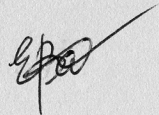


МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
Биологический факультет

На правах рукописи



ЗАПАРА Елена Вячеславовна

**ДИНАМИКА ЛАБОРАТОРНЫХ И ПРИРОДНЫХ СООБЩЕСТВ
ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ
ОРГАНИЧЕСКИМ И МИНЕРАЛЬНЫМ АЗОТОМ**

03.00.18 - Гидробиология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Подписано в печать 28.09.2009 г.
Печать лазерная цифровая
Тираж 100 экз.

Типография Aegis-Print
115230, Москва, Варшавское шоссе, д. 42
Тел.: (495) 785-00-38
www.autoref.ae-print.ru

Москва - 2009

Работа выполнена на кафедре гидробиологии биологического факультета
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Научный руководитель: доктор биологических наук,
Л.В. Ильяхш

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор А.П. Садчиков
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник А.С. Микаэляна

Ведущая организация: Московский государственный университет
технологий и управления

Защита диссертации состоится «30» октября 2009 г. в 14-00 часов на заседании диссертационного совета Д.501.001.55 при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: Москва, 119992, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический ф-т, ауд. 389.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Автореферат разослан «30» сентября 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Н. В. Карташева

Карташева

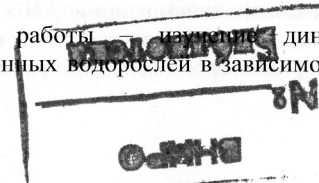
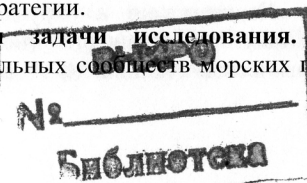
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В природных экосистемах обеспеченность фитопланктона минеральными и органическими ресурсами, меняются как во времени, так и в пространстве. В водах с выраженной сезонной динамикой, в том числе и в Белом море, весеннее развитие фитопланктона ведет к практически полному исчерпанию минерального азота в фотическом слое. По мере снижения биомассы водорослей в результате азотного лимитирования и последующей деструкции биомассы увеличивается концентрация растворенного органического азота. В летний период при преобладании органического азота в общем пуле этого ресурса наблюдается интенсивное развитие фитопланктона (вплоть до формирования цветений). Многие планктонные водоросли характеризуются миксотрофным типом метаболизма, и динамика их популяций зависит не только от обеспеченности минеральными ресурсами и световой энергией, но также от содержания в среде органических субстратов. В условиях лимитирования развития водорослей недостатком минеральных форм азота, растворенные азот содержащие органические субстраты, в частности мочевины и аминокислоты, используются клетками в качестве источника азота (Antia et al., 1991). Азот мочевины составляет от 20 до 50% в суммарном количестве азота, ассимилируемого морским фитопланктоном, а доля азота аминокислот варьирует от 10 до 90% (Sahlsten et al., 1988; Mulholland et al., 2002; Andersson et al., 2006). Потребление водорослями тех или иных азот содержащих субстратов видоспецифичны. Соответственно, структура сообществ может зависеть от формы доступного азота.

Природный фитопланктон вегетирует в условиях пространственно-временной изменчивости световых условий. В летний период в поверхностном слое водоросли испытывают стресс фотоингибирования, на промежуточных глубинах фотической зоны освещенность близка к насыщающему фотосинтез уровню, на нижней границе фотической зоны освещенность лимитирует фотосинтез (Falkowski, Raven, 1997).

Существование популяций планктонных водорослей определяется не только абиотическими условиями, но и биотическими взаимодействиями, в частности, конкуренцией за лимитирующий ресурс (Tilman, 1982; Sommer, 1993, 1994). До настоящего времени исследования конкурентных отношений между планктонными водорослями были ограничены рассмотрением в качестве ресурсов компонентов минерального питания и световой энергии. Потребность миксотрофных водорослей в органических веществах при недостатке минеральных компонентов дает основание предполагать, что между популяциями фитопланктона существуют конкурентные отношения и за органические ресурсы. Описание механизмов выживания видов в условиях пространственно-временной гетерогенности среды обитания в наиболее обобщенном виде дает концепция жизненных стратегий. Ранее было показано (Ильяхш и др., 2003), что у планктонных водорослей при флуктуирующем режиме минеральных ресурсов реализуется проявление трех первичных стратегий, соответствующих классификации Раменского-Грайма. С учетом миксотрофности многих планктонных водорослей встает вопрос о влиянии формы лимитирующего ресурса на проявление популяцией свойств той или иной первичной стратегии.

Цель и задачи исследования. Цель работы — изучить динамику экспериментальных сообществ морских планктонных водорослей в зависимости от



обеспеченности разными источниками азота. Для достижения поставленной цели решали следующие задачи:

- оценка динамики биомассы водорослей *Thalassiosira weissflogii*, *Pseudo-nitzschia delicatissima* и *Amphidinium carterae* в моно- и смешанных культурах при использовании мочевины или нитратов в качестве единственного источника азота при трёх уровнях освещённости; расчет и сравнительный анализ конкурентных параметров водорослей;

- изучение динамики фитопланктона Белого моря в экспериментальных сообществах, обогащённых мочевиной, глицином, нитратами или аммонием при двух уровнях освещённости; анализ сходства структуры сообществ;

- исследование отклика отдельных видов планктонных водорослей Белого моря на форму азота в добавках, сравнительный анализ их конкурентных параметров и проявляемых свойств первичных жизненных стратегий в условиях обеспеченности разными азот содержащими субстратами при двух уровнях освещённости.

Научная новизна работы. В обогатительных экспериментах с лабораторными и природными сообществами планктонных водорослей выявлена зависимость динамики структуры и функциональных параметров сообществ от формы (органической или минеральной) доступного азота. Показано, что взаимодействие между популяциями водорослей при доступности азота в органической форме соответствует эксплуатационной конкуренции. Конкурентные параметры водорослей видоспецифично зависели от источника азота, уровня освещённости и состава сообщества. Впервые показано, что в зависимости от формы доступного ресурса может изменяться характер взаимодействия между популяциями. Впервые показано, что "треугольное" поле жизненных стратегий (согласно классификации Раменского-Грайма) реализуется у водорослей при флуктуирующем режиме не только минеральных ресурсов, но и в случаях, когда лимитирующий ресурс доступен преимущественно в органической форме. При этом проявляемые водорослями свойства первичных жизненных стратегий зависят от формы доступного азота, освещённости и состава сообщества. Установлено, что структура сообществ, формирующихся после пульса азота, зависит от формы доступного азота, освещённости, а также от структуры сообщества и обеспеченности клеток азотом до поступления ресурса. Показано, что различия в функциональных показателях сообществ, ассимилирующих разные азот содержащие субстраты, проявляются на более ранних стадиях роста, чем различия в их структуре.

Практическая значимость. Результаты могут быть использованы при оценке продукционно-деструкционных процессов в водоемах, а также при прогнозировании изменений состояния водных экосистем в условиях загрязнения среды. Результаты работы могут найти применение при решении таких фундаментальных задач гидробиологии и экологии, как выявление механизмов формирования видовой структуры и поддержания видового разнообразия фитопланктона, выявление направления и движущих факторов сукцессии, создание и управление искусственными сообществами с заданными свойствами и др.

Апробация работы. Результаты работы доложены на международной научно-практической конференции МГУ-СУНИ «Человечество и окружающая среда» (Москва, 2004), 9-й школе диатомологов России и стран СНГ (Борок, 2005), X научной конференции Беломорской биологической станции МГУ (ББС, 2006), IX

съезде Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006), 2-й международной конференции «Экологические исследования беломорских организмов» (Картеш, 2007), X международной научной конференции диатомологов стран СНГ (Минск, 2007), международной конференции и VII Школе по морской биологии «Современные проблемы алгологии» (Ростов-на-Дону, 2008), на научных семинарах кафедры гидробиологии Биологического факультета МГУ.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов, списка литературных источников, включающего 358 наименований. Работа изложена на 189 страницах, иллюстрирована 37 рисунками и 19 таблицами.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Освещены вопросы, касающиеся лимитирования роста и фотосинтетической активности водорослей недостатком элементов минерального питания, а также потребления и ассимиляции водорослями минерального и органического азота и, в частности, мочевины и аминокислот. Обсуждены значимость органических субстратов для обеспечения жизнедеятельности водорослей в природных экосистемах, а также влияние интенсивности света на фотосинтез и рост водорослей. Освещены современные теоретические взгляды на биотическое взаимодействие, рассмотрены существующие классификационные схемы жизненных стратегий популяций. Дана общая характеристика Кандалакшского залива Белого моря и летнего беломорского фитопланктона.

ГЛАВА 2.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Эксперименты с культурами водорослей.

2.1.1. Исследование взаимодействия водорослей *Thalassiosira weissflogii* и *Pseudo-nitzschia delicatissima*. Материалом для работы послужили альгологически чистые культуры морских планктонных диатомовых водорослей *Thalassiosira weissflogii* (Grunow) Fryxell et Hasle и *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden. Культуральные среды готовили на основе искусственной морской воды. В экспериментах в качестве инокулята использовали культуры водорослей с высокой степенью клеточного дефицита азота. Для получения последних использовали «безазотную» среду, которая содержала, за исключением азота, все добавки согласно прописи среды f/2 (Guillard, Ryther, 1962). Водоросли выдерживали на «безазотной» среде в течение 30 сут и более до снижения относительного выхода переменной флуоресценции (F_v/F_m) до значений ≤ 0.3 . Низкие величины F_v/F_m свидетельствуют о высокой степени клеточного дефицита азота (Kolber et al., 1988). Переменную флуоресценцию оценивали по разнице значений выхода флуоресценции на уровнях F_m и F_0 ($F_v = F_m - F_0$), которые измеряли с помощью однолучевого флуорометра (Маторин и др., 1992). Водоросли культивировали в накопительном режиме при трех уровнях освещённости: 13, 38 и 115 мкЕ/(м²·с), продолжительности светового периода 14 ч в сут и температуре 20±1°С. Моно- и смешанные культуры высевали на среды, содержащие добавки биогенных элементов согласно прописи f/2 (Guillard, Ryther, 1962), за исключением азота. Азот вносили в концентрации 180 мкмоль/л в виде мочевины или нитратов. Культуры

росли при уровне освещенности, при котором были выращены исходные инокуляты. Численность водорослей определяли с интервалом 2 – 4 дня методом прямого счета. Клеточные объемы рассчитывали по методу геометрического подобия, содержание органического углерода - по уравнениям Стратмана (Strathman, 1967).

Конкурентные параметры водорослей. Конкурентную способность популяции характеризовали по величине ее конкурентного эффекта (СЕ), рассчитываемого как доля, на которую у водоросли-партнера снижается по сравнению с монокультурой накопленная биомасса (V_{max}) (Ильяш и др., 2003). Величина СЕ(V_{max}) дает обобщенную характеристику конкурентной способности популяции на всех стадиях конкуренции вплоть до финальных, когда содержание лимитирующего ресурса в среде достигает порогового уровня (R^*) и начинает проявляться конкурентное исключение. Конкурентную способность популяций характеризовали также на начальных и промежуточных стадиях совместной эксплуатации ресурса по доле, на которую снижается экспоненциальная скорость роста водорослей (μ) при совместном росте. Устойчивость к конкурентному вытеснению ранжируется на основе величин пороговой концентрации лимитирующего ресурса R^* (Tilman, 1982). Учитывая накопительный характер культивирования, в качестве косвенной относительной оценки R^* рассматривается факт продолжения роста одной популяции при прекращении роста у другой (Ильяш и др., 2003).

2.1.2. Исследование взаимодействия водорослей *Amphidinium carterae* и *Pseudo-nitzschia delicatissima*. Материалом для работы послужили альгологически чистые культуры морских планктонных водорослей *Amphidinium carterae* Hulbert (Dinophyta) и *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden (Bacillariophyceae). Инокуляты водорослей для экспериментов готовили по методике, описанной выше (раздел 2.1.1.). Из инокулятов составляли моно- и смешанные культуры, которые высевали на среды, содержащие добавки биогенных элементов согласно прописи f/2, за исключением азота. Азот вносили в концентрации 180 мкмоль/л в виде мочевины или нитратов. Водоросли культивировали в накопительном режиме при продолжительности светового периода 14 ч в сут, температуре $20 \pm 1^\circ\text{C}$ и освещенности 13 мкЕ/($\text{м}^2 \cdot \text{с}$). Численность и биомассу водорослей, параметры флуоресценции и конкурентные параметры оценивали, как описано выше (раздел 2.1.1.). Дополнительно был проведен эксперимент с фильтрами монокультур, росших 5 сут после внесения добавок 180 мкмоль азота/л в виде мочевины или нитратов. Культуры водоросли *P. delicatissima*, росшие на двух источниках азота, делили на две подпробы. Две подпробы культуры *P. delicatissima* и две культуры *A. carterae* (по одной от культур, росших с использованием мочевины и нитратов) под слабым давлением профильтровывали через мембранные фильтры миллипор с диаметром пор 0.45 мкм и собирали фильтрат. Вторую подпробу каждой из культур водоросли *P. delicatissima* снова делили на две части. Одну часть разводили в два раза фильтратом культуры *A. carterae*, выращенной на соответствующем источнике азота, вторую разводили в два раза собственным фильтратом. Полученные четыре культуры *P. delicatissima* инкубировали 24 часа. Фотосинтетическую фиксацию углерода оценивали скляночным методом в радиоуглеродной модификации (Stemann Nielsen, 1952) сразу после разведения и через сутки после разведения. Параллельно оценивали фотосинтетическое выделение кислорода и дыхание

скляночным методом в кислородной модификации. Концентрацию кислорода измеряли с помощью оксимера Ох1 330.

2.2. Эксперименты с природным фитопланктоном Белого моря проводили на Беломорской биологической станции Московского государственного университета (Кандалакшский залив Белого моря) в августе – сентябре 2005, 2006 и 2007 гг. Фитопланктон, служивший исходным материалом для экспериментов, отбирали в слое 2-5 м с помощью сети из планктонного газа № 78, и для устранения зоопланктона пропускали через планктонный газ № 40. В пластиковые емкости ($V=1.5$ л) добавляли отфильтрованную морскую воду, концентрированный фитопланктон, а так же все биогенные элементы, за исключением азота, согласно прописи среды f/2. Азот вносили в виде мочевины, глицина, нитратов или аммония в концентрации 180 мкмоль/л. Контролем служил фитопланктон, росший без добавок азота. Экспериментальные емкости экспонировали *in situ* на плотиках на глубине 1 м. Освещенность на этой глубине далее обозначена как E_1 . Более низкую освещенность (E_2) создавали экранированием склянок тканью средней плотности. Величина E_2 составляла в среднем 51 % от E_1 . Все варианты эксперимента проводили в трёх повторностях.

Оцениваемые параметры. 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. Число просчитанных клеток превышало 3000. При этом ожидаемая относительная ошибка измерений оказывается в пределах 5-10% (Федоров, 1979). Объемы клеток определяли методом геометрического подобия. Клеточное содержание органического углерода рассчитывали по аллометрическим уравнениям (Menden-Deuer, Lessard, 2000).

Параметры флуоресценции фитопланктона оценивали с использованием флуорометра WaterPAM (Walz, Германия) по методологии быстрых световых кривых (Ralph, Gademann, 2005). Для каждого экспериментального сообщества параметры флуоресценции измеряли на одной подпробе при последовательном увеличении (от нуля) интенсивности света, генерируемого в флуорометре WaterPAM. Перед измерениями все подпробы выдерживали в темноте не менее 30 мин. Интенсивности освещения составляли 25, 52, 71, 98, 144, 208, 291 и 401 мкЕ/($\text{м}^2 \cdot \text{с}$). Время освещения фитопланктона светом каждой интенсивности равнялось 30 с. Квантовую эффективность фотосистемы 2 (ФС2) измеряли при насыщающей вспышке 5000 мкЕ/($\text{м}^2 \cdot \text{с}$) продолжительностью 0.8 с, генерируемой флуорометром. Флуорометр регистрирует следующие показатели: F_0 и F_m (у клеток, акклимизированных к темноте), F'_m и F_t (у клеток, подвергшихся освещению светом определенной интенсивности). На основе этих показателей флуорометром автоматически рассчитываются следующие параметры: (1) Максимальная квантовая эффективность ФС2 $F_v/F_m = (F'_m - F_0)/F_m$, где F_0 – минимальный выход флуоресценции, измеренный непосредственно перед насыщающей вспышкой. (2) Фотохимическая эффективность ФС2 клеток, освещаемых в течение 30 с светом определенной интенсивности - $\Phi_{\text{ФС2}}$. Величина $\Phi_{\text{ФС2}} = (F'_m - F_t)/F'_m$, где F_t – выход флуоресценции при данной интенсивности света, измеренный непосредственно перед насыщающей вспышкой. Параметр $\Phi_{\text{ФС2}}$ отражает долю световой энергии,

используемой в фотохимических реакциях, от световой энергии, поглощенной ФС2. (3) Нефотохимическое тушение флуоресценции $NPQ = (F_m - F'_m) / F'_m$. Величина NPQ характеризует рассеивание световой энергии в виде тепла. (4) Относительная скорость нециклического электронного транспорта при определенной интенсивности света $gETR = \Phi_{ФС2} \cdot 0.5 \cdot E_i$, где E_i – освещенность, мкЕ/(м² · с). Соотнесение каждой интенсивности света значения gETR дает так называемые быстрые световые кривые (Ralph, Gademann, 2005), обозначаемые далее как P/E кривые. На основании полученных P/E кривых оценивали следующие фотосинтетические параметры: коэффициент максимальной утилизации световой энергии α (угол наклона P/E кривой), максимальную относительную скорость электронов по электрон транспортной цепи ($gETR_{max}$) и насыщающую интенсивность света ($E_{i,n}$). Величину α рассчитывали как коэффициент линейной регрессии, построенной по точкам, лежащим на светолимитированном участке P/E кривой, ETR_{max} – как среднее по значениям ETR, находящимся на светонасыщающем участке (Jassby, Platt, 1976). $E_{i,n}$ рассчитывали по формуле $E_{i,n} = ETR_{max} / \alpha$ (Platt et al., 1977). Обозначения и определения параметров приведены в соответствии с общепринятой номенклатурой (MacIntyre et al., 2002).

Фотосинтетическая фиксация углерода. СклЯночным методом в кислородной модификации (Винберг, 1960) оценивали фотосинтетическое выделение кислорода. Продукционные склянки инкубировали на плотиках на глубине 1 м. СклЯнки с фитопланктоном, росшим при освещенности E_2 , экранировали тканью средней плотности. Время экспозиции составляло 4 ч, объем экспонируемых проб – 30 мл. Концентрацию кислорода измеряли с помощью оксимера Ох1 330. По величинам фотосинтетического выделения кислорода согласно балансовому уравнению фотосинтеза (Винберг, 1960) рассчитывали фотосинтетическую фиксацию углерода.

Сходство структуры экспериментальных сообществ водорослей. В качестве характеристики структуры сообществ рассматривали относительные вклады популяций водорослей в суммарную биомассу. Для статистической обработки использовали пакет анализа экологических данных PRIMER Version 5.2.4. (Clarke, Warwick, 1994, 2001). 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, добавок азота и освещенности) на структуру сообществ оценивали с помощью процедуры двухфакторного анализа матриц сходства (ANOSIM). Выделение характерных и дифференцирующих видов проводили с помощью процедуры SIMPER.

Конкурентные параметры водорослей. В качестве конкурентных параметров рассматривали конкурентную способность популяций и устойчивость к конкурентному вытеснению. Для характеристики конкурентной способности использовали два подхода. (1) Конкурентную способность на финальных стадиях конкурентных отношений оценивали по относительному обилию популяций ($V_{отн}$), принимая согласно (Sommer, 1993, 1994), что чем выше вклад популяции в суммарное обилие сообщества, тем большей конкурентной способностью она обладает. Однако, в исходном фитопланктоне, послужившем в экспериментах

инокулятом, обилие отдельных популяций существенно различалось. Соответственно, 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. Помимо этого, следует отметить, что в сообществах без добавок азота (контроле) наблюдался рост большинства популяций. Поскольку в период проведения эксперимента концентрация минерального азота в природной воде не превышает 3 мкмоль/л (Максимова, 1991), увеличение биомассы популяции в контроле может быть обусловлено внутриклеточным пулом этого 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 (2) соотношению максимальной биомассы, накопленной популяцией в сообществе, росшем с той или иной добавкой азота, к ее максимальной биомассе в контроле (V_{max}/V_k). 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.

Жизненные стратегии водорослей. Основываясь на определении первичных стратегий Раменского-Грайма и используя в качестве основных характеристик популяции ее конкурентную способность (оцененную по $V_{отн}$ и, или V_{max}/V_k) и устойчивость к конкурентному вытеснению, можно дать следующую характеристику первичных стратегий. Виолентность популяции (С-свойства) соотносится с наибольшей среди членов сообщества конкурентной способностью и относительно невысокой устойчивостью к конкурентному вытеснению. Пациентность (S-свойства) определяется меньшей, чем у виолентов конкурентной способностью при наибольшей устойчивости к конкурентному вытеснению. Эксплерентность (R-свойства) соотносится с наименьшими среди членов сообщества конкурентной способностью и устойчивостью к конкурентному вытеснению.

ГЛАВА 3.

ДИНАМИКА МОРСКИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В СМЕШАННЫХ КУЛЬТУРАХ ПРИ ОРГАНИЧЕСКОМ И МИНЕРАЛЬНОМ ИСТОЧНИКАХ АЗОТА

3.1. Взаимодействие диатомовых водорослей *Thalassiosira weissflogii* и *Pseudonitzschia delicatissima* при росте с использованием азота мочевины и нитратов при трех уровнях освещенности

В настоящем разделе представлены результаты сравнительного анализа взаимодействия популяций морских водорослей *Thalassiosira weissflogii* и *Pseudonitzschia delicatissima* в смешанных накопительных культурах при использовании мочевины или нитратов в качестве источника азота при трех уровнях освещенности. Два уровня освещенности (13 и 38 мкЕ/(м²·с)) соответствуют светолимитированному участку, а один (115 мкЕ/(м²·с)) – светонасыщающему участку кривой, описывающей зависимость фотосинтетической активности и роста водорослей от освещенности (Ильяш и др., 2007). Изменение по сравнению с монокультурами динамики биомассы водорослей при совместном росте с использованием мочевины удовлетворительно объяснялось механизмами эксплуатационной конкуренции. Поэтому дальнейший анализ полученных результатов был направлен на выяснение следующих вопросов: 1) зависит ли конкурентная способность водорослей от источника азота? 2) каково соотношение конкурентных параметров водорослей при использовании азота мочевины и нитратов на разных этапах совместного роста? 3) как конкурентная способность водорослей изменяется по градиенту освещенности?

Динамика роста водорослей в моно- и смешанных культурах. Рост обеих водорослей в монокультурах зависел от источника азота и уровня освещенности. В условиях лимитирующей освещенности наибольших величин экспоненциальной скорости роста (μ) и накопленной биомассы (V_{\max}) водоросли достигали при использовании нитратов. При насыщающей освещенности величины μ и V_{\max} не зависели от источника азота, за исключением *T. weissflogii*, у которой μ была выше при росте с использованием мочевины. На средах как с мочевиной, так и с нитратами скорость роста водорослей была ниже, а величина накопленной биомассы выше при освещенности 13 мкЕ/(м²·с), чем при освещенности 115 мкЕ/(м²·с) (за исключением *P. delicatissima*, у которой при росте с использованием мочевины V_{\max} была выше при 115 мкЕ/(м²·с), чем при 13 мкЕ/(м²·с)). Накопление меньшей биомассы при более высокой μ было обусловлено меньшей продолжительностью периода роста водорослей при более высокой освещенности. В смешанных культурах водоросли росли с меньшей скоростью (за исключением *P. delicatissima* при низкой освещенности) и накапливали меньшую биомассу по сравнению с монокультурами (за исключением V_{\max} у *P. delicatissima*, использующей мочевины при низкой освещенности). Снижение ростовых характеристик при совместном росте свидетельствует о биотическом взаимодействии между популяциями, которое удовлетворительно объясняется механизмами эксплуатационной конкуренции. Величина накопленной биомассы снижалась в большей степени, чем экспоненциальная скорость роста, соответственно абсолютные значения $CE(V_{\max})$ были выше, чем $CE(\mu)$ (рис. 1).

Конкурентные параметры водорослей. Конкурентный эффект водорослей (как $CE(V_{\max})$, так и $CE(\mu)$) зависел от источника азота и был выше при

использовании нитратов, чем при использовании мочевины. Конкурентный эффект (как $CE(V_{\max})$, так и $CE(\mu)$) *P. delicatissima* превышал $CE T. weissflogii$ независимо от источника азота при всех уровнях освещенности. Конкурентный эффект популяций видоспецифично зависел от освещенности (рис. 1). У *T. weissflogii* с увеличением освещенности $CE(V_{\max})$ и $CE(\mu)$ возрастали при двух источниках азота. У *P. delicatissima* на среде с мочевиной $CE(V_{\max})$ и $CE(\mu)$ были выше при насыщающей освещенности, на среде с нитратами $CE(\mu)$ от освещенности не зависел, а $CE(V_{\max})$ был самым высоким при освещенности 13 мкЕ/(м²·с). Относительное обилие обеих водорослей на стадии прекращения их роста на средах с нитратами от освещенности не зависело. На средах с мочевиной при увеличении освещенности относительное обилие *P. delicatissima* увеличивалось, *T. weissflogii* – снижалось.

При совместном росте водорослей в условиях более высокой освещенности (115 и 38 мкЕ/(м²·с)) при двух источниках азота рост *T. weissflogii* прекращался раньше, чем рост *P. delicatissima*. При освещенности 13 мкЕ/(м²·с) аналогичная картина наблюдалась на среде с нитратами, тогда как на среде с мочевиной раньше прекращался рост *P. delicatissima*. Это свидетельствует о том, что устойчивость к конкурентному вытеснению зависит от источника азота и освещенности.

Конкурентные параметры на разных этапах совместного роста водорослей. Ростовые характеристики водорослей при смешанном культивировании изменялись по сравнению с таковыми в монокультурах в разной степени, что говорит о неодинаковой конкурентной способности популяций. У обеих водорослей величина V_{\max} снижалась в большей степени, чем экспоненциальная скорость роста, соответственно значения $CE(V_{\max})$ были выше, чем $CE(\mu)$. Это свидетельствует о более низкой интенсивности конкурентных отношений на начальных этапах совместной эксплуатации ресурса. Однако оценка CE на разных этапах конкурентных отношений не влияла на выявление популяции, которая через ресурс в большей степени определяет рост популяции-партнера. Так, $CE P. delicatissima$ был выше такового *T. weissflogii* независимо от стадии совместного роста при обоих источниках азота и трех уровнях освещенности. Более выраженное снижение величины V_{\max} по сравнению с μ отмечено и при конкуренции морских динофитовых водорослей за минеральные ресурсы (Kaiser, 1979).

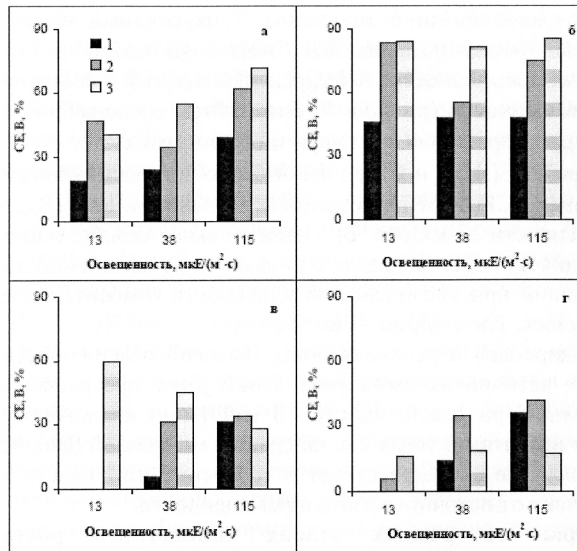


Рис. 1. Конкурентный эффект (CE), рассчитанный по экспоненциальной скорости роста (1) и величине накопленной биомассы (2), и относительная биомасса на стадии прекращения роста (В, %, (3)) водорослей *Pseudo-nitzschia delicatissima* (а, б) и *Thalassiosira weissflogii* (в, г) при совместном росте на средах с мочевиной (а, в) и нитратами (б, г) при трёх уровнях освещённости.

Соотношение конкурентных параметров при использовании водорослями органического и минерального азота. На всех этапах совместного роста CE *T.weissflogii* и *P.delicatissima* был выше при использовании водорослями нитратов, чем при использовании мочевины на всех уровнях освещенности. CE *P.delicatissima* был выше CE *T.weissflogii* независимо от источника азота на всех уровнях освещенности. Такому соотношению конкурентной способности водорослей соответствует более высокая относительная доля *P.delicatissima* в суммарной биомассе смешанных культур на стадиях прекращения роста водорослей, за исключением смешанной культуры, росшей при низкой освещенности и мочеvine в качестве источника азота. При совместном росте с использованием мочевины в условиях низкой (13 мкЕ/(м²·с)) освещенности V_{max} *P.delicatissima* была больше, чем в монокультуре, а значения μ не различались. Соответственно CE *T.weissflogii* был приравнен к нулю, тогда как CE *P.delicatissima* на начальных этапах роста достигал 19%, возрастая к финальным стадиям до 47%. Такое соотношение конкурентных параметров водорослей может быть обусловлено различиями в эффективности роста с использованием мочевины в зависимости от освещенности и особенностями внутриклеточной трансформации мочевины у *P.delicatissima* и *T.weissflogii*. В отсутствие конкурентного взаимодействия (в монокультурах) при насыщающей освещенности рост водорослей от источника азота не зависел, за исключением того факта, что μ у *T.weissflogii* была выше при использовании мочевины. В условиях низкой освещенности обе водоросли развивались более эффективно с использованием минерального азота, чем с использованием мочевины. Такое

изменение соотношения ростовых характеристик водорослей при использовании мочевины и нитратов в зависимости от освещенности обусловлено, по-видимому, тем, что скорость потребления мочевины, как правило, уменьшается при снижении освещенности, поскольку при активном транспорте этого субстрата используется преимущественно фотогенерированная АТФ (Rees, Syrett, 1979). Известно, что у некоторых водорослей при ассимиляции мочевины идет выделение аммония из клетки (Mackerras, Smith, 1986). Возможно, именно этот механизм присущ *T.weissflogii*. В таком случае выделенный водорослью *T.weissflogii* аммоний в смешанных культурах может потребляться клетками *P.delicatissima*, у которой эффективность роста с использованием мочевины ниже, чем при использовании минерального азота. В смешанной культуре, по-видимому, происходит частичное перераспределение лимитирующего ресурса от популяции *T.weissflogii*, эффективно использующей мочевины на рост и выделяющей при трансформации мочевины аммоний в среду, к популяции *P.delicatissima*, характеризующейся низкой способностью ассимилировать мочевины и потребляющей аммоний, выделенный водорослью *T.weissflogii*.

Соотношение величин пороговой концентрации ресурса и соответственно устойчивость к конкурентному вытеснению у *P.delicatissima* и *T.weissflogii* от источника азота не зависела при высокой освещенности - рост *T.weissflogii* прекращался раньше, чем рост *P. delicatissima*. При низкой освещенности на среде с мочевиной раньше прекращался рост *P. delicatissima*, на среде с нитратами - *T.weissflogii*.

Изменение конкурентных параметров водорослей в зависимости от освещенности. Уровни освещенности, при которых оценивали конкурентные параметры водорослей, обуславливают разный физиологический статус водорослей. Рост и фотосинтетическая активность обеспеченных азотом *P.delicatissima* и *T.weissflogii* при освещенности 38 мкЕ/(м²·с) лимитированы недостатком света, а при 115 мкЕ/(м²·с) достигают уровня насыщения (Ильяш и др., 2007). Соответственно освещенность 13 мкЕ/(м²·с) также является лимитирующей. В накопительных культурах по мере роста водорослей и изъятия ими ресурсов из среды водоросли становятся лимитированными недостатком азота. Следовательно, на начальных этапах культивирования при 13 и 38 мкЕ/(м²·с) водоросли испытывают недостаток световой энергии, а по мере приближения к стационарной фазе роста водоросли становятся лимитированными недостатком как азота, так и световой энергии. Это двойное лимитирование соответствует ситуации биохимического ко-лимитирования, отличительной чертой которого является улучшение роста при увеличении обилия каждого ресурса в отдельности (Arrigo, 2005). При насыщающей освещенности на начальных этапах культивирования водоросли развиваются в условиях обеспеченности азотом и световой энергией. По мере изъятия ресурсов из среды водоросли становятся не только лимитированными азотом, но и начинают испытывать стресс фотоингибирования (Ильяш и др., 2007). Это ведет, в частности, к тому, что скорость роста водорослей была ниже, а величина накопленной биомассы - выше при освещенности 13 мкЕ/(м²·с), чем при освещенности 115 мкЕ/(м²·с) (за исключением *P.delicatissima*, у которой при росте с использованием мочевины V_{max} была выше при 115 мкЕ/(м²·с), чем при 13 мкЕ/(м²·с)). Накопление V_{max} при более высокой μ , по-видимому, обусловлено

затратами клеточного вещества и энергии на акклимацию к условиям высокой освещенности (Falkowski, Raven, 1997).

3.2. Взаимодействие водорослей *Amphidinium carterae* и *Pseudo-nitzschia delicatissima* при росте с использованием азота мочевины и нитратов. Помимо эксплуатационной конкуренции между водорослями существуют аллелопатические взаимодействия через выделение прижизненных метаболитов, подавляющих рост популяций - партнеров по сообществу (Cembella, 2003). Аллелопатически активная популяция препятствует, таким образом, использованию партнерами по сообществу ресурсов среды, что соответствует интерференционной конкуренции. Продуцирование аллелопатических веществ зависит от абиотических и биотических факторов, таких как обеспеченность ресурсами (Ильяш, Федоров, 1985), концентрация водородных ионов (Schmidt, Hansen, 2001), температура (Issa, 1999), освещенность (Legrand et al., 2003), концентрация клеток и возраст культуры (Legrand et al., 2003). Сведения о зависимости проявления аллелопатического взаимодействия от формы лимитирующего ресурса (минеральной или органической) в литературе до настоящего времени отсутствовали. К выделению аллелопатических веществ способны некоторые виды рода *Amphidinium* (Sugg, VanDolah, 1999). Водоросль *Amphidinium carterae* синтезирует токсичные вещества (Wu et al., 2005), однако сведения о способности *A. carterae* подавлять рост других водорослей до сих пор отсутствовали. В настоящем разделе представлены результаты сравнительного анализа взаимодействия водорослей *Amphidinium carterae* и *Pseudo-nitzschia delicatissima* в смешанных накопительных культурах при использовании мочевины или нитратов в качестве источника азота. Динамика биомассы водорослей при совместном росте отличалась от таковой в монокультурах с использованием обоих источников азота, что свидетельствует о конкурентных взаимодействиях между водорослями. Для проверки возможности проявления не только эксплуатационной конкуренции, но и аллелопатических взаимодействий, был проведен эксперимент с фильтрами монокультур *A. carterae*. Анализ полученных результатов был направлен на выяснение следующих вопросов: 1) зависит ли тип взаимодействия между водорослями от источника азота? 2) каково соотношение конкурентных параметров водорослей при разных типах взаимодействия?

Динамика роста водорослей в моно- и смешанных культурах. Максимальная скорость роста *P. delicatissima* была выше на нитратах по сравнению с таковой на мочеvine. Но на мочеvine фаза роста была более длительной, поэтому на этом источнике азота достигалась большая V_{max} . Максимальная скорость роста *A. carterae* выше на нитратах по сравнению с таковой на мочеvine. Однако активный рост этой водоросли более длительно продолжался на мочеvine, и в итоге, V_{max} при росте на нитратах и мочеvine не различались. Рост обеих водорослей в смешанных культурах отличался от такового в монокультурах независимо от источника азота. Ростовые параметры *P. delicatissima* в смешанных культурах были ниже таковых в монокультуре. За первые 11 сут совместного роста скорость роста *P. delicatissima* в большей степени снижалась при использовании нитратов. На этой же среде и величина V_{max} у *P. delicatissima* была наименьшей. Снижение ростовых характеристик у обеих или одной популяции в смешанных культурах свидетельствует о конкурентных отношениях водорослей. СЕ *A. carterae* на рост

P. delicatissima, рассчитанный как по скорости роста, так и по V_{max} , был большим при совместной эксплуатации ресурса в виде нитратов, составляя 77 % (СЕ_н) - 93 % (СЕ_{В_{max}}). При использовании мочевины СЕ *A. carterae* составлял 62 % (СЕ_н) - 59 % (СЕ_{В_{max}}). Скорость роста *A. carterae* в смешанных культурах в период активного развития *P. delicatissima* (до 11 сут) не отличалась от таковой в монокультурах, а после начала отмирания *P. delicatissima* даже превышала скорость роста в монокультурах. Поэтому в смешанных культурах величина V_{max} была больше таковых в монокультурах. Соответственно, СЕ *P. delicatissima* на рост *A. carterae* равнялся нулю. В смешанных культурах прекращение роста и снижение биомассы у *P. delicatissima* наблюдалось раньше, чем у *A. carterae*. Т.е. конкурентному исключению при совместной эксплуатации ресурса подвергалась популяция *P. delicatissima*.

Влияние фильтратов культуры *A. carterae* на фотосинтетическую активность и дыхание *P. delicatissima*. Разведение культуры *P. delicatissima* фильтратом культуры *A. carterae*, выращенной на мочеvine, не подавлял фотосинтетическое выделение кислорода и фиксацию углекислого газа, а также дыхание у *P. delicatissima*. Тогда как при инкубировании *P. delicatissima* в присутствии фильтрата культуры *A. carterae*, выращенной на нитратах, физиологическая активность *P. delicatissima* снижалась. Ингибирование активности водоросли *P. delicatissima* фиксировалось уже в первые 4 ч после добавления в среду фильтрата *A. carterae*. Фотосинтетическое выделение кислорода и фиксация CO₂ составляли 31% и 87%, соответственно, от контрольных значений. Через сутки эти показатели составляли 66% и 59%, соответственно. Через сутки снизилось (до 63% от контроля) и дыхание водоросли *P. delicatissima*. Следовательно, при использовании нитратов в качестве источника азота водоросль *A. carterae* выделяет в среду прижизненные метаболиты, подавляющие фотосинтетическую активность *P. delicatissima*, т.е. между этими водорослями существуют аллелопатические взаимодействия. Выделением метаболитов, по-видимому, в определенной степени обусловлена более низкая величина биомассы *A. carterae*, накопленная в монокультурах при использовании нитратов по сравнению с V_{max} при ассимиляции мочевины.

Таким образом, при использовании азота мочевины эксплуатационная конкуренция является единственным путем взаимодействия *A. carterae* и *P. delicatissima*, тогда как при ассимиляции нитратов эксплуатационная конкуренция дополняется аллелопатическим взаимодействием. Водоросль *A. carterae* выступает как популяция-донор метаболитов, подавляющих фотосинтетическую активность *P. delicatissima*, о чем свидетельствуют результаты экспериментов с фильтрами монокультур. Метаболиты *A. carterae* блокируют рост *P. delicatissima* не полностью, поэтому популяция-акцептор участвует в потреблении ресурса. Выявленное подавление активности *P. delicatissima* метаболитами *A. carterae* при ассимиляции нитратов и отсутствие подавления при потреблении мочевины впервые показало зависимость проявления аллелопатического взаимодействия от формы лимитирующего ресурса (минеральной или органической). При этом конкурентная способность *A. carterae* оказалась выше при интерференционной конкуренции, чем при эксплуатационной.

ГЛАВА 4.

ДИНАМИКА ПРИРОДНОГО ФИТОПЛАНКТОНА БЕЛОГО МОРЯ ПРИ ОРГАНИЧЕСКИХ И МИНЕРАЛЬНЫХ ИСТОЧНИКАХ АЗОТА

Выявление в лабораторных сообществах планктонных водорослей конкурентных отношений за азот мочевины дало основание предполагать наличие конкурентных отношений и между популяциями фитопланктона в природных экосистемах в условиях дефицита минерального азота и обеспеченности органическим. В настоящей главе представлены результаты трех обогатительных экспериментов, проведенных с фитопланктоном Белого моря в летнее – осенний период в 2005, 2006 и 2007 гг. Ресурсом, лимитирующим развитие фитопланктона Белого моря в летний и осенний периоды, является азот (Ильяш и др., 2003). В исходные сообщества фитопланктона одноразово вносили добавки азота в виде мочевины, глицина, нитратов или аммония. При дальнейшем изложении экспериментальные сообщества обозначены следующим образом: сообщество, ассимилирующее мочевину – М, глицин – G, нитраты – N, аммоний – А. С учетом выявленной в лабораторных сообществах планктонных водорослей зависимости конкурентных параметров водорослей от освещенности, экспозицию экспериментальных сообществ в 2006 и 2007 гг. проводили при двух уровнях освещенности (E_1 и E_2).

4.1. Эксперимент 2005 г.

В составе экспериментальных сообществ фитопланктона отмечено 60 таксономических единиц, преобладали диатомеи (56 видов). В исходном фитопланктоне доминировали *Chaetoceros* spp. После внесения добавок азота во всех сообществах (М, G, N и А) наблюдалось увеличение суммарной биомассы, превосходящее таковое в контроле. Динамика суммарной биомассы зависела от источника азота.

По шесть сутки включительно фитопланктон, росший с использованием разных добавок, характеризовался высоким сходством, т.е. шла синхронная сукцессия, не зависящая от типа добавок. В этот период сохранялось доминирование *Chaetoceros* spp. Активно развивались *Licmophora oedipus*, *Nitzschia* sp., *Cylindrotheca closterium*, *Navicula* spp. и др. На 9-е сут сообщества с добавками достоверно отличались от контроля. К этому моменту обилие *Chaetoceros* spp. резко снизилось во всех сообществах. Структура сообщества, росшего с добавкой нитратов, изменилась сходным образом со структурой фитопланктона, использовавшего мочевину, а структура сообщества, потреблявшего глицин, - со структурой фитопланктона, потреблявшего аммоний. На 12-е сут отмечено существенное, высоко достоверное отличие контрольного сообщества от пар «N и М» и «G и А». Выраженное различие между этими парами сообществ сохранялось и на 15-18-е сут. При этом после 12 сут структурные изменения во времени не выражены. С учетом этого конкурентную способность популяций характеризовали по $V_{отн}$ или V_{max}/V_k в период с 12 по 18 сут. Независимо от способа оценки выявлена видоспецифичная зависимость конкурентной способности популяции от источника азота. Также от субстрата зависела и устойчивость к конкурентному вытеснению. Сравнительный анализ конкурентных параметров популяций в экспериментальных сообществах показал, что первичные стратегии проявляются и при конкуренции за органический ресурс. При этом у ряда популяций жизненные стратегии не зависели

от формы ассимилируемого азота, тогда как у других при смене ресурса в стратегии изменялось соотношение свойств патиентности, виолентности и эксплерентности.

4.2. Эксперимент 2006 г. В составе экспериментальных сообществ отмечено около 47 таксономических единиц, относящихся к диатомовым (94% видового богатства) и динофитовым водорослям. В контрольных сообществах 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 (E_2), 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 биомассы водорослей, превосходящее таковое в контроле. Величина накопленной биомассы (V_{max}) зависела от источника азота и уровня освещенности. Различия в V_{max} при разных субстратах проявлялись в большей степени при E_2 , чем E_1 . В сообществах N, M и A V_{max} была выше при E_1 . Это свидетельствует о том, что для обеспеченных азотом водорослей освещенность E_2 являлась лимитирующей. Наибольших значений V_{max} фитопланктон достигал при использовании глицина. Причем при E_1 это происходило раньше (9-е сут), чем при E_2 (12-е сут), и величина V_{max} сообщества G была выше при E_2 . Водоросль *S. costatum* преобладала по биомассе начиная уже с третьих суток роста.

В зависимости от периода роста, уровня освещенности и источника азота изменялась структура сообществ. По 6-е сутки включительно отмечалась синхронная сукцессия сообществ, при этом фактор времени проявляется совместно с фактором освещенности, достоверное влияние которого отмечается до конца эксперимента. С 9 по 14 сут по мере снижения биомассы *S. costatum* начинают проявляться различия в структуре сообществ, ассимилировавших разные субстраты. Структура всех сообществ с добавками достоверно отличалась от контроля. На 12 - 14 сут выделяются две группы сообществ с достоверно различающимися структурами. В одну группу вошли сообщества N(E_1), N(E_2), M(E_1), M(E_2), G(E_1), G(E_2), во вторую - A(E_1) и A(E_2). Таким образом, эффект добавки на поздних стадиях развития сообществ перекрывал эффект освещенности. Однако группа сообществ A(E_1) и A(E_2) оказалась довольно гетерогенной по структуре, и в ней эффект освещенности проявляется в гораздо большей степени, чем в группе сообществ N(E_1), N(E_2), M(E_1), M(E_2), G(E_1) и G(E_2).

Конкурентные параметры водорослей и проявляемые ими свойства жизненных стратегий видоспецифично зависели от источника азота и уровня освещенности.

4.3. Эксперимент 2007 г. В составе экспериментальных сообществ отмечено около 54 таксономических единиц, относящихся к диатомовым (87% видового богатства) и динофитовым. В исходном фитопланктоне доминировала водоросль *Ditylum brightwellii*. В контрольных сообществах биомасса фитопланктона увеличивалась до 6 сут, величина V_{max} была выше при E_2 . Это свидетельствует о том, что при E_1 лимитированные по азоту водоросли, и прежде всего доминирующая в сообществе водоросль *D. brightwellii*, испытывали стресс фотоингибирования. Это также подтверждается более низкими значениями фотохимической эффективности ФС2 ($\Phi_{Фс2}$) у фитопланктона при E_1 , чем при E_2 , а также более высокими значениями нефотохимического тушения (NPQ) при E_1 , чем при E_2 . Более низкая эффективность

работы фотосинтетического аппарата при E_1 обусловила и меньшие по сравнению с E_2 значения удельной фотосинтетической фиксации углерода (P/V -коэффициента).

После внесения добавок азота во всех сообществах наблюдалось увеличение суммарной биомассы водорослей, превосходящее таковое в контроле. Доминирование *D.brightwellii* сохранялось во всех сообществах на протяжении всего эксперимента. Увеличение суммарной биомассы продолжалось до 6 сут при E_1 и 9 сут при E_2 (за исключением сообщества G, в котором биомасса увеличивалась до 6 сут). Потенциальная фотосинтетическая активность водорослей (F_v/F_m) аналогично начинала снижаться при E_1 после шестых суток, а при E_2 – после девятых суток роста. По 6–9 сут значения F_v/F_m практически не зависели от формы потребляемого азота. Величины V_{max} и P/V зависели от источника азота и уровня освещенности. Различия в величинах V_{max} проявлялись в большей степени при E_1 , чем E_2 . В сообществах N и M V_{max} была выше при более высокой освещенности, а в сообществах G и A – при E_2 . Это свидетельствует о том, что для водорослей, обеспеченных азотом нитратов и мочевины, освещенность E_2 являлась лимитирующей. Наибольших значений V_{max} фитопланктон достигал при использовании нитратов в условиях освещенности E_1 . В период активного роста значения P/V были выше при E_2 , чем при E_1 в сообществах G и M (кроме первых сут), и N (кроме третьих сут). Напротив, в сообществах A значения P/V выше при E_1 , чем при E_2 за исключением первых сут. Соотношение величин $gETR_{max}$ в сообществах G, M и N при E_1 и E_2 , было аналогичным отмеченному для P/V . В сообществах A, в отличие от соотношения величин P/V , $gETR_{max}$ было выше при E_2 , чем при E_1 на протяжении всего периода увеличения биомассы.

От ассимилируемого субстрата и уровня освещенности зависела также и динамика нефотохимического тушения. Значения NPQ при увеличении интенсивности фотосинтетически активной радиации возрастали более резко в сообществах G за исключением первых суток при E_1 и 6 сут при E_2 . При всех добавках и обеих освещенностях с 1 по 3 сут значения NPQ снижались, а по мере достижения водорослями максимальных значений биомассы (на 6-е и 9-е сут) снова возрастали. Это согласуется с выявленной ранее зависимостью NPQ от стадии роста водорослей (Arsalane et al., 1994). В большинстве случаев значения NPQ у водорослей, росших при E_1 , были выше таковых при E_2 . В экспериментальных сообществах преобладали диатомовые водоросли. Амплитуда и кинетика NPQ у диатомей зависит от уровня освещенности (Lavaud et al., 2003) и выше у водорослей, адаптированных к более высокой освещенности (Perkins et al., 2006). Более высокие значения NPQ при E_1 , чем при E_2 согласуются с тем, что в большинстве случаев наибольшие значения $gETR_{max}$ отмечались при более низкой освещенности. Помимо зависимости от освещенности для диатомей показана видоспецифичность амплитуды и кинетики NPQ (Lavaud et al., 2004).

Динамика коэффициента максимальной утилизации световой энергии α практически не зависела от добавки азота. При всех добавках наибольшие значения α достигались на 3 сут роста как при E_1 , так и при E_2 . На 6 и 9 сут при всех добавках значения α при E_2 были выше таковых при E_1 . Ранее отсутствие зависимости α от источника (органический или минеральный) азота была показана для водоросли *Aureoumbra lagunensis*, Pelagophyceae (Harris et al., 2007).

В зависимости от периода роста, уровня освещенности и источника азота изменялась структура сообществ. По 9-е сут включительно отмечалась синхронная сукцессия сообществ, ассимилировавших разные субстраты. С 9 по 12 сут основным фактором, определявшим изменения структуры, была освещенность, и сообщества, росшие при E_1 и E_2 (не зависимо от добавки), достоверно отличались друг от друга. С 15 по 18 сут по мере снижения биомассы *D.brightwellii* начинают проявляться различия в структуре сообществ, ассимилировавших разные субстраты. На 15–18 сут выделяются три группы сообществ с достоверно различающимися структурами. Одну группу сформировали сообщества $N(E_1)$ и $N(E_2)$, вторую – $M(E_1)$ и $M(E_2)$, третью – $A(E_2)$, $A(E_1)$, $G(E_1)$, $G(E_2)$. Следует отметить, что сообщества $M(E_1)$ и $M(E_2)$ достоверно не отличались от контроля. Таким образом, эффект добавки на поздних стадиях развития сообществ перекрывал эффект освещенности. В группе сообществ $A(E_2)$, $A(E_1)$, $G(E_1)$, $G(E_2)$ эффект освещенности проявлялся в большей степени, чем в сообществах, ассимилировавших нитраты и мочевину при двух уровнях освещенности.

Конкурентные параметры водорослей и проявляемые ими свойства первичных стратегий видоспецифично зависели от используемого субстрата и освещенности.

4.4. Сравнительная характеристика динамики природного фитопланктона по результатам трех экспериментов (2005 – 2007 гг). Фитопланктон, использовавшийся в качестве посевного материала для экспериментальных сообществ, по видовому составу, обилию и структуре различался в экспериментах 2005, 2006 и 2007 гг. (табл. 1). В 2005 г. в исходном фитопланктоне по численности и биомассе преобладали виды рода *Chaetoceros*. Учитывая определяющую роль *Chaetoceros* spp. в исходном планктоне, совокупность экспериментальных сообществ в 2005 г. далее названа фитоценом *Chaetoceros* spp. В 2006 г. в исходном фитопланктоне по численности преобладала водоросль *Skeletonema costatum*, которая уже с третьих суток роста во всех сообществах заняла лидирующее положение и по биомассе. Поэтому совокупность экспериментальных сообществ в 2006 г. далее названа фитоценом *S.costatum*. В 2007 г. в исходном фитопланктоне по численности и биомассе преобладала водоросль *Ditylum brightwellii*. Эта водоросль сохраняла доминирование во всех сообществах в течение всего эксперимента. Соответственно совокупность экспериментальных сообществ в 2007 г. далее названа фитоценом *D.brightwellii*.

Таблица 1. Сравнение результатов трех экспериментов с фитопланктоном Белого моря (2005 – 2007 гг.), росшего с добавками нитратов (N), мочевины (M), глицина (G), аммония (A) и без добавок азота (контрольное сообщество) при двух уровнях освещенности (E_1 и E_2). V_{max} – максимальная суммарная биомасса сообщества, N_0 и V_0 – суммарные численность и биомасса исходного сообщества.

Параметр	Год				
	2005 г.	2006 г.		2007 г.	
	E_1	E_1	E_2	E_1	E_2
Фитоцен	<i>Chaetoceros</i> spp.	<i>S. costatum</i>		<i>D. brightwellii</i>	
Число видов	61	46		55	
Доминирование в исходном сообществе	<i>Chaetoceros</i> spp. - 83% от N_0 и 68% от V_0	<i>S. costatum</i> - 25% от N_0 и 3% от V_0		<i>D. brightwellii</i> - 32% от N_0 и 76% от V_0	
V_{max}/V_0 в контрольном сообществе	3,2	29,1	34,5	6,9	7,9
$(V_{max}-V_0)/V_{max}$	0,69	0,97	0,97	0,85	0,87
Скорость роста (0-6 сут), сут ⁻¹	0,184	0,519	0,530	0,316	0,335
Соотношение V_{max} сообществ	G>N=A>M	G>N>A	G>N=A >M	N>M>G >A	A>G>N >M
Коэффициент вариации (CV) V_{max}	12%	23%	33%	15%	9%
Соотношение V_{max} сообществ при E_1 и E_2	-	N (E_1)> N (E_2), M (E_1)> M (E_2), G (E_1) < G (E_2), A (E_1)≥ A (E_2)		N (E_1)> N (E_2), M (E_1)> M (E_2), G (E_1) ≈ G (E_2), A (E_1)< A (E_2)	

Во всех трех экспериментах отмечался рост водорослей в контрольных сообществах. Рост, по-видимому, происходил за счет внутриклеточных запасов азота. Способность накапливать азот как в минеральной, так и органической форме показана для многих водорослей (Falkowski, Raven, 1997). При этом скорость роста фитопланктона и величина накопленной биомассы в фитоценозах *S. costatum* и *D. brightwellii* были выше при более низкой освещенности, что свидетельствует о том, что при E_1 лимитированные по азоту водоросли испытывали стресс фотоингибирования. Это также подтверждается более низкими значениями фотохимической эффективности ФС2 и Р/В-коэффициента при E_1 , чем при E_2 у водорослей в контрольных сообществах фитоценоза *D. brightwellii*, а также более высокими значениями NPQ при E_1 , чем при E_2 . При воздействии ингибирующей интенсивности света часть клеточного вещества и энергии затрачивается на восстановление фотоиндуцируемых повреждений фотосинтетического аппарата и на

более интенсивный синтез светозащитных пигментов (Falkowski, Raven, 1997), 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, а способность к фотоакклимации снижается (Herzig, Falkowski, 1989).

Водоросли в исходных сообществах трех фитоценозов различались по азотному статусу клеток, т.е. по клеточной обеспеченности азотом. Наибольшая степень дефицита азота отмечалась в исходном сообществе фитоценоза *Chaetoceros* spp. Об этом свидетельствуют самая низкая скорость роста фитопланктона и наименьший относительный прирост биомассы в отсутствие добавок по сравнению с аналогичными показателями контрольных сообществ в фитоценозах *S. costatum* и *D. brightwellii* (табл. 1).

Во всех трех фитоценозах в сообществах, росших с добавками, обилие водорослей возрастало в большей степени, чем в отсутствие добавок. Величина V_{max} фитопланктона, росшего с добавками, зависела от источника азота и уровня освещенности. Различия в величинах V_{max} фитопланктона, потреблявшего разные субстраты в фитоценозе *S. costatum* проявлялись в большей степени при более низкой освещенности, а в фитоценозе *D. brightwellii* – при E_1 , о чем свидетельствует сопоставление величин коэффициента вариации V_{max} . Это говорит о том, что эффективность использования фитопланктоном разных азот содержащих субстратов зависит от состава сообществ и освещенности.

У фитопланктона, росшего с использованием нитратов и мочевины, V_{max} была выше при более высокой освещенности как в фитоценозе *S. costatum*, так и фитоценозе *D. brightwellii*. Это свидетельствует о том, что для обеспеченных азотом водорослей освещенность E_2 являлась лимитирующей. Потребность при ассимиляции нитратов и мочевины в продуктах световых реакций фотосинтеза (Rees, Syrett, 1979; Smith et al., 1992) и обусловила более высокие значения V_{max} при лучшей обеспеченности световой энергией. Во всех трех фитоценозах рост водорослей, ассимилировавших нитраты, был более эффективным, чем рост при ассимиляции мочевины. 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 мочевины и нитратов растут с одинаковой скоростью (Antia et al., 1991). А ряд водорослей с использованием мочевины накапливают биомассу даже более интенсивно, чем при ассимиляции минерального азота (Antia et al., 1991).

При акклимации к лимитирующей освещенности эффективность фотосинтетической фиксации углерода уменьшается, и фотосинтез на единицу хлорофилла (или на единицу компонента электронного транспорта) снижается (Falkowski, Raven, 1997). Снижение удельной фотосинтетической фиксации углерода может быть компенсировано за счет углерода, входящего в состав ассимилируемых органических субстратов и, в частности, глицина и мочевины (Mulholland et al., 2003). 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 в фитоценозе *S.*

costatum, но не проявилось в фитоценозе *D.brightwelii*. Также в обоих фитоценозах преимущество покрытия потребностей и в азоте, и в углеводе не проявилось в сообществах, потреблявших мочевины.

При лимитирующей освещенности можно ожидать более эффективный рост фитопланктона с использованием восстановленного азота аммония по сравнению с ростом за счет потребления нитратов, на восстановление которых используется часть восстановителя и АТФ, образованных в световых реакциях фотосинтеза (Smith et al., 1992). Большие энергетические траты обуславливают меньшую скорость роста водорослей при ассимиляции нитратов, по сравнению с таковой при использовании азота аммония (Нурре, Турпин, 1994). Преимущество роста с использованием восстановленного аммонийного азота при лимитирующей освещенности проявилось в фитоценозе *D.brightwelii* – накопленная сообществом А биомасса выше таковой сообщества N. Однако в фитоценозе *S.costatum* значения максимальной биомассы сообществ N и А при лимитирующей освещенности были близки. Такая картина может быть обусловлена тем, что некоторые водоросли растут с не меньшей, а даже с большей скоростью при ассимиляции нитратов, чем при использовании аммония (Tompson et al., 1989).

От ассимилируемого субстрата и уровня освещенности зависела также и динамика функциональных показателей сообществ, а именно: удельной (на единицу биомассы) фотосинтетической активности водорослей, максимальной относительной скорости фотосинтетического транспорта электронов, величины нефотохимического тушения. Различия в функциональных показателях сообществ водорослей, ассимилирующих ту или иную добавку, проявлялись на более ранних стадиях роста, чем различия в структурных показателях.

Сопоставление результатов трех экспериментов дает основание заключить, что структура сообществ, формирующихся после пульса азота, зависит от формы поступившего азота, освещенности, а также от исходной (до пульса) структуры сообщества и обеспеченности водорослей азотом (азотного статуса клеток). К 14 – 18 суткам роста в трех исходных фитоценозах сформировались сообщества с разной группировкой по сходству структуры (рис. 2).



Рис. 2. Схема динамики экспериментальных сообществ, росших с добавками нитратов (N), мочевины (M), глицина (G) и аммония (A) при освещенности E₁ и E₂, а также факторы, определяющие структуру сообществ и группы сходства сообществ.

Конкурентные параметры популяций беломорского фитопланктона видоспецифично зависели от источника азота, освещенности и состава фитоценоза. При каждом из четырех субстратов в сообществах, росших либо в условиях более высокой, либо низкой освещенности, есть водоросли, у которых наибольшая конкурентная способность достигается именно при использовании этого источника азота. Проиллюстрируем это утверждение на примере водоросли *S.costatum*. Она присутствовала во всех трех фитоценозах, однако лидирующее положение занимала только в 2006 г. В исходном планктоне фитоценозов *Chaetoceros* spp. и *D.brightwelii* величины абсолютной и относительной биомассы *S. costatum* были ниже таковых в 2006 г. В фитоценозе *Chaetoceros* spp. скорость роста *S. costatum* в контроле была более чем в 1.5 раза ниже, чем в 2006 г., что согласуется с большей степенью азотного лимитирования исходного сообщества. В таких условиях, несмотря на более высокую конкурентную способность, проявленную *S.costatum* в фитоценозе *Chaetoceros* spp. (рис. 3), после внесения добавок она не заняла в сообществах доминирующего положения. Скорость роста *S.costatum* в фитоценозе *D.brightwelii* была примерно такой же (E₁), или даже выше (E₂) скорости роста в 2006 г. Однако конкурентная способность *S.costatum* в присутствии более сильного конкурента *D.brightwelii* оказалась гораздо ниже конкурентной способности в 2006 г. При E₁ при всех субстратах наибольшую конкурентную способность *S.costatum* проявляла в фитоценозе *Chaetoceros* spp., наименьшую – в фитоценозе *D.brightwelii*. При этом наибольшая конкурентная способность *S.costatum* в фитоценозе *Chaetoceros* spp. отмечена в сообществах G и A, в фитоценозе *S.costatum* – в сообществах G и N, в фитоценозе *D.brightwelii* – сообществах N и M. При более низкой освещенности наибольшую конкурентную способность *S.costatum* проявляла при использовании глицина в фитоценозе *S.costatum* и при потреблении нитратов в фитоценозе *D.brightwelii*. Таким образом, при каждом из четырех субстратов *S.costatum* может проявлять наибольшую конкурентную способность. А вот то, при каком именно источнике азота конкурентная способность будет наибольшей, зависит от конкурентной способности партнеров по сообществу, освещенности и исходной (до пульса азота) структуры сообщества.

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 метаболические нужды с неодинаковой эффективностью (Fan et al., 2003), причем эффективность зависит от освещенности (Levasseur et al., 1993). Видоспецифичная зависимость конкурентных параметров водорослей от источника азота и уровня освещенности была показана на смешанных культурах водорослей (Глава 2; Ильяш, Запара, 2006).

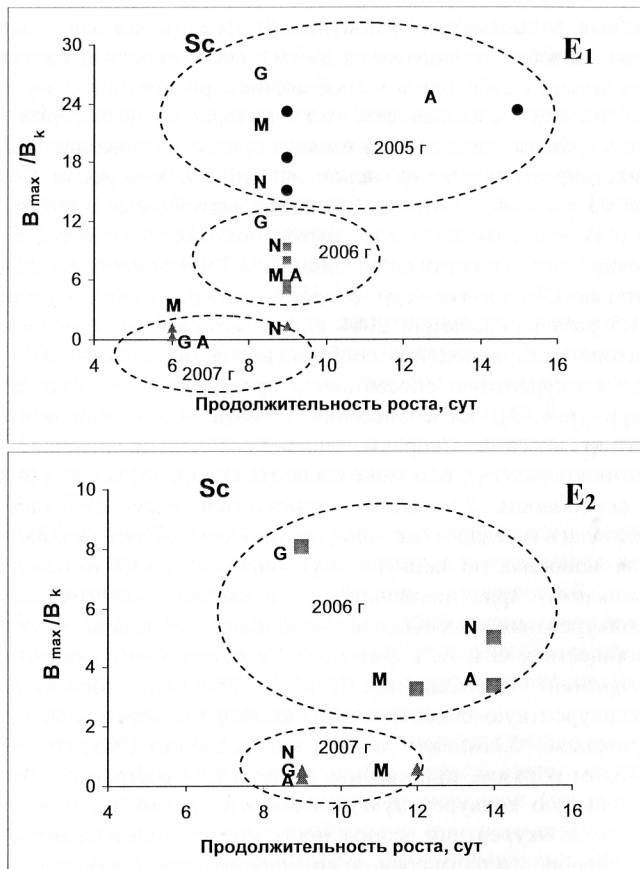


Рис. 3. Конкурентные параметры водоросли *Skeletonema costatum* в сообществах, росших с добавками нитратов (N), глицина (G), мочевины (M) и аммония (A) при освещенности E₁ и E₂ в экспериментах 2005 г., 2006 г. и 2007 г.

“Треугольное” поле жизненных стратегий (согласно классификации Раменского-Грайма) реализуется у планктонных водорослей при флуктуирующем режиме не только минеральных ресурсов, но и в случаях, когда лимитирующий ресурс доступен водорослям преимущественно в органической форме. Сопоставление ординации водорослей в “треугольном” поле жизненных стратегий по конкурентным параметрам, проявленным в трех фитоценозах, свидетельствует о видоспецифичной зависимости стратегий популяций от формы доступного азота, освещенности и видового состава сообщества. В рамках каждого из фитоценозов у ряда популяций жизненные стратегии не зависели от формы ассимилируемого азота, тогда как у других при смене ресурса в стратегии изменялось соотношение свойств патентности, виолентности и эксплерентности. При этом соотношение свойств первичных стратегий при одном и том же ресурсе у одних популяций изменялось, а у других сохранялось при смене освещенности. Также соотношение C-S-R свойств в

стратегии той или иной популяции варьировало в зависимости от состава партнеров по сообществу, и прежде всего от их конкурентных параметров, проявляемых при определенном сочетании таких факторов как источник азота и уровень освещенности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Конкуренция за лимитирующий ресурс является одним из биотических факторов, определяющих структуру фитопланктона. До настоящего времени исследования конкурентных отношений между планктонными водорослями были ограничены рассмотрением в качестве ресурсов компонентов минерального питания и световой энергии (Tilman, 1982; Sommer, 1993, 1994; Litchman, Klausmeyer, 2001). Анализ взаимодействия морских планктонных водорослей в смешанных накопительных культурах при использовании мочевины в качестве источника азота показал, что между популяциями водорослей существуют конкурентные отношения и за органические ресурсы. При этом соотношение конкурентных параметров водорослей при обеспеченности органическим и минеральным азотом зависели как от источника азота, так и уровня освещенности. Более того, от формы доступного ресурса может зависеть характер взаимодействия между популяциями.

Результаты трех обогатительных экспериментов с фитопланктоном Белого моря, проведенных в летне-осенний период, показали наличие конкурентных отношений между популяциями водорослей за лимитирующий ресурс в органической форме. Фитопланктон, использовавшийся в качестве исходного материала для экспериментальных сообществ, в трех экспериментах различался по видовому составу, обилию и по обеспеченности клеток азотом. После пульса азота (внесение добавок азота в любой форме) обилие водорослей возрастало, и изменялась структура сообществ. Структура сообществ, формирующихся после пульса азота, зависит от формы доступного азота, освещенности, а также от исходной структуры сообщества и обеспеченности клеток азотом в исходном сообществе. Конкурентные параметры популяций водорослей и проявляемые ими свойства первичных жизненных стратегий видоспецифично зависели от формы доступного азота, освещенности, исходной структуры сообщества и обеспеченности клеток азотом в исходном сообществе. У одних водорослей конкурентная способность была выше при обеспеченности минеральным азотом, у других – при росте с использованием органических азот содержащих субстратов. При этом соотношение конкурентных параметров при органическом и минеральном источниках азота у большинства водорослей изменялось в зависимости от освещенности. 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 проявлялась и по отношению к органическим субстратам – у одних популяций конкурентная способность была выше при росте с использованием глицина, у других – при ассимиляции мочевины. Такая видоспецифичная зависимость конкурентной способности водорослей говорит о том, что изменение в природных экосистемах относительного содержания тех или иных субстратов в общем пуле

растворенного органического азота на фоне флуктуаций освещенности может приводить к изменению структуры фитопланктона. При этом видоспецифичная зависимость конкурентных параметров водорослей от освещенности может обуславливать неоднородность структуры природного фитопланктона по глубине. 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 (Antia et al., 1991). Возможно, благодаря этим различиям и снижению интенсивности конкуренции за минеральный азот достигается сосуществование разных популяций фитопланктона при дефиците минерального ресурса.

Возможность проявления конкуренции за органический азот в природных условиях зависит от способности водорослей ассимилировать органические субстраты при их природных концентрациях, а также конкурентными отношениями с бактериопланктоном – основным потребителем растворенного органического вещества. Для ряда водорослей показана способность потреблять аминокислоты при концентрациях, соответствующих природным (Flynn, Syrett, 1986). Предполагают, что при конкурентных отношениях за аминокислоты фито- и бактериопланктон обладают примерно равными возможностями (Saks, Kahn, 1979). У водорослей константы полунасыщения, характеризующие потребление мочевины, варьируют в пределах, соответствующих концентрациям этого субстрата в природных водах (Antia et al., 1991) и ниже таковых у бактериопланктона (Jahns et al., 1988). Высокие скорости потребления природным фитопланктоном на протяжении всего вегетационного сезона добавок мочевины и аминокислот (Bronk, Glibert, 1993; Mulholland et al., 2002, 2004), или смеси содержащих азот органических субстратов (Ильяш и др., 1997) также косвенно свидетельствуют о значимой роли конкуренции за органический азот в формировании структуры сообщества планктонных водорослей.

Подводя итог вышесказанному, следует заключить, что при сезонном тренде относительного обилия органических и минеральных субстратов в общем пуле растворенного азота, а также при варьировании относительного содержания тех или иных азот содержащих органических субстратов, изменение конкурентной способности популяций при эксплуатации минерального и органического азота могут играть значимую роль в сезонной динамике фитопланктонного сообщества наряду с другими биотическими и абиотическими факторами.

ВЫВОДЫ

1. В обогатительных экспериментах с лабораторными и природными сообществами планктонных водорослей выявлена зависимость динамики структуры и функциональных параметров сообществ от формы (органической или минеральной) доступного азота.
2. Структура сообществ, формирующихся после пульса азота, зависит от формы доступного азота, освещенности, а также от структуры сообщества и обеспеченности клеток азотом до поступления ресурса. Различия в функциональных показателях сообществ, ассимилирующих разные азот содержащие субстраты, проявлялись на более ранних стадиях роста, чем различия в их структуре.

3. При доступности азота в органической форме взаимодействие между популяциями водорослей соответствует эксплуатационной конкуренции. Конкурентные параметры водорослей видоспецифично зависели от источника азота, уровня освещенности и состава сообщества. У одних водорослей конкурентная способность была выше при использовании минерального азота, у других – при ассимиляции органического азота.

4. “Треугольное” поле жизненных стратегий (согласно классификации Раменского-Грайма) реализуется у планктонных водорослей при флуктуирующем режиме не только минеральных ресурсов, но и в случаях, когда лимитирующий ресурс доступен преимущественно в органической форме. Проявляемые водорослями свойства первичных жизненных стратегий зависят от формы доступного азота, освещенности и состава сообщества.

5. В зависимости от формы доступного ресурса может изменяться характер взаимодействия между популяциями. При использовании азота мочевины эксплуатационная конкуренция являлась единственным путем взаимодействия популяций динофитовой водоросли *Amphidinium carterae* и диатомеи *Pseudo-nitzschia delicatissima*, тогда как при ассимиляции нитратов эксплуатационная конкуренция дополнялась аллелопатическими взаимодействиями. Водоросль *A. carterae* выделяла экзометаболические, подавляющие фотосинтетическую активность и рост *P. delicatissima*.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК:

1. Ильяш Л.В., Запара Е.В. Конкуренция двух морских диатомовых водорослей за азот мочевины и нитратов при трех уровнях освещенности // Журн. общей биологии. 2006. Т. 67. № 6. С. 464-475.
2. Запара Е.В., Белевич Т.А., Ильяш Л.В. Конкурентные отношения между планктонными водорослями Белого моря при разных источниках азота // Журн. общей биологии. 2007. Т. 68. № 3. С. 195-204.
3. Запара Е.В., Белевич Т.А., Ильяш Л.В. Конкурентные параметры планктонных водорослей Белого моря при эксплуатации органического и минерального азота // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2008. Т. 113. Вып. 3. С. 43-49.
4. Белевич Т.А., Запара Е.В., Ильяш Л.В. Взаимодействие между планктонными водорослями при разных источниках азота // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 4. С. 379 – 386.
5. Ильяш Л.В., Запара Е.В., Белевич Т.А. Структура сообщества планктонных водорослей Белого моря в зависимости от обеспеченности азотом в окисленной или восстановленных формах и уровнях освещенности // Вестник Московск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2010. В печати

Материалы конференций и тезисы:

1. Запара Е.В., Осипов В.В. Динамика флуоресцентных параметров диатомовой водоросли *Thalassiosira weissflogii* в зависимости от источника азота в условиях дефицита световой энергии // Человечество и

окружающая среда. Сборник материалов международной научно-практической конференции МГУ-СУНИ, 26-28 октября 2004 г. М.: МГУ, 2004. С. 108-112.

2. **Запара Е. В.** Морфологическая изменчивость *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden (Bacillariophyta) при ассимиляции мочевины и нитратов // Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей: Сб. тез. 9 школы диатомологов России и стран СНГ. Под ред. С.И. Генкала. Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Борок, 2005. С. 13-14.
3. **Запара Е. В.,** Белевич Т.А. Зависимость структуры сообщества морских планктонных водорослей от источника азота // Материалы X научной конференции Беломорской биологической станции МГУ: Сборник статей. М.: Изд-во «Гриф и К», 2006. С. 135 -138.
4. **Запара Е.В.,** Осипов В.В. Динамика численности и флуоресцентных параметров *Pseudo-nitzschia delicatissima* в зависимости от источника азота в условиях дефицита световой энергии // IX Съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18 – 22 сентября 2006 г.), тезисы докладов, т. I. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 169.
5. **Запара Е.В.** Структура сообщества планктонных водорослей Белого моря при разных источниках азота и уровнях освещённости // Экологические исследования беломорских организмов (Материалы 2-й Международной конференции). 18-22 июля 2007 г., м. Каргеш. – СПб, ЗИН РАН, 2007. С. 45 – 46.
6. **Запара Е.В.,** Белевич Т.А. Структура сообщества планктонных водорослей Белого моря при обеспеченности органическим и минеральным азотом // Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей: материалы X Международной научной конференции диатомологов стран СНГ, г. Минск 9-14 сентября 2007 года. Бел. гос. пед. университет им. М. Танка; редкол. Н.В Науменко [и др]; отв. ред. Г.К. Хурсевич, А.А Свирид - Минск: БГПУ, 2007. С. 75-77
7. **Запара Е.В.,** Белевич Т.А., Ильяш Л.В. Структура сообщества планктонных водорослей Белого моря при разных источниках азота и уровнях освещенности // Современные проблемы альгологии: Материалы международной конференции и VII Школы по морской биологии (9-13-2008 г., г. Ростов-на-Дону). Ростов-на-Дону: Изд-во РАН, 2008. С. 153-156.

Статьи в сборниках:

1. **Запара Е. В.** Взаимодействие морских планктонных водорослей *Thalassiosira weissflogii* и *Pseudo-nitzschia delicatissima* при ассимиляции мочевины и нитратов // Биотехнология – охране окружающей среды. Сборник научных студенческих работ (под ред. Проф. Садчикова А.П., д.б.н. Котелевцева С.В.). М.: Изд-во ООО «Графикон-принт», 2005. С. 160-163.
2. Ильяш Л.В., **Запара Е.В.** Способы оценки конкурентных параметров водорослей при смешанном накопительном культивировании // Доклады

Московского общества испытателей природы. Том. 36 (ред. Садчиков А.П.). М.: Изд-во ООО «Графикон-принт», 2005. С. 57-59.

3. **Запара Е. В.** Отклик диатомеи *Cylindrotheca closterium* в составе природного фитопланктона Белого моря на обогащение минеральным и органическим азотом в экспериментальных системах // Доклады Московского общества испытателей природы. Том. 38: Биотехнология – охране окружающей среды (под ред. проф. Садчикова А.П., д.б.н. Котелевцева С.В.). М.: Изд-во ООО «Графикон», 2006. С. 88-89.