

## ЭКОЛОГИЯ

УДК 577.475

**СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ БЕЛОГО МОРЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ АЗОТОМ В ОКИСЛЕННОЙ ИЛИ ВОССТАНОВЛЕННОЙ ФОРМАХ И УРОВНЯ ОСВЕЩЕННОСТИ**

Л.В. Ильяш, Е.В. Запара, Т.А. Белевич

*(кафедра гидробиологии; e-mail: ilyashl@mail.ru)*

Фитопланктон, отобранный в Кандалакшском заливе Белого моря в конце июля 2006 г., экспонировали 14 сут *in situ* при двух уровнях освещенности ( $E_1 > E_2$ ) с добавками азота (концентрация 180 мкмоль/л) в виде мочевины, глицина, нитратов или аммония. Каждые трое суток оценивали видовой состав, численность и биомассу водорослей. Величина максимальной биомассы фитопланктона ( $V_{max}$ ) зависела от источника азота и уровня освещенности. Различия в  $V_{max}$  при разных субстратах проявлялись в большей степени при  $E_2$ . В сообществах, росших с использованием нитратов, мочевины и аммония,  $V_{max}$  была выше при  $E_1$ , а в росших на глицине — при  $E_2$ . При различающихся величинах  $V_{max}$  структура всех сообществ характеризовалась высоким сходством за исключением сообщества, ассимилирующего аммоний при  $E_1$ . Конкурентные параметры популяций водорослей видоспецифично зависели от источника азота и освещенности. Сопоставление полученных результатов с данными аналогичного эксперимента, проведенного в 2005 г., показало, что структура сообществ, формирующихся после пульса азота, зависит не только от формы поступившего азота и освещенности, но также от исходных (до пульса) структуры сообщества и обеспеченности водорослей азотом.

**Ключевые слова:** фитопланктон, конкуренция, органический и неорганический азот, освещенность.

В природных экосистемах обеспеченность фитопланктона минеральными и органическими ресурсами, а также световые условия меняются как во времени, так и в пространстве. Например, в морях умеренных и высоких широт весеннее развитие фитопланктона ведет к практически полному исчерпанию нитратного азота в фотическом слое. Последующая деструкция биомассы, накопленной при весеннем “цветении” и выделение органического азота зоопланктоном ведет к увеличению концентрации органического азота и аммония. Соответственно доля восстановленных форм азота в суммарном содержании растворенного азота увеличивается [1, 2]. При этом в поверхностном слое фитопланктон испытывает стресс фотоингибирования, на промежуточных глубинах фотической зоны освещенность близка к насыщающему фотосинтез уровню, а на нижней границе фотической зоны освещенность лимитирует фотосинтез [3]. В летний период при низкой концентрации минеральных ресурсов в ряде случаев наблюдается интенсивное развитие фитопланктона, который представлен, как это показано, например, для Белого моря [4], в основном миксотрофными водорослями. Увеличение биомассы фитопланктона при низкой обеспеченности нитрата-

ми связывают со способностью многих популяций водорослей использовать органические формы азота [5–9]. Увеличение относительной доли органического азота в пуле растворенного азота ведет к изменению структуры фитопланктона [7, 10–12]. На примере фитопланктона Белого моря показано, что ассимиляция водорослями разных азотсодержащих субстратов (мочевины, глицина, нитратов, аммония) вела к формированию различающихся по структуре сообществ [12]. Взаимодействие водорослей при использовании органического азота соответствовало механизмам эксплуатационной конкуренции, и конкурентные параметры популяций фитопланктона видоспецифично зависели от источника азота [12].

Ранее на смешанных культурах было показано, что конкурентные параметры водорослей видоспецифично зависят не только от источника азота, но и от уровня освещенности [13]. Последнее с учетом различающихся энергетических и субстратных затрат водорослей при ассимиляции восстановленных и окисленной форм азота [14] дает основание ожидать, что и в природном фитопланктоне структура сообщества и конкурентные параметры водорослей будут зависеть от источника азота и освещенности.

В настоящем исследовании проведен сравнительный анализ динамики экспериментальных сообществ планктонных водорослей Белого моря при ассимиляции нитратов, аммония, глицина и мочевины при двух уровнях освещенности. Проанализировано также сходство структуры сообществ и оценены конкурентные параметры отдельных видов фитопланктона.

### Материалы и методы исследования

Работу проводили на Беломорской биологической станции МГУ (Кандалакшский залив) с 29 июля по 12 августа 2006 г. В летний период ресурсом, лимитирующим развитие фитопланктона Белого моря, является азот [4, 15]. Фитопланктон, послуживший исходным материалом для эксперимента, отбирали с помощью сети из планктонного газа № 78 в слое 2—5 м, поскольку в Белом море именно к этому слою в летний период приурочен максимум обилия планктонных водорослей [16]. Для устранения пресса выедания растительной зоопланктоном фитопланктон пропускали через планктонный газ № 40.

В 1,5-литровые пластиковые емкости добавляли отфильтрованную морскую воду, концентрированный фитопланктон (посевной титр — 900 кл/мл), а также все биогенные элементы за исключением азота, согласно прописи среды f/2 [17]. Азот в концентрации 180 мкмоль/л вносили в виде нитратов, глицина, мочевины или аммония. Соотношение содержания азота и фосфора в среде равнялось пяти, что, согласно общепринятым взглядам [18], обуславливает ограничение развития водорослей недостатком азота. В качестве контроля использовали фитопланктон без добавок азота. Экспериментальные емкости экспонировали *in situ* на плотиках на глубине 1 м. Полуденная освещенность на этой глубине ( $E_1$ ) колебалась в пределах 60—1050 мкЕ/(м<sup>2</sup>·сек). Более низкую освещенность ( $E_2$ ), составлявшую в среднем 45% от  $E_1$ , создавали путем экранирования склянок тканью средней плотности. Все варианты эксперимента проводили в трех повторностях.

Продолжительность эксперимента составляла 14 сут за исключением фитопланктона с добавками мочевины при  $E_1$ . После 9 сут экспериментальные склянки с добавками мочевины в результате волнения были потеряны. Раз в трое суток из каждой емкости проводили отбор проб объемом 20 мл и фиксировали их раствором Люголя. Отобранные пробы, представляющие повторности для каждого варианта добавки и контроля (по три пробы), сливали и микроскопическому анализу подвергали интегральную пробу. Численность водорослей определяли методом прямого счета в камере Нажотта (объемом 0,05 мл). Число просчитанных клеток превышало 3000. При этом ожидаемая относительная ошибка измерений оказывается в пределах 5—10% [19]. Линейные размеры клеток водорослей измеряли с ис-

пользованием окуляр-микрометра. По методу геометрического подобия определяли объемы клеток [20]. Для оценки величин биомассы в единицах углерода клеточное содержание органического углерода в зависимости от объема клеток рассчитывали по аллометрическим уравнениям [21].

Для статистической обработки использовали пакет анализа экологических данных PRIMER Version 5.2.4. [22]. В качестве характеристики сообществ рассматривали относительные вклады популяций водорослей в суммарную биомассу. Сходство экспериментальных сообществ по структуре оценивали с помощью индекса Брея—Кёртиса, чувствительного к изменению относительного обилия как доминирующих, так и редких видов. Затем проводили ординацию сообществ методом многомерного шкалирования (MDS). Достоверность влияния факторов времени и добавок азота на структуру сообществ оценивали с помощью процедуры двухфакторного анализа матриц сходства (ANOSIM).

В качестве конкурентных параметров рассматривали конкурентную способность популяций и устойчивость к конкурентному вытеснению. Для характеристики конкурентной способности использовали следующий подход. Согласно широко используемой концепции [23—25], чем выше вклад популяции в суммарное обилие сообщества на финальных стадиях конкурентных отношений, тем большей конкурентной способностью она обладает. Однако в сообществе водорослей, послужившем инокулятом в эксперименте, обилие отдельных популяций существенно различалось. Популяции с большим начальным относительным обилием могли давать больший вклад в суммарную биомассу и на поздних стадиях развития сообществ даже при относительно невысоком приросте биомассы. Следует также отметить, что в контрольном сообществе наблюдался рост большинства популяций. С учетом того, что в период проведения эксперимента концентрация минерального азота в природной воде не превышает 3 мкмоль/л [15], увеличение биомассы популяции в контроле может быть обусловлено внутриклеточными пулом этого биогенного элемента. Поэтому можно полагать, что чем больше возросла биомасса популяции при наличии добавки по сравнению с таковой в отсутствие добавок, тем больше ресурса популяция потребила и тем эффективнее использовала его на рост, т.е. тем большей конкурентной способностью она обладает. Поэтому конкурентную способность оценивали по соотношению максимальной биомассы, накопленной популяцией в сообществе, росшем с той или иной добавкой азота, к ее максимальной биомассе в контроле ( $B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$ ).

Устойчивость к конкурентному вытеснению ранжируется на основе величин пороговой концентрации лимитирующего ресурса  $R^*$ , при которой популяция в равновесных условиях поддерживает стационарную численность [27]. Виды, имеющие наиболь-

шее значение  $R^*$ , подвергаются конкурентному вытеснению, а конкурентное преимущество получают виды с наименьшим значением  $R^*$ . Виды, имеющие близкие значения  $R^*$ , способны к сосуществованию [26]. При накопительном режиме роста водорослей в качестве косвенной относительной оценки  $R^*$  рассматривается факт продолжения роста одной популяции при прекращении роста у другой [4]. Учитывая накопительный режим роста водорослей в экспериментальных сообществах, об устойчивости к конкурентному вытеснению отдельных популяций водорослей судили по сопоставлению продолжительности их роста в экспериментальных сообществах. Популяцию, рост которой продолжался в течение более продолжительного периода, считали более устойчивой к конкурентному вытеснению.

При дальнейшем изложении сообщества, росшие с использованием разных источников азота, обозначены следующим образом: сообщество, ассимилирующее нитраты, — Н, глицин — Г, мочевины — М, аммоний — А. Контрольное сообщество (без добавок азота) обозначено как К.

### Результаты

В составе экспериментальных сообществ фитопланктона отмечено 46 таксономических единиц, относящихся к двум отделам водорослей — Bacillariophyta и Dinophyta. Диатомовые водоросли составили 93% обнаруженных таксономических единиц. Помимо истинно планктонных форм в сообществах присутствовали также перифитонные водоросли, например представители рода *Licmophora*. Структура исходного экспериментального сообщества в целом соответствовала структуре вегетирующих в августе комплексов природного фитопланктона [4]. По биомассе доминировали виды рода *Chaetoceros*, по численности — *Skeletonema costatum*. В контрольных сообществах (без добавок азота) биомасса фитопланктона увеличивалась до 9 сут эксперимента. Рост водорослей, по-видимому, происходил за счет внутриклеточных запасов азота. При этом скорость роста фитопланктона и величина накопленной биомассы были выше при более низкой освещенности, что свидетельствует о том, что при  $E_1$  лимитированные по азоту водоросли испытывали стресс фотоингибирования.

После внесения добавок азота во всех сообществах наблюдалось увеличение суммарной биомас-

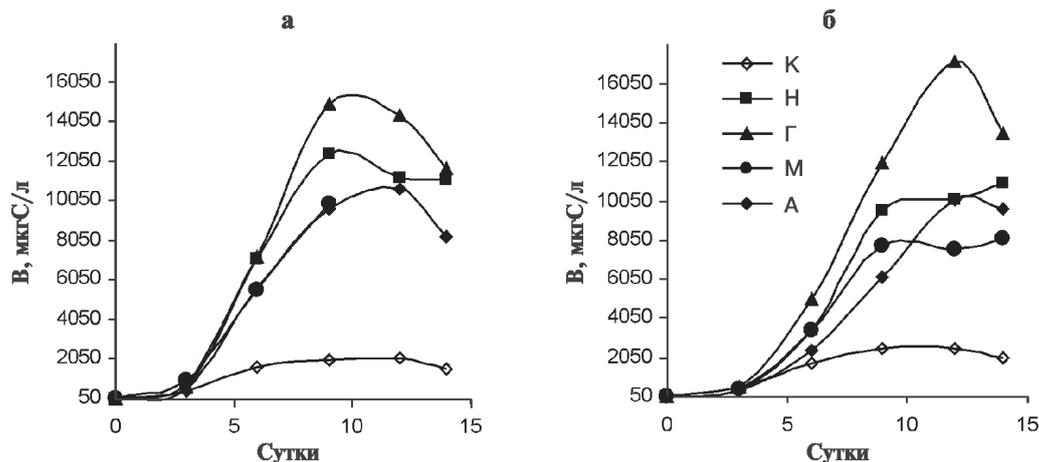


Рис. 1. Динамика биомассы фитопланктона в присутствии добавок нитратов (Н), глицина (Г), мочевины (М), аммония (А) и без добавок (К) при освещенности  $E_1$  (а) и  $E_2$  (б)

сы водорослей, превосходящее таковое в контроле. Величина накопленной биомассы фитопланктона зависела от источника азота и уровня освещенности (рис. 1). Различия в величинах максимальной биомассы фитопланктона ( $B_{max}$ ) при разных субстратах проявлялись в большей степени при  $E_2$ , чем при  $E_1$ . В сообществах водорослей, росших с использованием нитратов, мочевины и аммония,  $B_{max}$  была выше при более высокой освещенности. Это свидетельствует о том, что для обеспеченных азотом водорослей освещенность  $E_2$  являлась лимитирующей. Наибольших значений  $B_{max}$  фитопланктон достигал при использовании глицина. Причем при  $E_1$  это происходило раньше (9-е сут), чем при  $E_2$  (12-е сут), и величины максимальной биомассы сообщества, ассимилирующего глицин, были выше при  $E_2$ .

На основе анализа сходства структуры экспериментальных сообществ выделены следующие этапы их развития: 0—3 сут — синхронная сукцессия во всех вариантах сообществ и контроле; 6—12 сут — дифференциация сообществ с добавками азота от контроля; 12—14 сут — проявление отличия сообщества, ассимилирующего аммоний при  $E_1$ , от всех остальных сообществ (рис. 2). Отсутствие отличий в структуре фитопланктона, ассимилировавшего глицин, нитраты, мочевины при двух уровнях освещен-

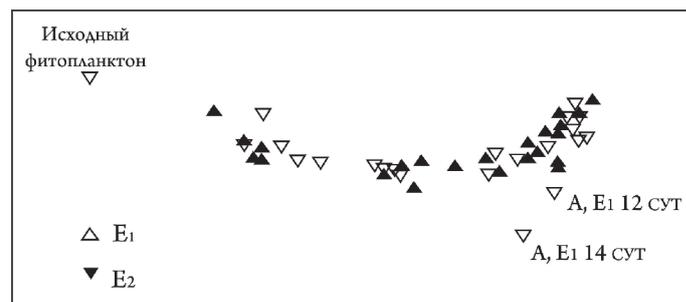


Рис. 2. Сходство структуры фитопланктона, росшего в течение 14 сут в присутствии добавок нитратов, глицина, мочевины, аммония (А) и без добавок при освещенности  $E_1$  и  $E_2$

ности и сообщества, росшего с добавками аммония при  $E_2$ , обусловлено прежде всего доминированием в этих сообществах одной и той же водоросли — *Skeletonema costatum*.

*S. costatum* преобладала по биомассе начиная уже с третьих суток роста. Наибольшая доля этой водоросли в суммарной биомассе составляла при  $E_1$  79% (сообщество Н), а при  $E_2$  — 82% (сообщество Г). По величине наибольшей биомассы, накопленной *S. costatum*, сообщества в порядке убывания ранжи-

руются следующим образом:  $\Gamma(E_2) > \Gamma(E_1) > H(E_1) > H(E_2) > M(E_1) > A(E_1) > M(E_2) > A(E_2)$ . При всех добавках скорость роста *S. costatum* до 9 сут была выше при  $E_1$ , чем при  $E_2$ . Большие величины биомассы, накопленной этой водорослью в сообществах, ассимилировавших глицин при  $E_2$ , обусловлены продолжением роста с 9 по 12 сут при  $E_2$  и остановкой роста при  $E_1$ . Более высокая скорость роста *S. costatum* с использованием всех добавок по 9 сут при  $E_1$  по сравнению с  $E_2$  свидетельствует о лимит-

**Соотношение максимальной биомассы, накопленной популяцией в сообществе, использовавшим тот или иной источник азота, к ее максимальной биомассе в контроле ( $B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$ ) и продолжительность периода роста ( $T$ , сут) водорослей в сообществах, ассимилировавших добавки нитратов, мочевины, глицина или аммония при освещенности  $E_1$  и  $E_2$**

Водоросли	Параметр	Источник азота							
		нитраты		глицин		мочевина		аммоний	
		$E_1$	$E_2$	$E_1$	$E_2$	$E_1$	$E_2$	$E_1$	$E_2$
<i>Skeletonema costatum</i>	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	7,9	5,0	9,2	8,0	$\geq 5,6$	3,2	5,0	3,4
	$T$	9	14	9	9	—	12	9	14
<i>Chaetoceros</i> sp. 1	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	9,6	4,4	8,8	16,7	$\geq 8,0$	2,7	14,4	7,3
	$T$	9	9	9	9	—	9	9	12
<i>Chaetoceros similis</i>	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	9,7	5,0	6,3	4,5	$\geq 2,9$	2,0	5,0	2,0
	$T$	12	12	14	14	—	14	6	14
<i>Chaetoceros radicans</i>	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	6,7	2,8	3,8	1,3	$\geq 1,3$	0,4	1,6	1,1
	$T$	9	9	9	12	—	12	9	12
<i>Chaetoceros didymus</i>	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	1,9	1,6	2,7	3,2	2,1	1,1	1,7	0,8
	$T$	9	9	9	9	6	6	6	9
<i>Chaetoceros</i> sp. 2	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	3,1	7,6	5,9	4,6	$\geq 4,9$	3,1	5,4	1,4
	$T$	6	9	12	9	—	9	9	9
<i>Cylindrotheca closterium</i>	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	4,3	1,6	8,9	5,5	$\geq 2,1$	2,5	6,4	8,0
	$T$	14	12	14	12	—	14	14	14
<i>Enthomoneis paludosa</i>	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	5,3	0	4,0	20,0	2,0	6,7	6,0	20,0
	$T$	6	0	9	14	6	14	9	14
<i>Licmophora oedipus</i>	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	32,0	4,0	12,0	6,0	$\geq 13,3$	6,0	19,6	12,0
	$T$	14	14	14	12	—	14	14	12
<i>Nitzschia longissima</i>	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	3,0	1,2	6,0	1,8	$\geq 1,0$	1,6	5,0	2,4
	$T$	14	9	12	12	—	14	9	14
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	50,0	8,8	10,0	5,0	$\geq 15,0$	4,2	25,0	13,8
	$T$	14	14	14	12	—	14	12	14
<i>Synedra</i> sp.	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	1,3	3,0	1,3	6,0	2,0	1,0	1,3	1,5
	$T$	14	14	14	14	6	6	12	9
<i>Thalassiosira nana</i>	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	2,5	7,5	9,4	3,3	$\geq 7,5$	6,7	10,0	5,8
	$T$	6	9	9	12	—	14	9	9
Мелкие пеннатные диатомеи	$B_{\text{эксп}}/B_{\text{к}}$	16,0	9,9	17,9	12,4	$\geq 16,9$	15,6	37,3	27,2
	$T$	14	14	14	14	—	14	14	14

Примечание. (—) данные отсутствуют из-за прерывания эксперимента (см. раздел “Материал и методы”).

тировании развития этой водоросли при низкой освещенности недостатком световой энергии.

Конкурентная способность *S. costatum* ( $B_{эксп}/B_K$ ) при всех субстратах была выше при  $E_1$ , чем при  $E_2$  (таблица). При обеих освещенностях наибольшую конкурентную способность *S. costatum* проявляла при росте с использованием глицина. Устойчивость к конкурентному вытеснению у этой водоросли зависела от субстрата при  $E_2$  и не зависела от субстрата при  $E_1$ .

У ряда водорослей, так же как и у *S. costatum*, наилучший рост и наибольшая конкурентная способность при обеих освещенностях отмечались при использовании одного и того же субстрата. Например, у *Chaetoceros radicans* и *C. similis* — при потреблении нитратов, у *Chaetoceros didymus* — глицина, у мелких пеннатных — при использовании аммония (таблица).

Однако некоторые водоросли при разных освещенностях росли лучше и проявляли большую конкурентную способность при использовании разных источников азота. Так, у *Licmophora oedipus* и *Pseudo-nitzschia delicatissima* при  $E_1$  наибольшая конкурентная способность отмечена при ассимиляции нитратов, а при  $E_2$  — при потреблении аммония. Эти субстраты были предпочтительны для роста и для *Thalassiosira nana*, однако при других освещенностях: при  $E_2$  — нитраты, при  $E_1$  — аммоний. Водоросли *Nitzschia longissima* и *Cylindrotheca closterium* при  $E_1$  наибольшей конкурентной способности достигали при ассимиляции глицина, а при  $E_2$  — при потреблении аммония. У *Enthomoneis paludosa* и *Chaetoceros* sp. 1 эти субстраты также были предпочтительны для роста, однако при других освещенностях: глицин — при  $E_2$ , аммоний — при  $E_1$ . Водоросль *Synedra* sp. была единственным видом, у которого наилучший рост и наибольшая конкурентная способность достигались при использовании мочевины при  $E_1$ . В условиях лимитирующей освещенности эта водоросль лучше росла с использованием глицина. Предпочитаемыми субстратами для *Chaetoceros* sp. 2 были нитраты ( $E_2$ ) и глицин ( $E_1$ ).

Устойчивость к конкурентному исключению также видоспецифично зависела от используемого субстрата и освещенности (таблица). Например, у *Enthomoneis paludosa* устойчивость в сообществах Г, М и А была выше при  $E_2$ , чем при  $E_1$ , тогда как *Synedra* sp. в сообществе А, *Nitzschia longissima* в сообществе Н, *Chaetoceros* sp. 2 в сообществе Г были более устойчивы в условиях более высокой освещенности. У ряда видов устойчивость при определенных субстратах от освещенности не зависела (таблица).

### Обсуждение результатов

Ресурсом, лимитирующим развитие фитопланктона Белого моря в летний период, является азот [4, 15]. С учетом этого добавки незаменимых биоген-

ных элементов в экспериментальные сообщества беломорского фитопланктона вносили в соотношении, обуславливающим лимитирование водорослей недостатком азота. После обогащения при обеих освещенностях обилие фитопланктона возрастало в большей степени, чем в отсутствие добавок, и с шестых суток роста структура сообществ, росших с добавками азота, достоверно отличалась от контроля.

Рост водорослей в контрольных сообществах, по-видимому, происходил за счет внутриклеточных запасов азота. При этом скорость роста фитопланктона и величина накопленной биомассы были выше при более низкой освещенности, что свидетельствует о том, что при  $E_1$  лимитированные по азоту водоросли испытывали стресс фотоингибирования. При воздействии ингибирующей интенсивности света часть клеточного вещества и энергии водорослей затрачивается на восстановление фотоиндуцируемых повреждений фотосинтетического аппарата [3], а также на более интенсивный синтез светозащитных пигментов [27], что снижает количество вещества и энергии, направляемых на рост. При увеличении биомассы водорослей в контрольных сообществах степень их лимитирования недостатком азота возрастает. По мере увеличения степени азотного дефицита у водорослей чувствительность к фотоингибированию повышается [28], а способность к фотоакклимации снижается [29].

Величина накопленной биомассы фитопланктона, росшего с добавками, зависела от источника азота и уровня освещенности. Различия в величинах максимальной биомассы фитопланктона, потреблявшего разные субстраты при более высокой освещенности, проявлялись в меньшей степени. Это согласуется с результатами, полученными для фитопланктона Белого моря ранее [12]. При проведении аналогичного эксперимента в более поздние календарные сроки и, соответственно, при другой исходной структуре фитопланктона, при росте водорослей в условиях освещенности, близкой к  $E_1$  (экспозиция склянок на глубине 1 м), сообщества, ассимилировавшие нитраты, глицин, мочевины или аммоний, имели сходные значения накопленной суммарной биомассы [12]. Это говорит о том, что в отсутствие сильного светового лимитирования фитопланктон в целом использует разные азотсодержащие субстраты с примерно одинаковой эффективностью.

У фитопланктона, росшего с использованием нитратов, мочевины и аммония, максимальная биомасса была выше при более высокой освещенности. Это свидетельствует о том, что для обеспеченных азотом водорослей освещенность  $E_2$  являлась лимитирующей. При акклимации к низкой освещенности эффективность фотосинтетической фиксации углерода уменьшается, и фотосинтез на единицу хлорофилла (или на единицу компонента электронного транспорта) снижается [3, 30, 31]. Снижение удельной фотосинтетической фиксации углерода может

быть компенсировано за счет углерода, входящего в состав ассимилируемых органических субстратов, в частности глицина и мочевины [5, 32–34]. Преимущество покрытия потребностей не только в азоте, но и в углероде при лимитирующей освещенности за счет использования одного субстрата проявилось в сообществе, росшем с добавками глицина, но не проявилось в сообществе, потреблявшем мочевины. Так, при ассимиляции глицина максимальная биомасса была выше при низкой освещенности, тогда как при потреблении мочевины максимальная биомасса при низкой освещенности была меньше биомассы, достигнутой на 9-е сут при более высокой освещенности.

При лимитирующей освещенности можно было ожидать более эффективный рост фитопланктона с использованием восстановленного азота аммония по сравнению с ростом за счет потребления нитратов. При ассимиляции нитратов на их восстановление используется часть восстановителя и АТФ, образованных в световых реакциях фотосинтеза [35]. Это ведет к уменьшению количества восстановителя и энергии, доступных для использования при фиксации углерода [14]. Большие энергетические траты обуславливают меньшую скорость роста водорослей при ассимиляции нитратов по сравнению с таковой при использовании восстановленного азота аммония [14]. Однако значения максимальной биомассы фитопланктона, росших с использованием нитратов и аммония при лимитирующей освещенности, были близки (рис. 1). Это согласуется с выявленной способностью ряда водорослей расти с не меньшей, а даже с большей скоростью при ассимиляции нитратов, чем при использовании аммония [36, 37].

При лимитирующей освещенности рост водорослей, ассимилировавших нитраты, был более эффективным, чем рост при ассимиляции мочевины (рис. 1). Потребление мочевины идет за счет активного транспорта [38] с использованием в качестве основного источника энергии фотогенерированной АТФ [39]. По-видимому, суммарные энергетические затраты водорослей на активный транспорт и последующую внутриклеточную трансформацию мочевины оказались выше затрат на восстановление азота нитратов. Хотя отмечено, что некоторые виды водорослей при использовании в качестве источника азота мочевины и нитратов растут с одинаковой скоростью [5, 40, 41]. А некоторые водоросли с использованием мочевины накапливают биомассу даже более интенсивно, чем при использовании минерального азота [5, 42].

При различающихся значениях максимальной биомассы сообщества, ассимилировавшие глицин, нитраты, мочевины при двух уровнях освещенности и аммоний при  $E_2$ , имели сходную структуру. Сходство обусловлено прежде всего доминированием в этих сообществах *S. costatum*. Только у фитопланктона, росшего с использованием аммония при бо-

лее высокой освещенности  $E_1$ , структура достоверно отличалась от структуры всех других сообществ с добавками. Это частично совпадает с полученными ранее результатами. При проведении аналогичного эксперимента в 2005 г. с беломорским фитопланктоном с другим исходным составом в условиях освещенности, близкой к  $E_1$ , структура сообществ, сформированных к 12–14-м сут после внесения добавок, зависела от источника азота [12]. Структура фитопланктона, ассимилировавшего нитраты, изменилась сходным образом со структурой сообщества, использовавшего мочевины, а структура сообщества водорослей, потреблявших глицин, — с таковой сообщества, росшим с добавками аммония. В эксперименте 2005 г. исходный фитопланктон был в большей степени лимитирован недостатком азота. Об этом свидетельствует более низкая (в 2,8 раза) скорость роста фитопланктона в отсутствие добавок по сравнению с таковой в 2006 г. В исходном фитопланктоне также присутствовала *S. costatum*, однако величины абсолютной и относительной биомассы этой водоросли были на порядок ниже таковых в 2006 г. Скорость роста *S. costatum* в контроле была более чем в 1,5 раза ниже, чем в 2006 г., что свидетельствует о большей степени азотного лимитирования. В таких условиях, несмотря на более высокую конкурентную способность, проявленную *S. costatum* в эксперименте 2005 г., после внесения добавок она не заняла в сообществах доминирующего положения. Это способствовало проявлению различий в структуре фитопланктона, ассимилировавшего разные азотсодержащие субстраты.

Сопоставление результатов двух экспериментов (2005 и 2006 гг.) дает основание заключить, что структура сообществ, формирующихся после пульса азота, зависит не только от формы поступившего азота, но также от освещенности, исходных (до пульса) структуры сообщества и обеспеченности водорослей азотом.

Конкурентные параметры популяций беломорского фитопланктона также видоспецифично зависели от источника азота и освещенности. Для каждого из четырех субстратов выделены водоросли, которые наибольшую конкурентную способность проявляли на этом источнике азота. У одних водорослей (*S. costatum*, *Chaetoceros radicans*, *C. similis* и *C. didymus*) наибольшая конкурентная способность достигалась при обеих освещенностях с использованием одного и того же субстрата, тогда как другие (*Licmophora oedipus*, *Pseudo-nitzschia delicatissima*, *Nitzschia longissima*, *Cylindrotheca closterium* и др.) проявляли наибольшую конкурентную способность при разных освещенностях с использованием разных источников азота. При ассимиляции определенного субстрата конкурентная способность во многих случаях была выше при более высокой освещенности. У таких водорослей, как *Enthomoneis paludosa*, *Synedra* sp., *Chaetoceros* sp. 1, в сообществах, ассимилирующих глицин, конкурентная способность

была выше при лимитирующей освещенности. Последнее может быть обусловлено способностью этих водорослей к покрытию при лимитирующей освещенности клеточных потребностей не только в азоте, но и в углеводе за счет использования углевода аминокислоты.

Устойчивость к конкурентному вытеснению у многих водорослей при разных субстратах была выше при более низкой освещенности. Однако *Synedra* sp. в сообществе, росшем с использованием аммония, *Nitzschia longissima* в сообществе, ассимилировавшем нитраты, *Chaetoceros* sp. 2 в сообществе, потреблявшим глицин, были более устойчивы в условиях более высокой освещенности. У ряда видов устойчивость при определенных субстратах от освещенности не зависела.

Видоспецифичная зависимость конкурентных параметров водорослей от источника азота, по-видимому, обусловлена тем, что разные формы этого незаменимого элемента используются отдельными водорослями на рост и другие метаболитные нужды с неодинаковой эффективностью [43]. Видоспецифичная зависимость конкурентных параметров водорослей от источника азота для фитопланктона Белого моря была показана нами в предыдущей работе [12], тогда как зависимость от источника азота и от уровня освещенности для природного фитопланктона выявлена впервые. Ранее видоспецифичная зависимость конкурентной способности водорослей от этих двух параметров была показана на смешанных культурах водорослей [13]. Видоспецифичная зависимость конкурентных параметров водорослей от обеспеченности определенным субстратом и освещенности приводит к тому, что популяции, являющиеся преимущественными конкурентами в борьбе за минеральные ресурсы, оказываются более слабыми конкурентами, когда решающей

становится борьба за органические ресурсы. Более того, видоспецифичность проявляется и в отношении разных азотсодержащих органических субстратов. Соответственно, изменение относительного содержания тех или иных субстратов в общем пуле растворенного органического азота на фоне флуктуаций освещенности может приводить к изменению структуры фитопланктона. Но при хотя бы частичном покрытии потребностей водорослей в азоте за счет органических субстратов следует ожидать снижение интенсивности конкуренции за минеральный азот. К тому же спектры органических субстратов, которые способны потреблять морские планктонные водоросли, видоспецифичны [5]. Возможно, благодаря этим различиям и снижению интенсивности конкуренции за минеральный азот достигается сосуществование разных популяций фитопланктона при дефиците минерального ресурса.

В ряде работ показано, что поступление в экосистему азота в виде нитратов ведет к преимущественному развитию диатомовых водорослей [7, 44], тогда как вспышки цианобактерий, эукариотного пикофитопланктона, автотрофных жгутиковых коррелируют с пульсами восстановленного азота, в основном в форме растворенного органического вещества [8, 9, 33, 45]. Выявленная видоспецифичная зависимость конкурентных параметров диатомовых водорослей от обеспеченности определенным субстратом и освещенности свидетельствует о том, что диатомеи также могут занимать лидирующее положение в фитопланктоне при преобладании в пуле азота органических субстратов.

\* \* \*

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 08-04-00932).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mantoura R.F.C., Owens N.J.P., Burkill P.H. Nitrogen biogeochemistry and modeling of Carmarthen Bay // Nitrogen cycling in coastal marine environments. N.Y.: Wiley, 1988. P. 415–441.
2. Zehr J., Ward B. Nitrogen cycling in the ocean: new perspectives on processes and paradigms // Appl. Environ. Microbiol. 2002. Vol. 68. P. 1015–1024.
3. Falkowski P.G., Raven J.A. Aquatic photosynthesis. Malden: Blackwell Science, 1997. 375 p.
4. Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 168 с.
5. Antia N.J., Harrison J.P., Oliveira L. The role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology and ecology // Phycologia. 1991. Vol. 30. P. 1–89.
6. Berg G.M., Glibert P.M., Lomas M.W., Burford M. Organic nitrogen uptake and growth by the chrysophyte *Aureococcus anophagefferens* during a brown tide event // Mar. Biol. 1997. Vol. 129. P. 377–387.
7. Berg G.M., Balode M., Purina I., Bekere S., Béchemin C., Maestrini S.Y. Plankton community composition in relation to availability and uptake of oxidized and reduced nitrogen // Aquat. Microb. Ecol. 2003. Vol. 30. P. 263–274.
8. Berman T., Chava S. Algal growth on organic compounds as nitrogen sources // J. Plankton Res. 1999. Vol. 21. P. 1423–1437.
9. Berman T., Bronk D.A. Dissolved organic nitrogen: a dynamic participant in aquatic ecosystems // Aquat. Microb. Ecol. 2003. Vol. 31. P. 279–305.
10. LaRoche J., Nuzzi R., Waters R., Wyman K., Falkowski P.G., Wallace D.W.R. Brown tide blooms in Long Island's coastal waters linked to interannual variability in groundwater flow // Global Change Biol. 1997. Vol. 3. P. 101–114.
11. Glibert P.M., Terlizzi D. Cooccurrence of elevated urea levels and dinoflagellate blooms in temperate estuarine aquaculture ponds // Appl. Environ. Microbiol. 1999. Vol. 65. P. 12.
12. Занара Е.В., Белевич Т.А., Ильяш Л.В. Конкурентные отношения между планктонными водорослями

Белого моря при разных источниках азота // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 3. С. 195—204.

13. *Ильяш Л.В., Запара Е.В.* Конкуренция двух морских диатомовых водорослей за азот мочевины и нитратов при трех уровнях освещенности // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. № 6. С. 464—475.

14. *Huppe H.C., Turpin D.H.* Integration of carbon and nitrogen metabolism in plant and algal cells // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1994. Vol. 45. N 3. P. 577—607.

15. *Максимова М.П.* Гидрохимия Белого моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. 1991. Т. 2. Белое море. Ч. 1. М., 1991. С. 8—193.

16. *Конопля Л.А.* Вертикальное распределение фитопланктона Карельского побережья Белого моря // Океанология. 1973. Т. 13. № 2. С. 314—320.

17. *Guillard R.R.L., Ryther J.H.* Studies on marine diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. // Can. J. Microbiol. 1962. Vol. 8. P. 229—239.

18. *Ryther J., Dunstan W.M.* Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment // Science. 1971. Vol. 171. P. 1008—1013.

19. *Федоров В.Д.* О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. 165 с.

20. *Hillebrand H., Durselen C.D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T.* Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // J. Phycol. 1999. Vol. 35. P. 403—424.

21. *Menden-Deuer S., Lessard D.J.* Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnol. Oceanogr. 2000. Vol. 45. P. 569—579.

22. *Clarke K.R., Warwick R.M.* Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. 2<sup>nd</sup> edition: PRIMER-E. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2001. 172 p.

23. *Sommer U.* Phytoplankton competition in Plußsee: A field test of the resource-ratio hypothesis // Limnol. Oceanogr. 1993. Vol. 38. P. 838—843.

24. *Sommer U.* The impact of light intensity and day-length on silicate and nitrate competition among marine phytoplankton // Limnol. Oceanogr. 1994. Vol. 39. P. 1680—1688.

25. *Makulla A., Sommer U.* Relationships between resource ratios and phytoplankton species composition during spring in five north German lakes // Limnol. Oceanogr. 1993. Vol. 38. P. 846—856.

26. *Hegarty S., Villareal T.A.* Effect of light level and N:P supply on the competition between *Phaeocystis* cf. *pouchetii* (Hariot) Lagerheim (Prymnesiophyceae) and five diatom species // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1998. Vol. 226. P. 241—258.

27. *Tilman D.* Resource competition and community structure. Princeton: Princeton Univ. Press, 1982. 296 p.

28. *Ben-Amotz A., Shaish V., Avron M.* Mode of action of the massively accumulated  $\beta$ -carotene of *Dunaliella bardawil* in protecting the alga against damage by excess irradiation // Plant Physiol. 1989. Vol. 91. P. 1040—1043.

29. *Kolber Z., Zehr J., Falkowski P.G.* Effects of growth irradiance and nitrogen limitation on photosynthetic energy conversion in Photosystem II // Plant. Physiol. 1988. Vol. 88. P. 923—929.

30. *Herzig R., Falkowski P.G.* Nitrogen limitation in *Isochrysis galbana* (Haptophyceae). Photosynthetic energy conversion and growth efficiencies // J. Phycol. 1989. Vol. 25. P. 462—471.

31. *Prezelin B.B.* Light reactions in photosynthesis. Physiological bases of phytoplankton ecology // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 210. P. 1—12.

32. *Sukenik A., Bennett J., Mortain-Bertrand A., Falkowski P.G.* Adaptation of the photosynthetic apparatus to irradiance in *Dunaliella tertiolecta* // Plant Physiol. 1990. Vol. 92. P. 891—898.

33. *Granéli E., Carlsson P., Legrand C.* The role of C, N and P in dissolved and particulate organic matter as a nutrient source for phytoplankton growth, including toxic species // Aquat. Ecol. 1999. Vol. 33. P. 17—27.

34. *Berg G.M., Glibert P.M., Lomas M.W., Burford M.* Organic nitrogen uptake and growth by the chrysophyte *Aureococcus anophagefferens* during a brown tide event // Mar. Biol. 1997. Vol. 129. P. 377—387.

35. *Mulholland M.R., Lee C., Glibert P.M.* Extracellular enzyme activity and uptake of carbon and nitrogen along an estuarine salinity and nutrient gradient // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2003. Vol. 258. P. 3—17.

36. *Smith G.J., Zimmerman R.C., Alberte R.S.* Molecular responses of diatoms to variable levels of irradiance and nitrogen availability: Growth of *Skeletonema costatum* in simulated upwelling conditions // Limnol. Oceanogr. 1992. Vol. 37. N 5. P. 989—1007.

37. *Paasche E.* Effect of ammonia and nitrate on growth, photosynthesis, and ribulosodiphosphate carboxylase content of *Dunaliella tertiolecta* // Physiol. Plant. 1971. Vol. 25. P. 294—299.

38. *Thompson P.A., Levasseur E., Harrison P.J.* Light-limited growth on ammonium vs. nitrate: What is the advantage for marine phytoplankton? // Limnol. Oceanogr. 1989. Vol. 34. P. 1014—1024.

39. *Williams S.K., Hodson R.C.* Transport of urea at low concentrations in *Chlamydomonas reinhardtii* // J. Bacteriol. 1977. Vol. 130. P. 266—273.

40. *Rees T.A.V., Syrett P.J.* The uptake of urea by the diatom *Phaeodactylum* // New Phytol. 1979. Vol. 82. P. 169—178.

41. *McCarthy J.J.* The uptake of urea by natural populations of marine phytoplankton // Limnol. Oceanogr. 1972. Vol. 17. N 5. P. 738—748.

42. *Uchida T.* The relationships between *Prorocentrum micans* growth and its ecological environment // Sci. Pap. Inst. Algal. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1981. Vol. 7. N 1. P. 17—76.

43. *Taylor G.T., Gobler C.J., Sañudo-Wilhelmy S.A.* Speciation and concentrations of dissolved nitrogen as determinants of brown tide *Aureococcus anophagefferens* bloom initiation // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2006. Vol. 312. P. 67—83.

44. *Fan C., Glibert P.M., Lomas M.W.* Characterization of urease activity in three marine phytoplankton species, *Aureococcus anophagefferens*, *Prorocentrum minimum*, and *Thalassiosira weissflogii* // Mar. Biol. 2003. Vol. 142. P. 949—958.

45. *Collos Y., Vaquer A., Bibent B., Slawyk G., Garcia N., Souchu P.* Variability in nitrate uptake kinetics of phytoplankton communities in a Mediterranean coastal lagoon // Estuar Coast Shelf Sci. 1997. Vol. 44. P. 369—375.

46. *Paerl H.W.* Ecophysiological and trophic implications of light-stimulated amino acid utilization in marine picoplankton // Appl. Environ. Microbiol. 1991. Vol. 57. P. 473—479.

**COMMUNITY STRUCTURE OF PLANKTON ALGAE OF THE WHITE SEA  
IN RELATION TO AVAILABILITY OF OXIDIZED OR REDUCED FORMS  
OF NITROGEN AND LIGHT LEVEL**

*L.V. Ilyash, E.V. Zapara, T.A. Belevich*

Phytoplankton was sampled in the Kandalaksha Bay of the White Sea and exposed in situ 14 days under two levels of light ( $E_1 > E_2$ ) with the additions of 180  $\mu\text{M}$  of nitrogen as nitrate, urea, ammonium and glycine. Every 3 days species composition, abundance and biomass of algae were estimated. The maximum biomass ( $B_{\text{max}}$ ) of phytoplankton depended on nitrogen substrates and light level. The differences in  $B_{\text{max}}$  between phytoplankton assimilated different nitrogen substrates became more apparent under  $E_2$ . Phytoplankton assimilated nitrate, urea and ammonium had the higher  $B_{\text{max}}$  under  $E_1$ , but algae grown with glycine had the higher  $B_{\text{max}}$  under  $E_2$ . Although the values of  $B_{\text{max}}$  differed, the structures of all assembles were similar except of that grown on ammonium under  $E_1$ . Competitive parameters of algae related to form of nitrogen and level of light. Comparison the data with results of analogous experiments in 2005 revealed that structure of assembles formed after nitrogen pulse depended on not only nitrogen substrates and light level but also on initial (before pulse) structure and nitrogen status of algae.

**Key words:** *phytoplankton, competition, mineral and organic nitrogen, irradiance.*

**Сведения об авторах**

*Ильаш Людмила Васильевна* — докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-27-91; e-mail: ilyashl@mail.ru

*Запара Елена Вячеславовна* — аспирантка кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-27-91; e-mail: lenka@ttx.ru

*Белевич Татьяна Алексеевна* — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-27-91; e-mail: 3438083@mail.ru