морская неприкрепленная красная водоросль *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Makienko образует уникальные фитоценозы со сложной структурой, неоднородные по составу и соотношению видов. В состав сообщества входят десятки сопутствующих видов водорослей. Наиболее массовыми из них являются *Ahnfeltiopsis flabelliformis* (Harvey) Masuda, *Chondrus armatus* (Harvey) Okamura, *Ptilota filicina* J. Agardh и

Coccotylus orientalis (Zinova et Makienko) Perestenko (Титлянов и др., 1993). Видовой состав и соотношение биомассы отдельных видов в сообществах анфельции, распространенных в различных районах Японского и Охотского морей, могут существенно различаться. Так, например, на некоторых участках пласта анфельции, сформированного в прол. Старка, биомасса *P. filicina* составляла 15% от биомассы всех макрофитов, а в б. Баклан в отдельные годы превышала 50% (Чербаджи, Титлянов, 1998). В биоценозе анфельции в зал. Измены наиболее распространенным сопутствующим видом был *C. armatus*, биомасса которого достигала 10% от биомассы сообщества (Чербаджи, Титлянов, 1998; Cherbadgy, Porova, 1998). В Амурском заливе Японского моря (от устья р. Барабашевка до п-ва Песчаный) на разных участках пласта анфельции, различавшихся уровнем фотосинтетически активной радиации (ФАР), достигавшей поверхности пласта (ФАРп), и концентрацией биогенных элементов в воде, сформировались два разных сообщества макрофитов: в южной части пласта – монодоминантное сообщество *A. tobuchiensis*, биомасса сопутствующих видов в котором не превышала 5%, в северной части пласта – сообщество, в котором доминировали *A. tobuchiensis* и *A. flabelliformis*, но значительную биомассу (~ 12%) составляли *C. armatus* и *P. filicina* (Скрипцова, Набивайло, 2008).

Ранее предполагалось, что доминирование анфельции в сообществах обусловлено ее более высокой теневыносливостью, чем у других видов водорослей (Титлянов и др., 1993; Варфоломеева и др., 1994; Скрипцова, Набивайло, 2008). Экспериментально показано, что в сообществе *A. tobuchiensis* в условиях низкой освещенности или ограниченного содержания в среде биогенных элементов между макрофитами, занимающими сходные экологические ниши, возникает конкуренция за ресурсы (Чербаджи, Титлянов, 1998). Однако взаимоотношения видов и их роль в формировании сообществ анфельции недостаточно изучены. Кроме того, исследования межвидовых взаимодействий макрофитов проводились при высокой освещенности, нехарактерной для условий обитания водорослей в пласте (Варфоломеева и др., 1992, 1994), что не позволяет использовать полученные данные для объяснения процессов, происходящих в естественных сообществах анфельции. Отсутствуют также сведения об *A. flabelliformis* – одном из массовых видов сообщества анфельции, занимающем иногда субдоминирующее положение.

Таблица 1. Условия эксперимента 1

Вариант опыта	ФАР, мкЕ/(м ² с)	Концентрация NO ₃ ⁻ / PO ₄ ³⁻ , мкМ
1	18	3±0.25/0.5±0.12
2	100	3±0.25/0.5±0.12
3	18	25±0.5/4±0.38
4	100	25±0.5/4±0.38

Как известно, степень доступности ресурсов может существенно повлиять на конкурентоспособность видов и на особенности их взаимоотношений (Carpenter, 1990). Это позволило нам предположить, что характер и напряженность взаимодействия видов в сообществе анфельции зависят от условий обитания и, вероятно, являются одними из ключевых факторов, определяющих состав и соотношение биомасс доминирующих видов водорослей.

Данная работа была предпринята с целью определения роли межвидовых взаимодействий массовых видов водорослей в формировании сообществ анфельции. Для этого нами была оценена конкурентоспособность наиболее массовых видов и исследованы характер и напряженность межвидовых взаимодействий водорослей в зависимости от интенсивности света и концентрации нитратов (NO₃⁻) и ортофосфата (PO₄³⁻) в среде.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis*, *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, *Chondrus armatus* и *Ptilota filicina* собирали в центре поля анфельции на глубине 4 м в Амурском заливе Японского моря (от 43°06' с.ш., 131°38' в.д. до 43°10' с.ш., 131°45' в.д.). Растения отбирали из верхней части пласта. Собранные водоросли в баке с морской водой в течение трех часов оставляли в лабораторию. Растения очищали от эпифитов и отбирали неповрежденные талломы в стадии активного роста.

Для акклимации к условиям эксперимента водоросли содержали в сосудах с фильтрованной морской водой в течение 14 сут при постоянной аэрации, температуре 15°C и интенсивности света 18 и 100 мкЕ/(м² с), создаваемой люминесцентной лампой (ЛД-40) и лампой ДРЛ-400 соответственно. Средняя концентрация нитратов и ортофосфата в воде варьировала незначительно и составляла 3 ± 0.25 и 0.5 ± 0.12 мкМ соответственно. Данные условия были близки к таковым в естественных местах обитания водорослей в летний период.

Эксперимент 1. Взаимное влияние массовых видов водорослей при совместном выращивании

Водоросли выращивали в течение 14 сут при постоянной аэрации и температуре 15°C. Эксперимент проводили при четырех комбинациях света и концентрации биогенов в среде (табл. 1).

В каждом варианте опыта водоросли выращивали в моно- и бикультуре. В монокультуре в сосудах объемом 1.5 л раздельно экспонировали по 5 талломам каждого вида. Общая биомасса водорослей в сосуде составляла 2.5 г. В бикультуре с сопутствующим видом в сосудах объемом 3 л выращивали по 5 талломам (общей массой около 2.5 г) каждого вида в следующих комбинациях: *A. tobuchiensis* + *A. flabelliformis*, *A. tobuchiensis* + *C. armatus* и *A. tobuchiensis* + *P. filicina*. Водоросли разделяли вертикальной сеткой, чтобы исключить затенение одного вида другим.

В течение эксперимента через каждые трое суток определяли скорость роста талломов, концентрацию нитратов и фосфатов в воде. После этого меняли воду и добавляли KNO₃ и KH₂PO₄ до начальной концентрации. В конце эксперимента определяли скорость нетто-фотосинтеза ($P_{\text{нетто}}$) водорослей.

Эксперимент 2. Влияние экзометаболитов водорослей на фотосинтез сопутствующего вида

Для подготовки среды с метаболитами водорослей талломы *A. tobuchiensis*, *A. flabelliformis*, *C. armatus* и *P. filicina* (в концентрации 20 г/л) в течение суток выдерживали отдельно в фильтрованной морской воде, обогащенной элементами минерального питания, при температуре 15°C, освещенности 300 мкЕ/(м² с) и постоянной аэрации. Затем водоросли удаляли и определяли концентрацию нитратов и ортофосфата в полученной среде. После этого в среду добавляли KNO₃ и KH₂PO₄; средняя концентрация нитратов и ортофосфата в воде составляла 25 ± 0.5 и 4 ± 0.38 мкМ соответственно.

Фрагменты талломов *A. tobuchiensis*, *A. flabelliformis*, *C. armatus* и *P. filicina* (по 2.5 г) помещали в сосуды с подготовленной средой с метаболитами сопутствующего вида (СВ) (см. схему, представленную на рис. 1) и экспонировали при интенсивности ФАР 100 мкЕ/(м² с) и температуре 15°C в течение суток. В качестве контроля талломы исследуемых водорослей содержали отдельно в чистой морской воде, обогащенной нитратами и ортофосфатом (соответственно 25 ± 0.5 и 4 ± 0.38 мкМ). Все варианты опыта были поставлены в четырех повторностях. После экспозиции определяли $P_{\text{нетто}}$ изученных видов водорослей в среде с метаболитами сопутствующего вида и в чистой морской воде (контроль).

$P_{\text{нетто}}$ водорослей в эксперименте определяли по изменению количества растворенного в воде кислорода в замкнутой инкубационной системе (Littler, 1979). Талломы водорослей в течение часа экспонировали на свету в прозрачных респирометрах с притертой крышечкой в той же среде и в тех же условиях, в которых они содержались в эксперименте. Все измерения проводили в середине дня (12:00–15:00). В качестве контроля в этих же условиях экспонировали три респирометра с чистой морской водой. Во время экспозиции респирометры встряхивали каждые 7–10 мин. Содержание растворенного в воде кислорода определяли скляночным методом Винклера (Заярная и др., 1979).

Скорость роста водорослей вычисляли по изменению сырой массы талломов. Растения извлекали из воды, осушали фильтровальной бумагой и взвешивали на электронных весах с точностью 0.01 г. Скорость роста (m , % в сутки) рассчитывали по формуле:

$$\mu = \frac{\ln(m_t - m_0)}{t} \times 100,$$

где m_0 и m_t – масса таллома водоросли в начале эксперимента и через время t (Lobban, Harrison, 1994).

Концентрацию растворенного неорганического азота и фосфора в воде определяли с помощью стандартных колориметрических методов (Пропп и др., 1979) после фильтрации через стекловолоконный фильтр (Filtrac, MGF, диаметр поры 0.7 мкм). Оптическую плотность растворов нитратов и фосфатов регистрировали на спектрофотометре UV 2101PS (Shimadzu, Japan).

Полученные данные по скорости фотосинтеза и роста водорослей были проверены на соответствие нормальному распределению (тест Колмогорова-Смирнова и Лиллиефорса) и на однородность их дисперсий внутри групп (тест Левена) и затем при необходимости трансформировались.

Статистическую значимость различий средних значений скорости фотосинтеза и темпов роста у исследованных видов водорослей в монокультуре, а также между водорослями, выращенными в моно- и бикультуре, оценивали с помощью теста Тьюки для равных групп. Для оценки воздействия экспериментальных факторов (ФАР, NO₃⁻ + PO₄³⁻ и СВ) на исследуемые зависимые переменные ($P_{\text{нетто}}$ и μ) использовали трехфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) из пакета программ Statistica 5.0 (StatSoft Inc, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Скорость нетто-фотосинтеза и роста водорослей в монокультуре

Скорость фотосинтеза и роста исследованных водорослей в эксперименте существенно варьировала в зависимости от факторов среды. Результаты дисперсионного анализа показали, что интенсивность ФАР, содержание NO₃⁻ + PO₄³⁻ значимо влияли на $P_{\text{нетто}}$ и скорость роста *Ahnfeltia tobuchiensis*, *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, *Chondrus armatus* и *Ptilota filicina* (табл. 2, 3).

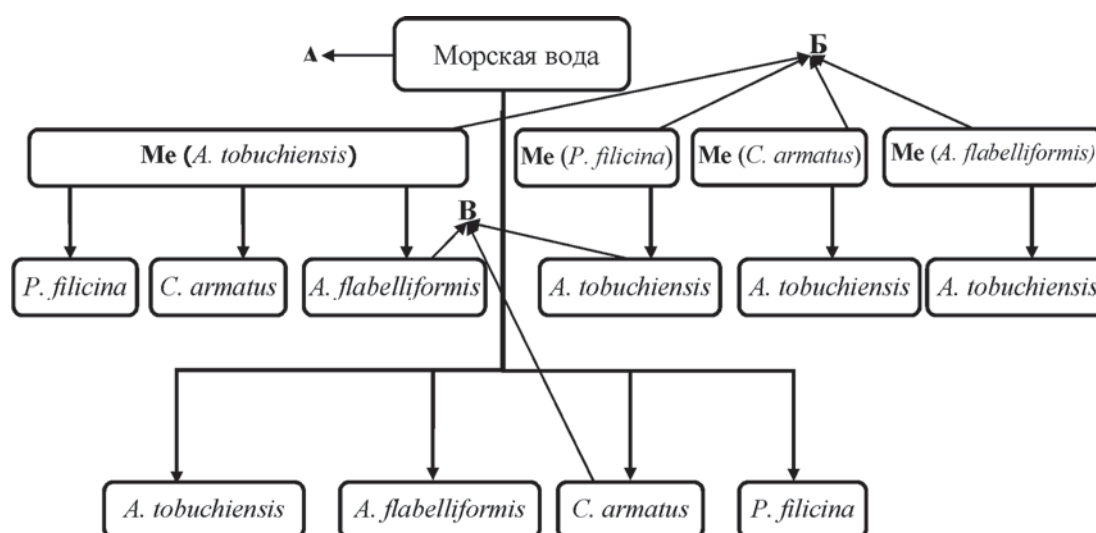


Рис. 1. Схема эксперимента по изучению взаимного аллелопатического влияния водорослей на фотосинтез друг друга. А – бак с фильтрованной морской водой, обогащенной азотом и фосфором; Б – среда с метаболитами (Me) водорослей; В – респирометры с талломами водорослей.

Таблица 2. Влияние интенсивности ФАР (А), концентрации нитратов и ортофосфата в воде (Б) и сопутствующего вида (В) на скорость нетто-фотосинтеза и роста *Ahnfeltia tobuchiensis*: результаты трехфакторного дисперсионного анализа

В присутствии	Фактор	Скорость нетто-фотосинтеза			Скорость роста		
		df	MS	P	df	MS	P
<i>Ahnfeltiopsis flabelliformis</i>	А	1	0.2140	***	1	1.7499	***
	Б	1	0.2024	***	1	9.5253	***
	В	1	0.0002	нд	1	2.0362	***
	А'Б	1	0.0059	нд	1	0.7276	***
	А'В	1	0.0008	нд	1	0.1343	*
	Б'В	1	0.0058	нд	1	3.4048	***
	А'Б'В	1	0.0004	нд	1	0.2819	**
	Остаточное	57	0.0018		97	0.0288	
<i>Chondrus armatus</i>	А	1	0.1800	***	1	1.1581	***
	Б	1	0.0002	нд	1	0.3110	***
	В	1	0.0271	***	1	0.1099	*
	А'Б	1	0.0164	**	1	0.0270	нд
	А'В	1	0.0009	нд	1	0.0005	нд
	Б'В	1	0.1430	***	1	0.1806	**
	А'Б'В	1	0.0046	нд	1	0.0507	нд
	Остаточное	63	0.0014		105	0.0257	
<i>Ptilota filicina</i>	А	1	0.1949	***	1	1.2537	***
	Б	1	0.2110	***	1	1.4289	***
	В	1	0.0038	нд	1	0.0038	нд
	А'Б	1	0.0098	*	1	0.0872	нд
	А'В	1	0.0027	нд	1	0.0007	нд
	Б'В	1	0.0166	**	1	0.0077	нд
	А'Б'В	1	0.0000	нд	1	0.3422	***
	Остаточное	61	0.0017		107	0.0254	

Примечание. Здесь и в табл. 3: df – число степеней свободы, MS – дисперсия, P – уровень значимости: *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001; нд – P > 0.05, влияние недостоверно.

Минимальные значения $P_{\text{нетто}}$ у всех исследованных водорослей были зарегистрированы при выращивании в условиях слабой освещенности (18 мкЕ/(м² с) и при относительно низкой концентрации нитратов (3 мкМ) и ортофосфата (0.5 мкМ) в среде. В этом варианте опыта наиболее высокие значения $P_{\text{нетто}}$ были отмечены у *A. tobuchiensis* и *A. flabelliformis* – 0.27 ± 0.028 и 0.25 ± 0.003 мг O₂/(г сырой массы в час), а самая низкая скорость фотосинтеза отмечена у *C. armatus* – 0.09 ± 0.02 мг O₂/(г сырой массы в час) (рис. 2). При увеличении интенсивности света и концентрации нитратов и ортофосфата в среде скорость первичного продуцирования у всех изученных видов повышалась по-разному. При этом различия в скорости фотосинтеза между *A. tobuchiensis*, *C. armatus* и *P. filicina* сохранялись. Значения $P_{\text{нетто}}$ у *A. tobuchiensis* и *A. flabelliformis* во всех вариантах опыта достоверно не различались (рис. 2А).

При интенсивности ФАР 18 мкЕ/(м² с) наиболее высокие темпы роста были отмечены у *A. tobuchiensis* – 0.89–1.02% в сутки в зависимости от концентрации биогенов в среде. Скорость роста у *A. flabelliformis* и *C. armatus* в этих условиях значимо не различалась и была в 1.2–1.4 раза ниже, чем у *A. tobuchiensis* (рис. 2Б).

Различия в темпах роста у трех видов водорослей (*A. tobuchiensis*, *A. flabelliformis*, *C. armatus*) исчезали с увеличением освещенности до 100 мкЕ/(м² с) при обеих концентрациях биогенов. Несмотря на то, что скорость роста у *P. filicina* при повышении содержания азота и фосфора в среде, а также интенсивности света возрастала, во всех вариантах опыта она была существенно ниже, чем у остальных водорослей (рис. 2Б).

Влияние сопутствующих видов на скорость фотосинтеза и роста *A. tobuchiensis*

Из трех сопутствующих видов значимое влияние на $P_{\text{нетто}}$ *A. tobuchiensis* оказывал только *C. armatus* (рис. 3А, табл. 2). В бикультуре с *C. armatus* при обоих вариантах освещенности и относительно низкой концентрации нитратов и ортофосфата в среде было отмечено достоверное (P < 0.05) повышение скорости фотосинтеза *A. tobuchiensis* по сравнению с таковой в монокультуре (рис. 3А). Однако следует отметить, что при интенсивности света 100 мкЕ/(м² с) стимулирующий эффект был на 30% слабее, чем при более низкой освещенности.

Достоверное (P < 0.05) увеличение темпов роста *A. tobuchiensis* зарегистрировано лишь в присутствии

Таблица 3. Влияние интенсивности ФАР (А), концентрации нитратов и ортофосфата в воде (Б) и *Ahnfeltia tobuchiensis* (В) на скорость нетто-фотосинтеза и роста *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, *Chondrus armatus* и *Ptilota filicina*: результаты трехфакторного дисперсионного анализа

Вид	Фактор	Скорость нетто-фотосинтеза			Скорость роста		
		df	MS	P	df	MS	P
<i>A. flabelliformis</i>	А	1	0.0469	***	1	0.0015	***
	Б	1	0.0060	***	1	0.0019	***
	В	1	0.0360	***	1	0.0004	***
	А'Б	1	0.0019	***	1	0.0000	нд
	А'В	1	0.0023	***	1	0.0000	нд
	Б'В	1	0.0019	***	1	0.0004	***
	А'Б'В	1	0.0002	нд	1	0.0001	***
	Остаточное	31	0.0001		111	0.00001	
<i>C. armatus</i>	А	1	0.0223	***	1	0.0012	***
	Б	1	0.0029	***	1	0.0003	***
	В	1	0.0008	*	1	0.0004	***
	А'Б	1	0.0019	***	1	0.0004	***
	А'В	1	0.0003	нд	1	0.0001	***
	Б'В	1	0.0062	***	1	0.0001	**
	А'Б'В	1	0.0003	нд	1	0.0001	**
	Остаточное	41	0.0001		111	0.00001	
<i>P. filicina</i>	А	1	0.0041	***	1	0.1464	***
	Б	1	0.0017	***	1	0.0007	нд
	В	1	0.0094	***	1	0.0003	нд
	А'Б	1	0.0008	*	1	0.0044	**
	А'В	1	0.0003	нд	1	0.0006	нд
	Б'В	1	0.0097	***	1	0.0027	*
	А'Б'В	1	0.0003	нд	1	0.0003	нд
	Остаточное	39	0.0001		111	0.0005	

A. flabelliformis при повышенной концентрации нитратов и ортофосфата в воде. При этом стимулирующий эффект зависел от уровня освещенности. При интенсивности света 18 и 100 мкЕ/(м² с) скорость роста *A. tobuchiensis* была соответственно на 51 и 76% выше, чем в монокультуре (рис. 3Б, табл. 2).

Влияние *A. tobuchiensis* на скорость фотосинтеза и роста сопуствующих видов

Дисперсионный анализ данных показал, что *A. tobuchiensis* оказывала значимое влияние на фотосинтез всех исследованных водорослей и воздействовала на рост *A. flabelliformis* и *C. armatus* (табл. 3). Характер и сила влияния *A. tobuchiensis* на физиологические процессы *A. flabelliformis*, *C. armatus* и *P. filicina* были видоспецифичными. При низкой концентрации нитратов и ортофосфата в воде в обоих световых вариантах опыта $P_{\text{нетто}}$ и темпы роста *C. armatus* в присутствии *A. tobuchiensis* значимо ($P < 0.01$) повышались в 1.2–2.1 раза по сравнению с данными показателями в монокультуре (рис. 4А, Б). В то же время у *A. flabelliformis* и *P. filicina* при совместном культивировании с *A. tobuchiensis* в этих же условиях было отмечено существенное ($P < 0.05$) ин-

гибирование фотосинтеза, а у *A. flabelliformis* и роста. Значимых различий в скорости роста у *P. filicina* в монокультуре и в присутствии *A. tobuchiensis* не наблюдалось (табл. 3).

При увеличении интенсивности света, концентрации азота и фосфора в среде было отмечено уменьшение силы воздействия анфельции на скорость первичного продуцирования всех сопуствующих водорослей. Так, под влиянием *A. tobuchiensis* максимальное снижение $P_{\text{нетто}}$ и темпов роста у *A. flabelliformis* (соответственно на 84 и 51%) наблюдалось в условиях низкой освещенности – 18 мкЕ/(м² с) и ограниченного содержания биогенных элементов в среде (3 мкМ NO₃⁻ и 0.5 мкМ PO₄³⁻). При повышении интенсивности ФАР до 100 мкЕ/(м² с) уровень ингибирования фотосинтеза и роста *A. flabelliformis* под действием *A. tobuchiensis* снизился соответственно до 43 и 29%. После добавления в среду биогенных элементов (NO₃⁻ и PO₄³⁻) в обоих световых вариантах опыта негативное воздействие *A. tobuchiensis* на фотосинтез *A. flabelliformis* уменьшилось – до 54% при 18 мкЕ/(м² с) и до 36% при 100 мкЕ/(м² с); ингибирование роста *A. flabelliformis* в этих условиях не зарегистрировано. У *P. filicina* снижение скорости фотосинтеза в присут-

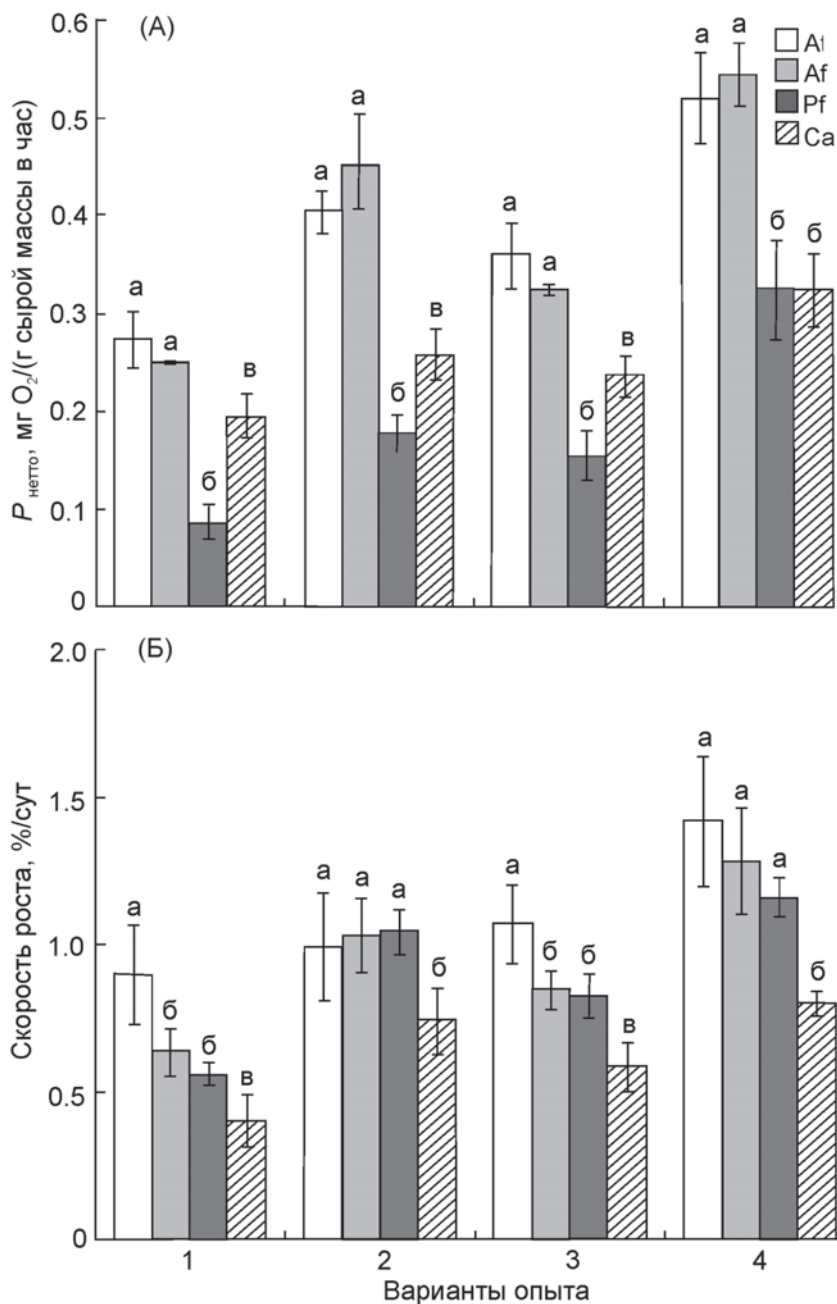


Рис. 2. Скорость нетто-фотосинтеза (А) и роста (Б) водорослей *Ahnfeltia tobuchiensis* (At), *Ahnfeltiopsis flabelliformis* (Af), *Ptilota filicina* (Pf), *Chondrus armatus* (Ca), выращенных в монокультуре при разной освещенности и концентрации нитратов и ортофосфата в среде. Здесь и на рис. 3 и 4 варианты опыта: 1 – 18 мкЕ/(м² с), 3 мкМ NO₃⁻, 0.5 мкМ PO₄³⁻; 2 – 100 мкЕ/(м² с), 3 мкМ NO₃⁻, 0.5 мкМ PO₄³⁻; 3 – 18 мкЕ/(м² с), 25 мкМ NO₃⁻, 4 мкМ PO₄³⁻; 4 – 100 мкЕ/(м² с), 25 мкМ NO₃⁻, 4 мкМ PO₄³⁻. Разными буквами (а, б, в) обозначены значимые ($P < 0.05$) различия внутри каждого варианта опыта.

ствии *A. tobuchiensis* было отмечено во всех вариантах опыта. При этом при увеличении интенсивности света степень подавления фотосинтеза у *P. filicina* под влиянием *A. tobuchiensis* уменьшилась с 54 до 42%. Подобная закономерность была зарегистрирована и для *C. armatus*: при минимальной освещенности и концентрации биогенов в среде стимулирующее воздействие *A. tobuchiensis* на фотосинтез *C. armatus* было максимальным и составляло 210%, при увеличении интенсивности ФАР степень воздействия уменьшилась до 133%, а при повышении

концентрации нитратов и ортофосфата в воде достоверные различия в скорости первичного продуцирования в моно- и биккультуре с анфельцией не наблюдались.

Влияние метаболитов водорослей на фотосинтез сопутствующего вида

В целом результаты этого эксперимента полностью согласуются с данными предыдущего опыта. Относительная скорость $P_{\text{нетто}}$ *A. tobuchiensis* в среде с метаболитами сопутствующих водорослей досто-

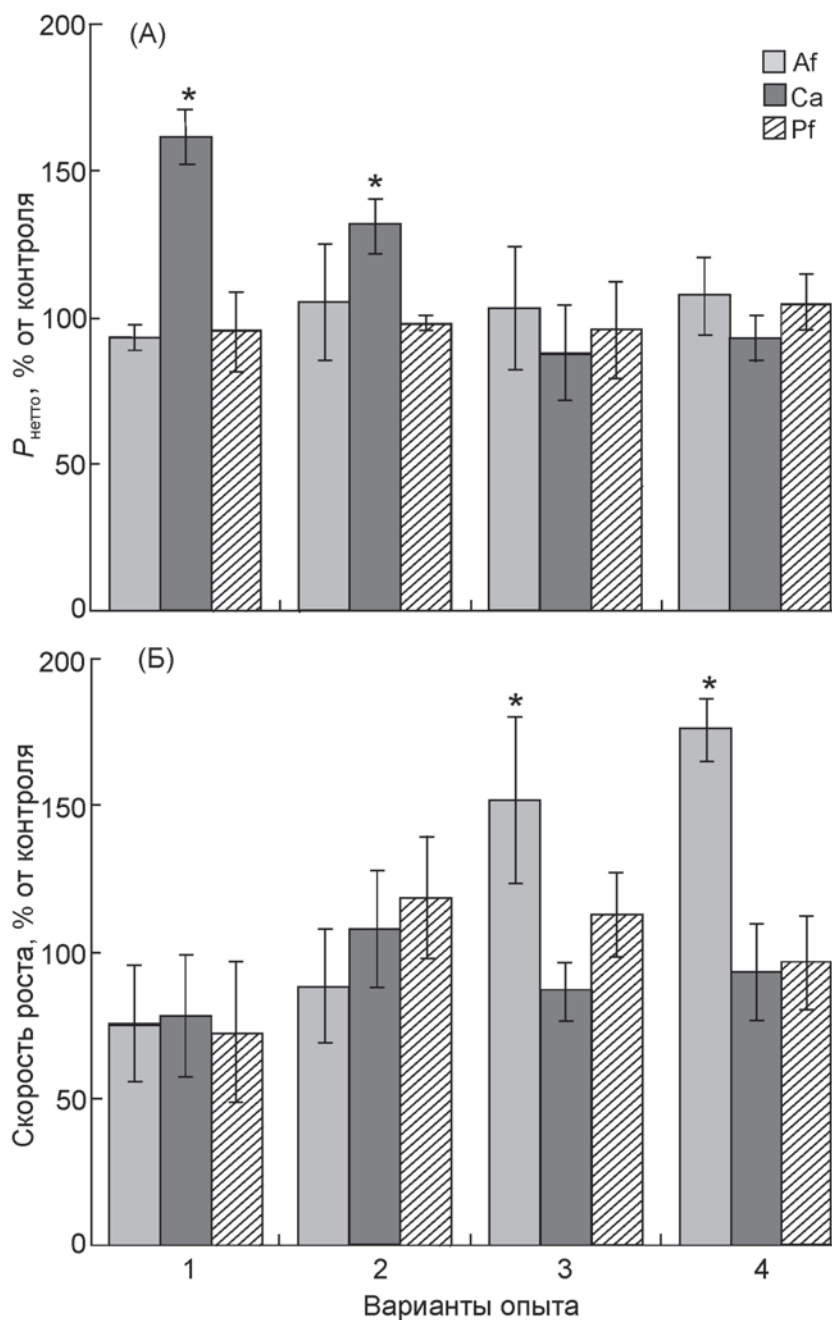


Рис. 3. Относительная скорость нетто-фотосинтеза (А) и роста (Б) *Ahnfeltia tobuchiensis* в бикультуре с сопутствующими видами: *Ahnfeltiopsis flabelliformis* (Af), *Chondrus armatus* (Ca), *Ptilota filicina* (Pf). Контроль – монокультура. *Достоверные различия при уровне значимости $P < 0.05$.

верно не отличалась от таковой в чистой морской воде (рис. 5А).

Зарегистрировано достоверное ($P < 0.05$) снижение скорости фотосинтеза у *A. flabelliformis* и *P. filicina* в среде с метаболитами *A. tobuchiensis* по сравнению с таковой у водорослей в чистой морской воде. При этом скорость фотосинтеза *A. flabelliformis* снижалась на 25% относительно контроля, а степень ингибирования $P_{\text{нетто}}$ у *P. filicina* составляла 15% от контроля. Значимого аллелопатического влияния метаболитов *A. tobuchiensis* на скорость фотосинтеза *C. armatus* не отмечено (рис. 5Б)

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенного нами исследования физиологических особенностей наиболее массовых видов сообщества анфельции согласуются с ранее полученными данными (Чербаджи, Титлянов, 1998). Показано, что в условиях слабой освещенности *Ahnfeltia tobuchiensis* обладает наивысшим конкурентным потенциалом среди всех изученных видов, о чем свидетельствует более интенсивный рост этой водоросли при освещенности 18 мкЕ/(м² с) по сравнению с таковым *Ahnfeltiopsis*

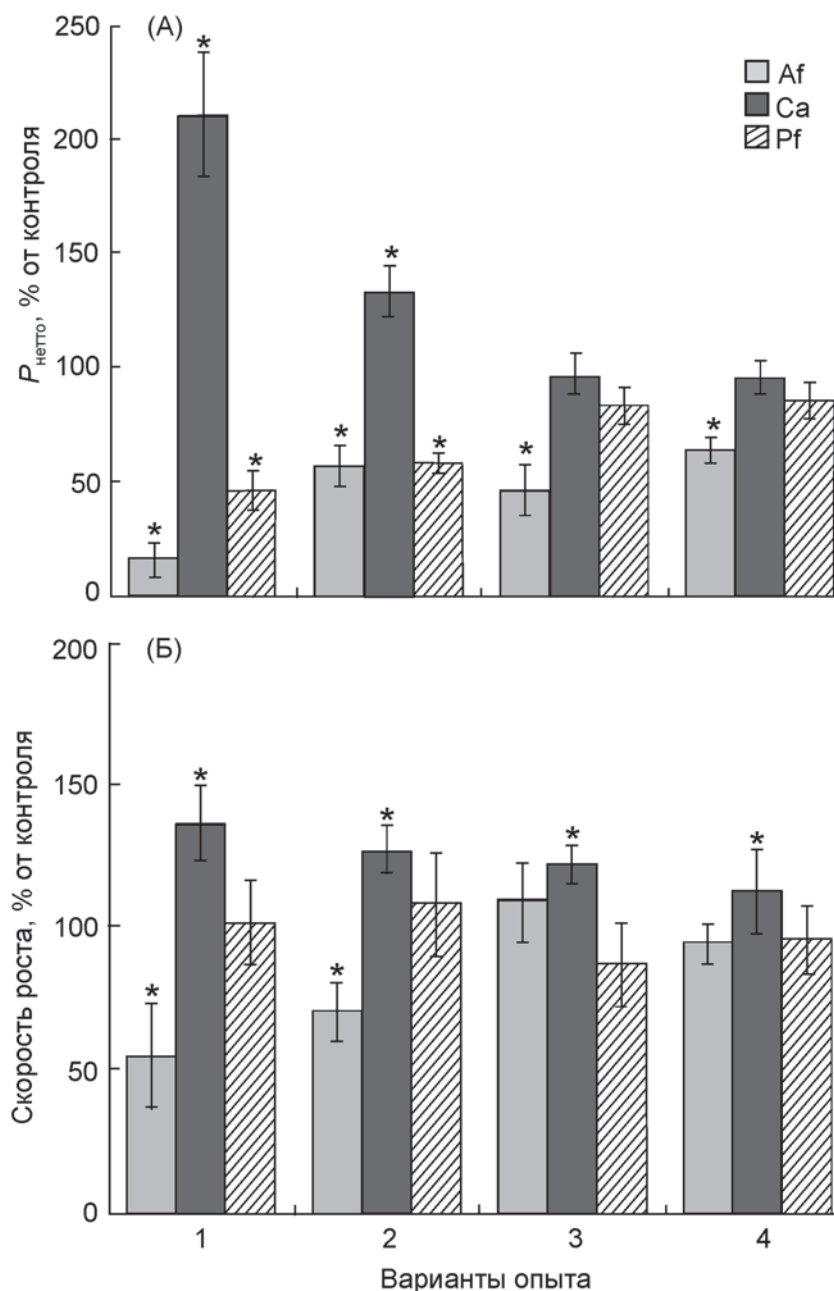


Рис. 4. Относительная скорость нетто-фотосинтеза (А) и роста (Б) водорослей *Ahnfeltiopsis flabelliformis* (Af), *Chondrus armatus* (Ca) и *Ptilota filicina* (Pf) в бикультуре с *Ahnfeltia tobuchiensis*. Контроль – монокультура. *Достоверные различия при уровне значимости $P < 0.05$.

flabelliformis, *Chondrus armatus* и *Ptilota filicina*. Кроме того, *A. tobuchiensis* способна выживать в течение длительного времени при экстремально низкой освещенности благодаря повышению содержания всех фотосинтетических пигментов и высокой эффективности использования слабого света, а также в полной темноте за счет гетеротрофной реутилизации органических соединений (Пешеходько, Титлянов, 1980). Эти физиологические особенности, очевидно, обеспечивают анфельдии преимущество в конкурентной борьбе и позволяют ей занимать доминирующее положение в сообществе в местообитаниях с лимитированными ресурсами, основным

из которых является свет. Основную конкуренцию анфельдии в данных условиях составляет *A. flabelliformis*, имеющий близкие показатели кислородного метаболизма и уступающий анфельдии только в скорости роста. *C. armatus* и *P. filicina*, по-видимому, менее конкурентоспособны, поскольку фотосинтез и рост этих видов существенно ограничиваются низкой освещенностью.

Нами показано, что изменение факторов среды существенно отражается на конкурентоспособности видов в сообществе. Так, при увеличении интенсивности ФАР и повышении концентрации биогенных веществ в среде фотосинтетическая активность и темпы роста

взаимодействующих с *A. tobuchiensis* видов водорослей (*A. flabelliformis*, *C. armatus*, *P. filicina*) значительно возрасли, что, вероятно, позволяло им в этих условиях более успешно конкурировать за ограниченные ресурсы. Однако конкурентный потенциал водорослей обеспечивается также их способностью непосредственно (физически или химически) воздействовать на конкурирующие виды или выдерживать отрицательное влияние конкурентов. В наших экспериментах в большинстве случаев анфельция ингибировала фотосинтетическую активность и рост сопутствующих видов, не испытывая отрицательного воздействия конкурентов.

Можно говорить о нескольких возможных механизмах отрицательного влияния *A. tobuchiensis* на конкурирующие с ней виды. Один из них связан с более интенсивным поглощением и эффективным использованием питательных веществ анфельцией и с ограничением их доступности для конкурентов. Снижение негативного влияния, оказываемого *A. tobuchiensis* на конкурирующие виды при увеличении освещенности и концентрации биогенных элементов, может служить косвенным подтверждением использования анфельцией этого механизма конкуренции. Однако данный эффект можно также объяснить непропорциональным увеличением скорости фотосинтеза и роста исследованных видов при отсутствии лимитирования по свету и биогенным элементам. Изменчивость силы взаимодействия видов в зависимости от факторов внешней среды была отмечена рядом исследователей (Fong et al., 1996; Steen, 2004; Li et al., 2010). Стин (Steen, 2004) обнаружил, что негативное влияние *Enteromorpha compressa* на рост двух видов фукуса (*Fucus serratus*, *F. evanescens*) изменялось в зависимости от содержания питательных веществ в воде. Фон с соавторами (Fong et al., 1996) показали, что при добавлении в среду азота негативное воздействие *Enteromorpha intestinalis* на рост *Ulva expansa* прекращалось на третьей неделе экспозиции, тогда как в отсутствие добавки эффект сохранялся в течение месяца.

Другим механизмом отрицательного влияния может быть аллелопатическое воздействие *A. tobuchiensis* на сопутствующие водоросли. Данное предположение подтверждается результатами второго эксперимента, в котором зарегистрировано значительное подавление фотосинтеза *A. flabelliformis* и *P. filicina* в присутствии метаболитов *A. tobuchiensis*. О наличии этого механизма конкуренции в пласте анфельции предполагали и ранее (Варфоломеева и др., 1992, 1994), он также был отмечен в других водорослевых сообществах (Fletcher, 1975; Friedlander et al., 1996; Denboh et al., 1997; Ferrer et al., 1997; Suzuki et al., 1998; Nelson et al., 2003; Wang et al., 2007; Li et al., 2010; Vermeij et al., 2011). Аллелопатическое воздействие макрофитов на сопутствующие виды является видоспецифичным (Хайлов, 1971; Ferrer et al., 1997; Wang et al., 2007), этим, вероятно, можно объяснить разную степень ингибирования нетто-фотосинтеза у *A. flabelliformis* и *P. filicina*, а так-

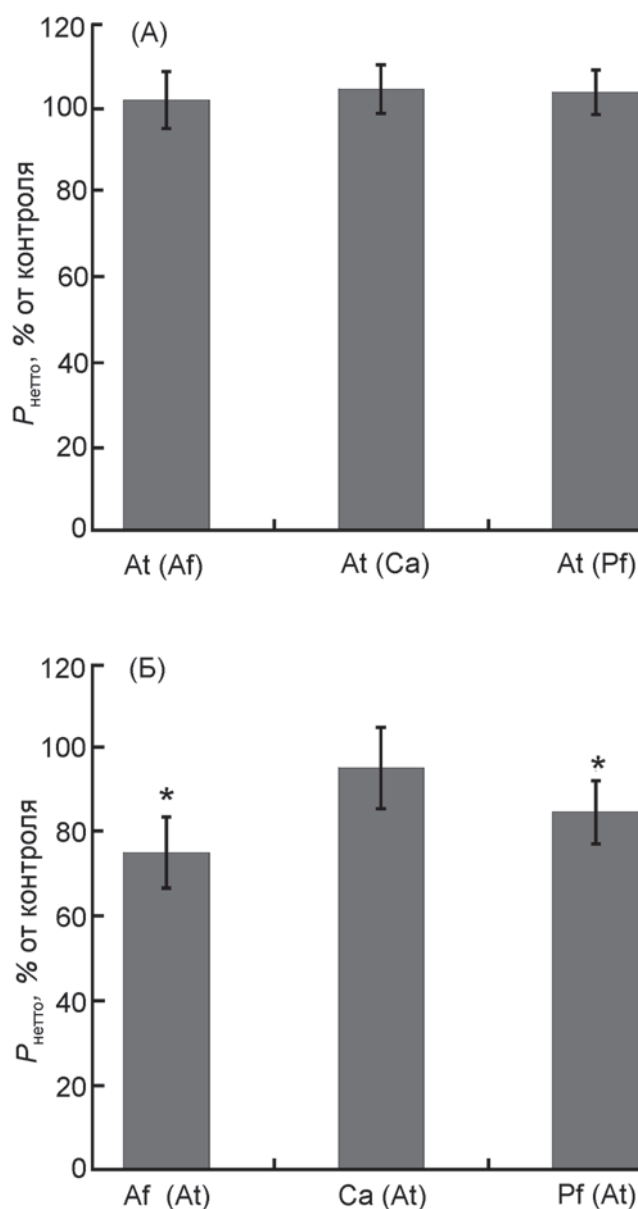


Рис. 5. Относительная скорость нетто-фотосинтеза *Ahnfeltia tobuchiensis* (A) в среде с метаболитами *Ahnfeltiopsis flabelliformis* – At (Af), *Chondrus armatus* – At (Ca) и *Ptilota filicina* – At (Pf), а также сопутствующих водорослей (Б) *A. flabelliformis* – Af (At), *C. armatus* – Ca (At) и *P. filicina* – Pf (At) в среде с метаболитами *A. tobuchiensis* при освещенности 100 мкЕ/(м² с) и концентрации нитратов (NO₃⁻) 25 мкМ и ортофосфата (PO₄³⁻) 4 мкМ. *Достоверные различия при уровне значимости P < 0.05.

же отсутствие негативного воздействия метаболитов *A. tobuchiensis* на фотосинтез *C. armatus*.

Однако межвидовые взаимодействия, обеспечивающие сосуществование водорослей в пласте анфельции, не ограничиваются конкуренцией. Нами отмечены взаимное положительное влияние на скорость фотосинтеза у *A. tobuchiensis* и *C. armatus* при их совместном содержании, а также более высокие темпы роста *A. tobuchiensis* в присутствии *A. flabelliformis*, чем в монокультуре. Полученные данные согласуются с результа-

тами других исследователей (Варфоломеева и др., 1992; Fong et al., 1996). Так, Варфоломеевой с соавторами (1992) было показано, что при освещенности 730 мкЕ/(м² с) скорость $P_{\text{нетто}}$ *A. tobuchiensis* и *P. filicina* при их взаимном влиянии увеличивалась в 1.3–1.5 раза по сравнению с контролем. По данным Фон с соавторами (Fong et al., 1996) прирост биомассы *Ulva* (= *Enteromorpha*) *intestinalis* в бикультуре с *U. expansa* был существенно выше, чем в монокультуре.

Положительное воздействие одних видов водорослей на другие обеспечивается разными механизмами. Предполагают, что возможным механизмом стимуляции продукционных процессов может быть использование одними водорослями экзометаболитов других в качестве дополнительного источника азота (Fong et al., 1996). Ранее экспериментально было установлено, что *A. tobuchiensis* активно (до 10% от выделенного) поглощает свои собственные экссудаты, а также выделения соседних растений (Пешеходько, Титлянов, 1980). Положительное взаимодействие между водорослями может быть связано и с регуляторным действием экзометаболитов на физиологические процессы сопутствующих видов (Коротков, Астапов, 1974).

Полученные данные позволяют предположить, что динамическая система положительных и отрицательных взаимоотношений регулирует структуру сообщества *A. tobuchiensis*. При этом напряженность межвидовых взаимодействий зависит от условий обитания водорослей – с увеличением доступности ресурсов негативное влияние доминирующего вида на сопутствующие водоросли снижается. Последнее может привести к доминированию в сообществе анфельции ранее сопутствующих ей видов водорослей. Примеры таких сообществ анфельции, в которых при увеличении доступности ресурсов один из сопутствующих видов водорослей выступал в роли суб- или кодоминанта, довольно распространены. Так, в сообществе анфельции в зал. Измены в условиях достаточно высокой освещенности поверхности пласта (от 7 до 40% ФАРп) наблюдалось массовое развитие *S. armatus*, биомасса которого достигала 30% от биомассы сообщества (Чербаджи, Титлянов, 1998). В северном поле анфельции в районе г. Столовая (Амурский залив), где интенсивность света на поверхности пласта достигала 11% ФАРп, сформировалось бидоминантное сообщество *A. tobuchiensis* – *A. flabelliformis*, в котором биомасса *A. flabelliformis* составляла 20–60% (Скрипцова, Набивайло, 2008). В то же время южное поле анфельции, залегавшее на большей глубине и, следовательно, менее освещенное, представляло собой практически чистые скопления *A. tobuchiensis*.

Таким образом, на основании проведенных исследований можно заключить, что в условиях низкой освещенности 18 мкЕ/(м² с) физиологические особенности *A. tobuchiensis* и ее способность ингибировать фотосинтез и рост сопутствующих видов обеспечивают анфельции высокий конкурентный потенциал и обуславливают

доминирование в сообществе. На меньших глубинах при ФАР выше 100 мкЕ/(м² с) конкурентные способности сопутствующих водорослей значительно возрастают, а негативное влияние *A. tobuchiensis* снижается, что, вероятно, позволяет им увеличить свое присутствие и занять доминирующее или субдоминирующее положение в сообществе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варфоломеева С.В., Попова Л.И., Чербаджи И.И. Взаимное влияние красных водорослей анфельции и пилоты на продукционные показатели и поглощение биогенных элементов // Биол. моря. 1992. № 5–6. С. 31–38.
- Варфоломеева С.В., Титлянов Э.А., Чербаджи И.И. Физиологические особенности конкурирующих водорослей сообщества анфельции тобучинской // Биол. моря. 1994. Т. 20, № 1. С. 34–41.
- Заярная С.М., Крайнюк П.Г., Рябушко В.И., Тарасова Т.С. Определение кислорода, окисляемости и солености // Методы химического анализа в гидробиологических исследованиях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1979. С. 44–62.
- Коротков А.Г., Астапов С.И. Выделение метаболитов черноморскими макрофитами и влияние их на формирование продукции // Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев: Наукова думка. 1974. Вып. 5. С. 84–87.
- Пешеходько В.М., Титлянов Э.А. Экскреция, поглощение и транспорт по таллому органических веществ у анфельции // Биология анфельции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1980. С. 75–83.
- Пронн Л.Н., Кауценко С.Д., Пронн М.В. Определение содержания основных биогенных элементов // Методы химического анализа в гидробиологических исследованиях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1979. С. 63–88.
- Скрипцова А.В., Набивайло Ю.В. Пространственное распределение водорослей в пласте *Ahnfeltia tobuchiensis* в Амурском заливе Японского моря (район г. Столовая) // Биол. моря. 2008. Т. 34, № 2. С. 83–89.
- Титлянов Э.А., Новожилов А.В., Чербаджи И.И. Анфельция тобучинская. Биология, экология, продуктивность. М.: Наука. 1993. 224 с.
- Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. Киев: Наукова думка. 1971. 68 с.
- Чербаджи И.И., Титлянов Э.А. Биология естественных монодоминантных сообществ красной водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis* в морях Дальнего Востока России // Биол. моря. 1998. Т. 24, № 2. С. 71–81.
- Carpenter R.C. Competition among marine macroalgae: a physiological perspective // J. Phycol. 1990. Vol. 26. P. 6–12.
- Cherbady I.I., Popova L.I. Distribution, biomass and primary production of *Ahnfeltia tobuchiensis* population in the Bay of Izmena, Kunashir Island // Phycol. Res. 1998. Vol. 46. P. 12–22.
- Denboh T., Suzuki M., Mizuno Y., Ichimura T. Suppression of *Laminaria* sporelings by allelochemicals from coralline red algae // Bot. Mar. 1997. Vol. 40, no. 3. P. 249–256.
- Ferrer E., Garreta A.G., Ribera M.A. Effect of *Caulerpa taxifolia* on the productivity of two Mediterranean macrophytes // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. Vol. 149. P. 279–287.
- Fletcher R.L. Heteroantagonism observed in mixed algal cultures // Nature. 1975. Vol. 253. P. 534–535.

- Fong P., Boyer K.E., Desmond J.S., Zedler J.B. Salinity stress, nitrogen competition, and facilitation: what controls seasonal succession of two opportunistic green macroalgae? // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1996. Vol. 206. P. 203–221.
- Friedlander M., Gonen Y., Kashman Y., Beer S. *Gracilaria conferta* and its epiphytes. 3. Allelopathic inhibition of the red seaweed by *Ulva* cf. *lactuca* // J. Appl. Phycol. 1996. Vol. 8. P. 21–25.
- Li L., Zhang P., Zhao J. et al. Effect of UV-B irradiation on interspecific competition between *Ulva pertusa* and *Grateloupia filicina* // Chin. J. Oceanol. Limnol. 2010. Vol. 28, no. 2. P. 288–294.
- Littler M.M. The effects of bottle volume, thallus weight, oxygen saturation levels, and water movement on apparent photosynthetic rates in marine algae // Aquat. Bot. 1979. Vol. 7. P. 21–34.
- Lobban C.S., Harrison P.J. Seaweed ecology and physiology. New York: Cambridge Univ. Press. 1994. 366 p.
- Maggi E., Bulleri F., Bertocci I., Benedetti-Cecchi L. Competitive ability of macroalgal canopies overwhelms the effects of variable regimes of disturbance // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2012. Vol. 465. P. 99–109.
- Nelson T.A., Lee D.J., Smith B.C. Are "green tides" harmful algal blooms? Toxic properties of water-soluble extracts from two bloom-forming macroalgae, *Ulva fenestrata* and *Ulvaria obscura* (Ulvophyceae) // J. Phycol. 2003. Vol. 39. P. 874–879.
- Olson A.M., Lubchenko J. Competition in seaweeds: linking plant traits to competitive outcomes // J. Phycol. 1990. Vol. 26. P. 1–6.
- Pain R.T. Benthic macroalgal competition: complications and consequences // J. Phycol. 1990. Vol. 26. P. 12–17.
- Steen H. Interspecific competition between *Enteromorpha* (Ulvales: Chlorophyceae) and *Fucus* (Fucales: Phaeophyceae) germlings: effects of nutrient concentration, temperature, and settlement density // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2004. Vol. 278. P. 89–101.
- Suzuki Y., Takabayashi T., Kawaguchi T., Matsunaga K. Isolation of an allelopathic substance from the crustose coralline algae *Lithophyllum* spp. and its effect on the brown alga *Laminaria religiosa* Miyabe (Phaeophyta) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1998. Vol. 225. P. 69–77.
- Vermeij M.J.A., Dailer M.L., Smith C.M. Crustose coralline algae can suppress macroalgal growth and recruitment on Hawaiian coral reefs // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2011. Vol. 422. P. 1–7.
- Wang Y., Zhiming Y., Song X. et al. Effect of macroalgae *Ulva pertusa* (Chlorophyta) and *Gracilaria lemaneiformis* (Rhodophyta) on growth of four species of bloom-forming dinoflagellates // Aquat. Bot. 2007. Vol. 86, no. 2. P. 139–147.