ГИДРОБИОЛОГИЯ

УДК 574.34

БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ДВУХ ВИДОВ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ В СМЕШАННОЙ КУЛЬТУРЕ

М.А. Михеев[1], **В.И. Ипатова**[1,*], **Н.Е. Спиркина**[2]

[1]*Кафедра гидробиологии и* [2]*кафедра генетики, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12*
[*]*e-mail: viipatova@hotmail.com*

Исследовали биотические взаимодействия в смешанной культуре двух видов микроводорослей – *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. и *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind., используемых в монокультуральном биотестировании в качестве тест-объектов. Оценивали токсическое влияние бесклеточных фильтратов, полученных из монокультуры *S. quadricauda* разного “возраста” (2, 7, 10, 15, 21 и 28 сут), на развитие “молодой” тест-культуры *M. arcuatum* и, наоборот, оценивали токсичность фильтратов, полученных из монокультуры *M. arcuatum* разного “возраста” (2, 7, 10, 15, 21 и 28 сут), на развитие “молодой” тест-культуры *S. quadricauda*. Одновременно с помощью тест-культуры каждого вида контролировали токсичность “своих” фильтратов разного “возраста”. Взаимодействия видов в смешанной культуре можно рассматривать как отрицательные, типа антагонистических, когда обе популяции тормозят развитие друг друга через метаболиты и конкуренцию за пищевой ресурс, при этом влияние *S. quadricauda* на *M. arcuatum* значительно сильнее. Основным фактором, сдерживающим развитие монокультуры *S. quadricauda*, является быстрое исчерпание пищевого ресурса среды, а не угнетение роста собственными метаболитами. Такое исчерпание пищевого ресурса из среды у монокультуры *M. arcuatum* происходит значительно позднее, чем у *S. quadricauda*. Метаболиты *S. quadricauda* оказывают сильное угнетающее действие на развитие *M. arcuatum*, а метаболиты *M. arcuatum* – слабое влияние на развитие *S. quadricauda*. Наибольшее ингибирующее действие на процесс деления клеток *M. arcuatum* оказывают фильтраты “старой” (21–28 сут) культуры *S. quadricauda*. Сравнительный анализ динамики численности двух видов *S. quadricauda* и *M. arcuatum* в моно- и двухвидовых культурах водорослей, а также эксперименты с фильтратами этих монокультур показали, что взаимодействие видов можно объяснить конкуренцией за пищевой ресурс и аллелопатическим взаимодействием (влиянием экзометаболитов).

Ключевые слова: *микроводоросли, конкуренция, смешанные культуры, Scenedesmus quadricauda, Monoraphidium arcuatum, биотестирование, метаболиты*

Микроводоросли (МВ) являются важным звеном в создании первичного органического вещества в водных экосистемах. На развитие МВ кроме абиотических факторов существенное влияние оказывают биотические взаимоотношения между видами внутри фитопланктонного сообщества. Исследования смешанных культур МВ направлены на поиск возможности управления их ростом и биосинтезом с целью успешного регулирования цветения воды, получения ценных продуктов, использования МВ в медицине, при приготовлении пищевых продуктов, в качестве корма для животных и в качестве удобрения, в очистке сточных вод, а также при биотестировании.

Одним из способов исследования биотических взаимодействий в лабораторных условиях является изучение смешанных культур МВ на основе анализа динамики численности, биомассы видов, а также результатов экспериментов с фильтратами монокультур.

В монокультурах можно изучать отношения “среда–популяция”, а в смешанных культурах появляется возможность изучать отношения “популяция–популяция”, определять границы устойчивого сосуществования, условия доминирования и элиминации видов.

Конкуренция за лимитирующий ресурс (эксплуатационная конкуренция) является одним из биотических факторов, определяющим структуру фитопланктонного сообщества [1]. Помимо этого, между водорослями существуют аллелопатические взаимодействия через выделение прижизненных метаболитов, подавляющих рост популяций-партнеров по сообществу [2–4]. Аллелопатически активная популяция препятствует, таким образом, использованию партнерами по сообществу ресурсов среды, что соответствует интерференционной конкуренции [1].

Между водорослями могут наблюдаться как отрицательные (эксплуатационная конкуренция,

аллелопатическое подавление роста конкурента), так и положительные (стимулирование роста сопутствующего вида) взаимодействия [5]. В некоторых случаях наблюдается и самоугнетение видов собственными продуктами жизнедеятельности.

Основными механизмами межвидовых конкурентных взаимоотношений, обеспечивающими доминирование видов макроводорослей в сообществах, для *Ahnfeltia tobuchiensis* и *Gracilaria gracilis* являются потребление ресурса и химическое воздействие на конкурентов; для *Chaetomorpha linum* или *Ulva prolifera* – оккупация пространства и затенение конкурентов; для *Eucheuma denticulatum* – химическое воздействие на конкурентов [6].

В зависимости от формы пищевого ресурса может изменяться характер взаимодействия между популяциями: при использовании азота мочевины эксплуатационная конкуренция являлась единственным путем взаимодействия динофитовой водоросли *Amphidinium carterae* и диатомеи *Pseudo-nitzschia delicatissima*, тогда как при ассимиляции нитратов она дополнялась аллелопатическими взаимодействиями [7].

Иногда смешанные культуры используют для увеличения их продуктивности [8, 9].

Таким образом, в отличие от монокультур, смешанные культуры позволяют изучать взаимодействие видов партнеров по ценозу и одновременно исследовать действие различных факторов среды, в том числе и токсических. Однако смешанные культуры микроводорослей пока еще мало используются в биотестировании в качестве многовидовых тест-систем для оценки качества водной среды.

Целью настоящей работы явилось исследование биотического взаимодействия в смешанной культуре двух видов МВ – *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. и *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind., используемых в монокультуральном биотестировании, что может служить предпосылкой для их применения в качестве двухвидовой тест-системы.

Материалы и методы

Объектами исследования являлись альгологически чистые культуры зеленых хлорококковых микроводорослей *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. и *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind., широко распространенных в пресных водоемах Южного и Северного полушария и являющихся важным звеном в их трофических цепях.

S. quadricauda получена из коллекции культур водорослей кафедры микробиологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (DMMSU, штамм S-3). Данный вид относится к ценобиальным организмам и широко используется в мировой практике для биотестирования качества водной среды.

M. arcuatum – одноклеточная водоросль, которая введена в культуру на кафедре гидробиологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова и рекомендована в качестве нового тест-объекта в биотестировании [10].

Культуры выращивали на среде Успенского № 1 в люминостате при освещенности 3,5 клк, температуре 22±2°С и перемешивании 2 раза в сутки во избежание оседания клеток.

Основными показателями состояния культур служили изменение численности клеток и ростовых характеристик (время генерации g, удельная скорость роста V, соотношение живых и мертвых клеток) в динамике развития культур. Время генерации рассчитывали по формуле:

$$g = \frac{\ln 2(t_2 - t_1)}{\ln \frac{q_2}{q_1}},$$

где q_2 – численность клеток на момент времени t_2, q_1 – численность клеток на момент времени t_1.

Удельную скорость роста рассчитывали за 31 сут по формуле:

$$\mathrm{V} = \ln\left(\frac{N}{N_0}\right)\Big/31,$$

где N_0 – исходная численность, N – численность на 31-е сут опыта.

Развитие двух видов *S. quadricauda* и *M. arcuatum* изучали при совместном культивировании с исходным соотношением численности клеток 1:1 (25 и 25 тыс. кл/мл). Опыты длительностью 31 сут проводили в конических колбах емкостью 150 мл, в которые добавляли 50 мл среды.

Численность клеток подсчитывали в камере Горяева под световым микроскопом. Определение живых и мертвых клеток осуществляли с помощью люминесцентного микроскопа Axioscop 2 FS Plus (Carl Zeiss, Германия). При облучении объекта короткими сине-фиолетовыми лучами получали длинноволновое видимое свечение объекта: живые клетки имели ярко-красное свечение, а мертвые – зеленое.

Чтобы выяснить характер взаимоотношения двух видов в смешанной культуре на уровне метаболитов (аллелопатическое взаимодействие), каждый вид культивировали на “своих” и “чужих” фильтратах. Методом биотестирования оценивали токсическое влияние бесклеточных фильтратов, полученных из монокультуры *S. quadricauda* разного “возраста” (2, 7, 10, 15, 21 и 28 сут), на развитие “молодой” 7-суточной тест-культуры *M. arcuatum* и, наоборот, оценивали токсичность фильтратов, полученных из монокультуры *M. arcuatum* разного “возраста” (2, 7, 10, 15, 21 и 28 сут), на развитие “молодой” 7-суточной тест-культуры *S. quadricauda*. Одновременно с помощью тест-культуры каждого вида контролировали токсичность “своих” фильтратов разного “возраста”. Биогенные элементы в фильтраты 28-суточных культур добавляли в количестве, соответствующем их содержанию в питательной среде на начало эксперимента.

Бесклеточные фильтраты получали осаждением клеток с использованием центрифуги Eppendorf

5702R (Германия) в течение 30 мин при 4°С и 3000g. Надосадочную жидкость переносили в новые центрифужные пробирки и повторно центрифугировали в течение 30 мин в том же режиме.

Статистическую обработку результатов проводили в программе STATISTICA 6.1. Оценку статистической значимости различий контрольной и опытных выборок в экспериментах на водорослях проводили с использованием теста Стьюдента, считали различия достоверными при $p<0,05$.

Результаты и обсуждение

При проведении испытаний со смешанной культурой одновременно были поставлены эксперименты с монокультурами двух видов.

Развитие монокультуры *M. arcuatum*, в отличие от развития монокультуры *S. quadricauda* (табл. 1), характеризуется более высокой скоростью роста в логарифмической фазе и большей ее длительностью, а также более поздним переходом в стационарную фазу роста. Так, время генерации *M. arcuatum* было в 1,7 раз меньше, а удельная скорость роста была немного выше, чем такие же показатели для *S. quadricauda*. При этом численность клеток *M. arcuatum* на 31-е сут возрастала в 480 раз по сравнению с исходной, а в смешанной культуре – в 16 раз, т.е. в смешанной культуре в присутствии *S. quadricauda* происходило существенное подавление роста *M. arcuatum*.

По данным люминесцентной микроскопии, доля живых клеток *M. arcuatum* в монокультуре на протяжении опыта снижалась и составляла 99–92%, а в смешанной – со временем уменьшалась и на 25-е сут составляла 78%.

Развитие *S. quadricauda* в моно- и смешанной культурах происходило иначе, чем у *M. arcuatum* (табл. 1). Рост *S. quadricauda* в моно- и смешанной культурах был схожим, и культура *M. arcuatum* не оказывала существенного влияния на рост *S. quadricauda*: наблюдалось лишь незначительное угнетение на всех этапах роста *S. quadricauda* со стороны *M. arcuatum*.

Доля живых клеток *S. quadricauda* в моно- и смешанных культурах была сходной и к концу опыта составила около 80%.

При смешанном культивировании с равным посевным титром в накопительном режиме культивирования вид *S. quadricauda* доминировал над *M. arcuatum* уже на 7-е сут и постепенно вытеснял его (рис. 1).

Для количественного выражения взаимодействия между видами в совместной культуре был использован индекс взаимодействия (**I.I.** – Interaction Index):

Таблица 1

Характеристики роста *Monoraphidium arcuatum* и *Scenedesmus quadricauda* в моно- и смешанной культурах (пояснения в тексте)

Культура водорослей	Длительность лаг-фазы (сут)	Время генерации (сут)	Число клеток в миллилитре среды на 4-е сут роста	N/N_0	Удельная скорость роста ($сут^{-1}$)
Monoraphidium arcuatum					
Монокультура	< 1	1,66	847 000	480	0,22
Смешанная культура	4	8,4	310 000	16	0,10
Scenedesmus quadricauda					
Монокультура	< 1	2,8	513 000	140,7	0,18
Смешанная культура	< 1	2,64	462 000	134,7	0,17

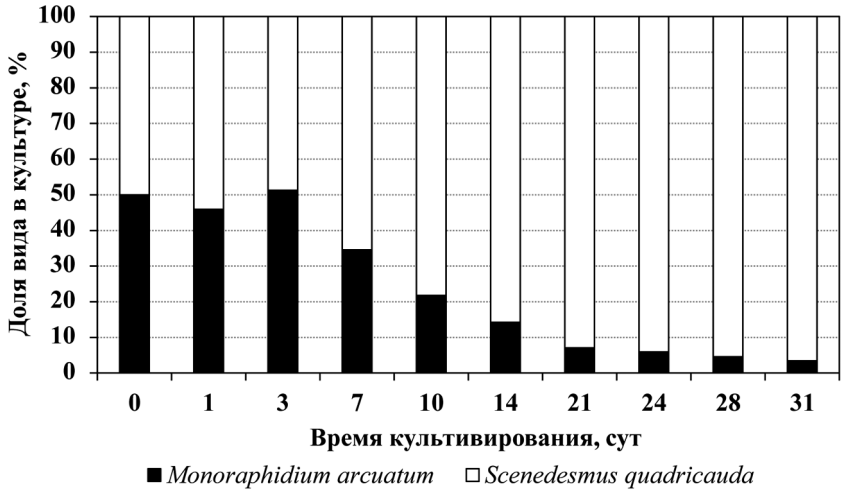


Рис. 1. Доля *Scenedesmus quadricauda* и *Monoraphidium arcuatum* в смешанной культуре (в %)

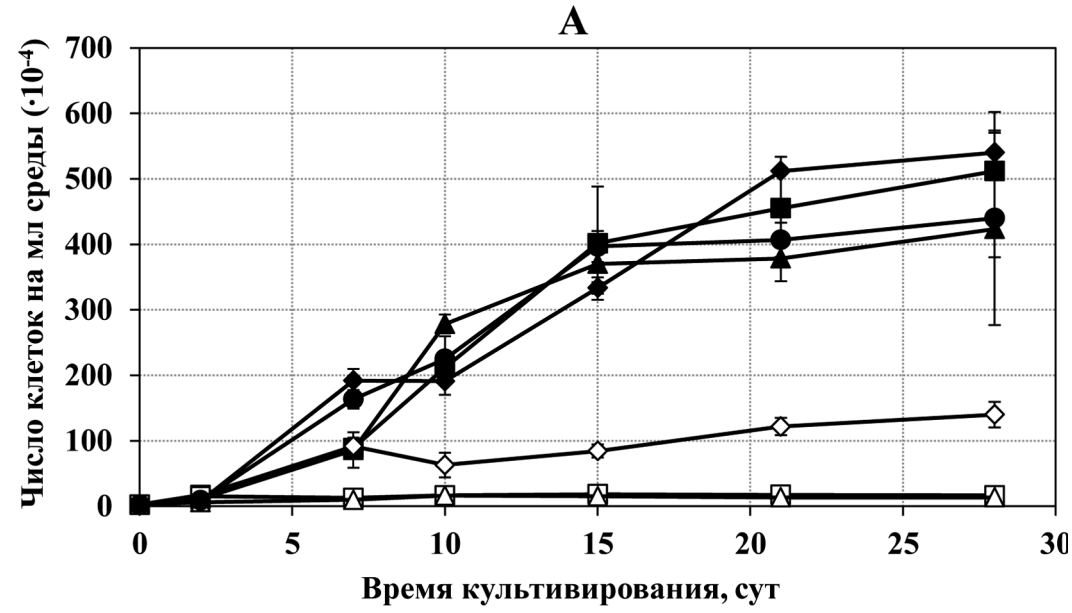
$$\text{I.I.} = \left(\frac{Xp_t}{Xp_0}\right) \Big/ \left(\frac{Xm_t}{Xm_0}\right),$$

где Xp_t и Xp_0 – численность популяции анализируемого вида в смешанной культуре в момент времени t и t_0 соответственно, а Xm_t и Xm_0 – численность популяции того же вида в монокультуре в момент времени t и t_0 соответственно.

Значения **I.I.** могут быть равными 1, больше 1 или меньше 1. Чем больше индекс для одного вида, тем большее влияние он оказывает на другой вид. Значения **I.I.** двух видов в смешанной культуре приведены в табл. 2. В смешанной культуре значения **I.I.** для *M. arcuatum* со временем уменьшаются на 2 порядка, что свидетельствует о подавлении этого вида в процессе роста партнером по ценозу – *S. quadricauda*. Значения **I.I.** в совместной культуре для *S. quadricauda*, в отличие от значений **I.I.** для *M. arcuatum*, со временем сильно увеличиваются, что указывает на слабое влияние на рост *M. arcuatum* со стороны *S. quadricauda*.

Таким образом, в смешанной двухвидовой культуре вид *S. quadricauda* является более конкурентноспособным и вытесняет вид *M. arcuatum*. При этом рост *S. quadricauda* в смешанной культуре близок к таковому в монокультуре, а рост *M. arcuatum* подавлен и существенно медленнее, чем в монокультуре. Угнетение *M. arcuatum* выражалось в уменьшении количества живых клеток и замедлении темпа деления, что приводило к снижению их численности.

Результаты экспериментов с монокультурами *S. quadricauda* и *M. arcuatum* при культивировании на “чужих” фильтратах приведены на рис. 2 и 3.



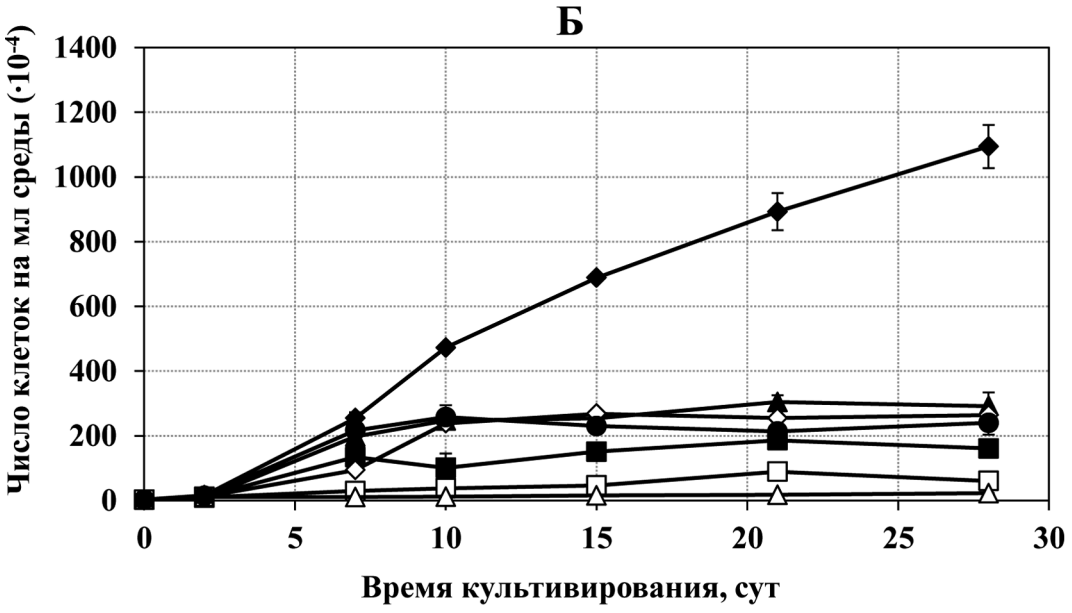


Рис. 2. Численность клеток “молодых” тест-культур *Scenedesmus quadricauda* (**А**) и *Monoraphidium arcuatum* (**Б**) на фильтратах культуры *Scenedesmus quadricauda*, полученных через 2 (■), 7 (▲), 15 (◊), 21 (□) и 28 (Δ) сут ее роста, а также при добавлении биогенных элементов к 28-суточному фильтрату (●) и в чистой среде в качестве контроля (♦)

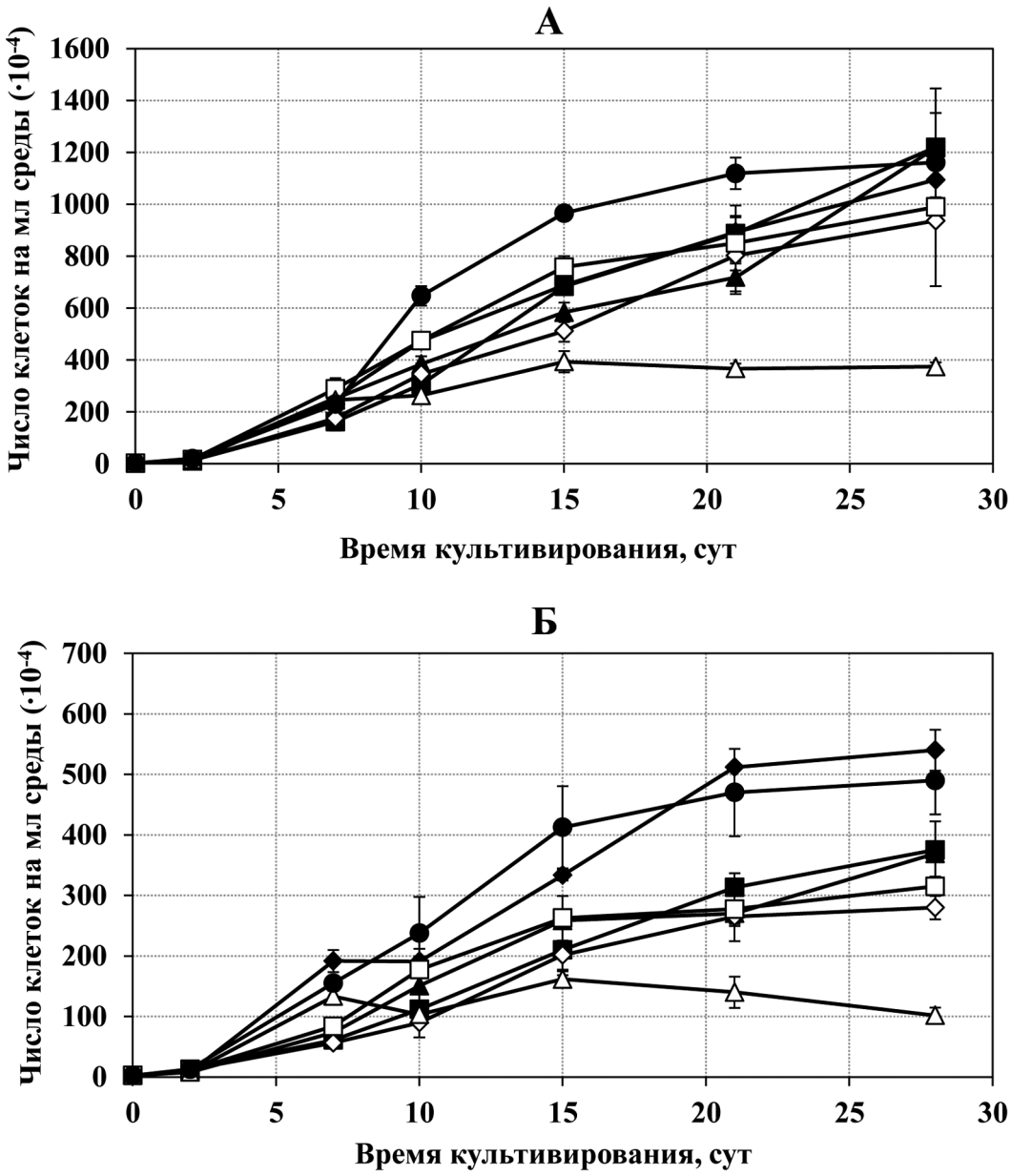


Рис. 3. Численность клеток “молодых” тест-культур *Monoraphidium arcuatum* (**А**) и *Scenedesmus quadricauda* (**Б**) на фильтратах культуры *Monoraphidium arcuatum*, полученных через 2 (■), 7 (▲), 15 (◊), 21 (□) и 28 (Δ) сут ее роста, а также при добавлении биогенных элементов к 28-суточному фильтрату (●) и в чистой среде в качестве контроля (♦)

Таблица 2

Индекс взаимодействия (I.I., пояснения в тексте) двух видов в смешанной культуре

Срок культивирования, сут	*Monoraphidium arcuatum*	*Scenedesmus quadricauda*
0	1,0	1,0
1	1,3	0,8
3	0,8	1,2
7	0,3	3,3
10	0,2	5,1
14	0,1	9,6
18	0,1	12,5
21	0,1	19,9
28	0,05	22,2
31	0,04	27,8

Фильтраты, полученные в разные сроки развития (2, 7, 15, 21 и 28 сут) из монокультур каждого вида, были условно названы нами 2-, 7-, 15-, 21- и 28-суточными фильтратами.

Оказалось, что только “старые” 15–28-суточные фильтраты *S. quadricauda* угнетали развитие “молодой” тест-культуры *S. quadricauda* (рис. 2А). Однако добавка питательной среды в 28-суточный фильтрат приводила к тому, что рост тест-культуры *S. quadricauda* на нем на протяжении месяца был близок к уровню контрольной культуры *S. quadricauda* (рис. 2А). Следовательно, главным фактором, сдерживающим развитие *S. quadricauda* в норме после 15 сут, является исчерпание пищевого ресурса из среды, а не угнетение роста собственными метаболитами.

Все фильтраты *S. quadricauda* (даже 2-суточный фильтрат) оказывали угнетающие действие на *M. arcuatum* (рис. 2Б). Добавка биогенных элементов в 28-суточный фильтрат *S. quadricauda* не приводила к активации роста *M. arcuatum* (рис. 2Б), что свидетельствует об ингибирующем влиянии метаболитов *S. quadricauda* на рост *M. arcuatum*.

Только 28-суточный фильтрат *M. arcuatum* угнетал развитие "молодой" тест-культуры *M. arcuatum* (рис. 3А), тогда как у *S. quadricauda* уже 15-суточный фильтрат угнетал развитие тест-культуры *S. quadricauda* (рис. 2А). Таким образом, исчерпание пищевого ресурса из среды у монокультуры *M. arcuatum* происходит значительно позднее, чем у *S. quadricauda*.

Фильтраты разного "возраста" *M. arcuatum* также оказывали угнетающее действие на развитие *S. quadricauda*, но в значительно меньшей степени, чем фильтраты *S. quadricauda* на *M. arcuatum* (рис. 3Б). Добавка биогенов в 28-суточный фильтрат *M. arcuatum* приводила к росту *S. quadricauda*, сходному с контрольным (рис. 3Б). Следовательно, метаболиты *M. arcuatum* оказывают слабое угнетающее действие на развитие *S. quadricauda*.

Таким образом, исследование характера взаимоотношений двух видов водорослей при культивировании на "своих" и "чужих" фильтратах позволяет косвенно судить о влиянии метаболитов культуры одного вида на развитие культуры другого вида. Полученные данные свидетельствуют о том, что метаболиты *S. quadricauda* оказывают сильное угнетающее действие на развитие *M. arcuatum*, а метаболиты *M. arcuatum* – слабое влияние на развитие *S. quadricauda*. Наибольшее ингибирующее действие на процесс деления клеток *M. arcuatum* оказывают фильтраты "старой" культуры *S. quadricauda*, поскольку по мере "старения" водорослей происходит накопление окисленных токсических продуктов в среде.

В наших экспериментах взаимодействия видов можно рассматривать как отрицательные, типа антагонистических, когда обе популяции тормозят развитие друг друга через метаболиты и конкуренцию за пищевой ресурс. При этом влияние *S. quadricauda* на *M. arcuatum* значительно сильнее. Указания на антагонистические взаимоотношения встречаются и в других работах [5, 11].

При совместном культивировании высокий конкурентный эффект может быть достигнут или за счет подавления развития партнера по совместному росту токсичными экзометаболитами, или за счет быстрого изъятия пищевого ресурса вследствие более высокой скорости роста, или за счет большей потребности в биогенах одного вида по сравнению с другими. В настоящем исследовании при развитии *S. quadricauda* в монокультуре стационарная фаза наступала быстрее, чем у *M. arcuatum*, следовательно, *S. quadricauda* в норме быстрее изымает питательные вещества из среды. Добавка биогенных элементов в "старый" фильтрат *S. quadricauda* приводила к возобновлению роста на нем "молодой" тест-культуры этого же вида. Однако по скорости роста *M. arcuatum* превосходит *S. quadricauda*, вероятно, за счет образования большего количества автоспор. Способность *M. arcuatum* на отдельных этапах роста образовывать преимущественно по 8 автоспор и более высокий темп деления клеток в начальный период развития приводят к более высокой численности, чем у *S. quadricauda* [10]. Поэтому более быстрое изъятие пищевого ресурса из среды у *S. quadricauda* может быть обусловлено скорее большей потребностью вида в биогенах и более высокой скоростью изъятия их из среды по сравнению с *M. arcuatum*.

Сравнительный анализ динамики численности двух видов *S. quadricauda* и *M. arcuatum* в моно- и двухвидовых культурах водорослей, а также эксперименты с фильтратами этих монокультур показали, что взаимодействие видов можно объяснить конкуренцией за пищевой ресурс и аллелопатическим взаимодействием (влиянием экзометаболитов).

Работа выполнена в рамках Государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова часть 2 (тема № АААА-А16-116021660047-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Sommer U.* The impact of light intensity and daylength on silicate and nitrate competition among marine phytoplankton // Limnol. Oceanogr. 1994. Vol. 39. N 7. P. 1680–1688.

2. *Cembella* A. Chemical ecology of eukaryotic microalgae in marine ecosystems // Phycologia. 2003. Vol. 42. N 4. P. 420–447.

3. *Tillmann U.*, *Alpermann T.*, *John U.*, *Cembella A.* Allelochemical interactions and short-term effects of the dinoflagellate *Alexandrium* on selected photoautotrophic and heterotrophic protists // Harmful Algae. 2008. Vol. 7. N 1. P. 52–64.

4. *Zak A., Musiewicz K., Kosakowska A.* Allelopathic activity of the Baltic cyanobacteria against microalgae // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2012. Vol. 112. P. 4–10.

5. *Nabivailo Yu.V., Skriptsova A.V., Titlyanov E.A.* The interspecific relationships of seaweeds and their role in the formation of communities of *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara, 1932) Makienko, 1970 (Rhodophyta) // Russ. J. Mar. Biol. 2014. Vol. 40. N 5. P. 344–353.

6. *Nabivailo Yu.V., Titlyanov E.A.* Competitive relationships in natural and artificial algal communities // Russ. J. Mar. Biol. 2014. Vol. 32. N 1. P. 521–531.

7. *Белевич Т.А., Запара Е.В., Ильяш Л.В.* Взаимодействие между планктонными водорослями при разных источниках азота // Усп. совр. биол. 2009. Т. 129. № 4. С. 379–385.

8. *Novoveská L., Franks D.T., Wulfers T.A. Henley W.J.* Stabilizing continuous mixed cultures of microalgae // Algal Res. 2016. Vol. 13. P. 126–133.

9. *Hong Y., Xu K.* Co-existing growth relationships of a lipid-producing alga with three microalgae // Allelopathy J. 2013. Vol. 32. N 2. P. 301–314.

10. *Спиркина Н.Е., Ипатова В.И., Дмитриева А.Г., Филенко О.Ф.* Сравнительная динамика роста культур микроводорослей видов *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind. и *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2014. Т. 119. № 2. С. 64–69.

11. *Ilyash L.V., Belevich T.A.* Interaction between populations of marine microalgae *Prorocentrum micans* and *Platymonas viridis* in mixed cultures // Russ. J. Aquatic Ecol. 1996. Vol. 5. N 1. P. 21–26.

Поступила в редакцию
22.02.2018

Принята к печати
27.03.2018

HYDROBIOLOGY

BIOTIC INTERACTIONS BETWEEN TWO SPECIES OF MICROALGAE IN THE MIXED CULTURE

M.A. Mikheev[1], ***V.I. Ipatova***[1,*], ***N.E. Spirkina***[2]

[1]Department of Hydrobiology and [2]Department of Genetics, School of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskiye gory 1–12, Moscow, 119234, Russia
[*]e-mail: viipatova@hotmail.com

Biotic interactions in a mixed culture of two microalgae species — *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. and *Monoraphidium arcuatum* (Korsch.) Hind., used in bioassay in monocultures as test objects, were studied. The toxic effect of cell-free filtrates from different "ages" monoculture (2, 7, 10, 15, 21 and 28 days) *S. quadricauda* on the growth of the "young" test culture *M. arcuatum* and, conversely, the toxic effect of cell-free filtrates from the different "ages" (2, 7, 10, 15, 21 and 28 days) monoculture *M. arcuatum* on the growth of the "young" test culture *S. quadricauda* was evaluated. Simultaneously the toxicity of their own filtrates of different "ages" was monitored by a test culture of each species. The interactions of the species in the mixed culture can be regarded as negative, such as antagonistic, when both populations inhibit the growth of each other through metabolites and food resource competition, while the effect of *S. quadricauda* on *M. arcuatum* is much stronger. The main factor constraining the growth of monoculture *S. quadricauda* is the rapid depletion of the food resource from the medium, and not the inhibition of growth by its own metabolites. The depletion of the food resources from the medium in monoculture *M. arcuatum* occurs much later than in monoculture *S. quadricauda*. Metabolites of *S. quadricauda* cause a strong inhibitory effect on the growth of *M. arcuatum*, and the metabolites of *M. arcuatum*—a weak inhibitory effect on the growth of *S. quadricauda*. The filtrates of the "old" culture of *S. quadricauda* (21–28 days) cause the greatest inhibitory effect on the process of cell division of *M. arcuatum*. The filtrates of the "old" culture *S. quadricauda* (21–28 days) cause the greatest inhibitory effect on the process of cell division of *M. arcuatum*. A comparative analysis of the cell number dynamics of two species *S. quadricauda* and *M. arcuatum* in mono- and two-species algal cultures, as well as experiments with filtrates of these monocultures, showed that the interaction of species can be explained by the food resource competition and allelopathic interaction (exometabolite effect).

Keywords: *microalgae, competition, mixed cultures, Scenedesmus quadricauda, Monoraphidium arcuatum, bioassay, metabolites*

Сведения об авторах

Михеев Михаил Александрович – аспирант кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-11-48; e-mail: miheev_m.93@mail.ru

Ипатова Валентина Ивановна – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-11-48; e-mail: viipatova@hotmail.ru

Спиркина Наталья Евгеньевна – канд. биол. наук, мл. науч. сотр. кафедры генетики биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-42-56; e-mail: natus25@list.ru