

УДК 582.273:581.13

И.Н. ЧУБЧИКОВА¹, В.А. СИЛКИН², И.К. ЕВСТИГНЕЕВА¹¹Ин-т биологии южных морей НАНУ, 99011 Севастополь, пр. Нахимова, 2, Украина²Ин-т физиологии растений РАН, 127276 Москва, ул. Ботаническая, 35, Россия

ОСОБЕННОСТИ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ МОРСКОЙ КРАСНОЙ ВОДОРОСЛИ *GELIDIUM LATIFOLIUM* (GREV.) BORN. ET THUR. В НАКОПИТЕЛЬНОЙ КУЛЬТУРЕ

Исследовали потоки неорганического азота и фосфора у черноморской агаросодержащей красной макрородоросли *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. при выращивании ее в накопительной культуре в периодическом режиме питания. За 20 сут культивирования биомасса *G. latifolium* возросла с 1,33 до 2,88 (при температуре 15,5 °C) и 3,41 г сухой массы (при 21,5 °C). Кривые накопления биомассы хорошо аппроксимировались экспоненциальной функцией; показатели экспоненты позволили рассчитать время удвоения биомассы: 13 сут при температуре 15,5 °C и 12 сут при 21,5 °C. Снижение концентрации биогенов в питательной среде описывается экспоненциальной зависимостью. Удельные характеристики поглощения фосфора и азота уменьшались в процессе культивирования. Удельная скорость поглощения фосфора была выше при температуре 21,5 °C, чем при 15,5 °C. Поглощение азота в форме нитрата протекало интенсивнее при температуре 15,5 °C, чем при 21,5 °C в течение всего эксперимента. До 8-х суток эксперимента удельная скорость поглощения нитратов изменялась незначительно, затем резко понижалась. Одновременно с поглощением нитратов происходило выделение в среду нитритов, причем при температуре 21,5 °C с большей удельной скоростью, чем при 15,5 °C. Кривые, отражающие изменение удельной скорости выделения нитритов, имели одновершинный характер с максимумом на 8-е сутки.

Ключевые слова: *Gelidium latifolium*, макрофиты, фотопректор, накопление биомассы, минеральное питание, биогены, фосфаты, нитраты, нитриты, удельная скорость поглощения.

Введение

Для получения устойчивой культуры макрофитов необходимо определить потоки вещества и энергии, которые не лимитировали бы процесс роста биомассы. Существуют два различных способа организации этих потоков. Первый – непрерывное питание – основан на постоянном добавлении свежей питательной среды в систему культивирования водоросли (Силкин и др., 1992). При втором способе используется способность клеток накапливать минеральные элементы, а затем расходовать их на ростовые процессы. Применение второго способа предусматривает наличие двух разных систем и двух разных сред: среда для культивирования, в которой отсутствуют определенные элементы питания, и среда для их накопления, в которой они присутствуют.

Для того, чтобы рассчитать время заполнения внутриклеточного пула, необходимо знать кинетические закономерности, которым подчиняется процесс накопления элементов питания. Большое значение имеет также частота заполнения пула, которая рассчитывается таким образом, чтобы внутриклеточное

содержание элемента не лимитировало рост водоросли. Эти две составляющие определяют поток элементов минерального питания, приходящийся на единицу биомассы в фотореакторе.

Формализация кинетики обменных процессов макрофитов основана на использовании уравнения Михазлиса-Ментен, отражающего зависимость скорости поглощения элемента от его концентрации в среде (D'Elia, DeBoer, 1978; Haines, Wheeler, 1978; Topinka, 1978; Егоров и др., 1982; Поликарпов, Егоров, 1986; Силкин, Хайлов, 1988). Этот подход позволил выражать кинетические параметры поглощения биогенов через коэффициенты уравнения.

Известно, что количественные характеристики потоков элементов минерального питания могут меняться в процессе онтогенеза в результате изменения кинетических параметров поглощения. Этот факт имеет важное значение для организации интенсивной культуры водорослей и понимания механизмов функционирования экосистем, включающих макроводоросли. Эта проблема может быть решена только с использованием лабораторных культур водорослей с высокой степенью контролирования потоков вещества и энергии.

В странах Южной Европы, Азии, Африки, Северной и Центральной Америки, где многие виды *Gelidium* используют в качестве источника агара, изучают в основном ростовые характеристики и вегетативное размножение *Gelidium*, содержание и качество агара; доля физиологических исследований невелика (Macler, 1983; Carter, Anderson, 1986; Rico, Fernandez, 1996; Rodriguez, 1996; Sousa-Pinto et al., 1999). В отечественной литературе отсутствуют сведения о закономерностях минерального питания черноморского гелидиума в природных условиях и в эксперименте.

Цель данной работы – определить потоки нитратного азота и минерального фосфора при выращивании *Gelidium* в накопительной культуре. Для этого дана количественная оценка поглощенного азота и фосфора и их усвоение в процессе роста, а также оценка процесса выделения нитритов в общем балансе азотного обмена.

Материалы и методы

Объектом исследования была морская красная водоросль *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur., которая обитает в прибрежной части Черного моря на скальных и каменистых грунтах, раковинах, водорослях на глубине 0,5–11 м (Зинова, 1967).

Талломы водоросли собирали в бухте Карантинная (район г. Севастополя) на глубине 0,5 м со скал и валунов в мае 1994 г., а опыты проводили в июне. Водоросли после очистки от эпифитов помещали в стеклянные стаканы с морской водой (объем 4 л), взятой в 10 милях от берега, что обеспечивало ее чистоту и близкое к нулю содержание азота и фосфора. Температура воды была 15,7–26,8 °С. Водоросли освещали лампами ДРЛ (интенсивностью около 30 Вт·м⁻² ФАР), перемешивали продувкой воздухом. Воду меняли один раз в сутки.

При выборе способа культивирования мы исходили из того, что каждый вид водорослей приспособлен к условиям своего местообитания. Для самой мелководной части литорали, где распространена данная водоросль, характерно периодическое кратковременное осушение (прибой) и гораздо более значи-

тельные, чем в глубоководной части, колебания содержания питательных веществ. Эспиноза и Чапман (Espinosa, Chapman, 1983) на примере ламинарии показали, что водоросли, обитающие в условиях недостатка или значительных колебаний содержания нитратного азота, демонстрируют более высокие скорости его поглощения, чем водоросли из районов, обеспеченных азотом. Кроме того, Беляев и Силкин (Беляев, Силкин, 1997) на основании исследования ростовых характеристик *G. latifolium* предложили периодический режим обеспечения этой водоросли элементами минерального питания в качестве способа ее выращивания в условиях интенсивной культуры. Эти данные послужили основанием для выбора второго способа культивирования этой водоросли в данном исследовании.

Фрагменты талломов *G. latifolium* (по 4 г сырой биомассы, что соответствует 1,13 г сухой биомассы) помещали в два фотопрессора с морской водой (объем 1,5 л), в которой содержание азота и фосфора было близко к аналитическому нулю. Интенсивность света на поверхности фотопрессора составляла 30–40 $\text{Вт}\cdot\text{м}^{-2}$, заданная температура в одном фотопрессоре была 15,5 °C, в другом – 21,5 °C. Это позволяло изучить влияние температуры на рост водоросли и скорость поглощения азота и фосфора фрагментами ее талломов.

В опытах применяли периодический режим питания водорослей, для чего один раз в двое суток их помещали на 2 ч в питательную среду, обогащенную биогенами, объемом 500 мл, где концентрация азота составляла 21,6 $\text{мг}\cdot\text{l}^{-1}$, а фосфора – 3,6 $\text{мг}\cdot\text{l}^{-1}$. В качестве источников элементов питания использовали NaNO_3 и $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$. О поглощении биогенов в ходе двухчасовой экспозиции судили по изменению их содержания в питательной среде. Для этого определяли начальное, промежуточное (через 1 ч) и конечное (через 2 ч) содержание азота и фосфора в среде. Изменение биомассы *G. latifolium* в процессе эксперимента, а также изменение скорости поглощения нитратного азота и фосфора и выделения нитритного азота измеряли в начале эксперимента, через 4; 8; 14 и 20 суток. Содержание фосфора определяли по методу Морфи-Райли, содержание нитритов – с помощью реактива Грисса, нитратов – методом восстановления до нитритов в кадмевой колонке (Методы ..., 1988).

Каждое измерение проводили в двух повторностях. Статистическую обработку результатов осуществляли по общепринятым методам (Гринин и др., 2003); доверительные интервалы на графиках рассчитывали с использованием доверительной вероятности 0,90.

Результаты

Закономерности роста *G. latifolium* в накопительной культуре. Для выявления закономерностей роста водоросли при периодическом способе питания и определения факторов, влияющих на ростовые и обменные процессы, *G. latifolium* культивировали в накопительном режиме при разных температурах (рис. 1).

За 20 дней культивирования биомасса водоросли достигла более 10 г сырой биомассы (2,88 г сухой биомассы) при температуре 15,5 °C и более 12 г сырой биомассы (3,41 г сухой биомассы) при 21,5 °C. Кривые накопления биомассы хорошо аппроксимировались экспоненциальной функцией, поэтому гипотезу об экспоненциальном характере роста водоросли использовали для сравнения интенсивностей продукционных процессов. Уравнения регрессии

показаны на рис. 1. Показатель экспоненты выше у кривой роста при температуре 21,5 °C, однако различия недостоверны. Тем не менее, показатель экспоненты, отражающий максимальное (для заданных условий) значение удельной скорости роста водоросли, можно использовать для расчета минимального времени удвоения ее биомассы (Перт, 1978). В условиях данного эксперимента оно составляло 13 сут при температуре 15,5 °C и 12 сут при 21,5 °C. Реальное время удвоения биомассы, рассчитанное с использованием значений удельной скорости роста *G. latifolium* в течение 20-суточного эксперимента, составило 14,8 и 12,6 сут (при температуре 15,5 °C и 21,5 °C соответственно).

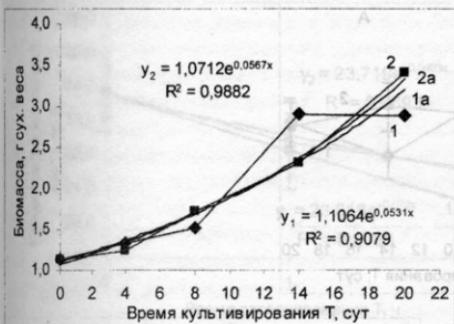


Рис. 1. Динамика роста *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. в накопительной культуре при температурах 15,5 (1), 21,5 °C (2) и аппроксимация данных с помощью экспоненциальной функции (1a и 2a – экспоненциальные кривые).

Рис. 2. Динамика концентрации фосфора в концентрированной питательной среде при поглощении его *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. на 4-е сутки культивирования при температурах 15,5 (1) и 21,5 °C (2) и аппроксимация данных с помощью экспоненциальной функции



Закономерности поглощения фосфора *G. latifolium* при периодическом способе питания. Экспериментальные данные по убыванию фосфора из питательной среды, обогащенной биогенами, за 2 ч экспозиции на 4-е сутки культивирования показаны на рис. 2. Мы приняли гипотезу об экспоненциальном характере снижения содержания фосфора в питательном растворе, поэтому кривые изменения концентрации фосфора в растворе аппроксимировали экспоненциальной функцией. Уравнения экспоненты приведены на рисунке, а показатели функции можно использовать в качестве оценки скорости поглощения фосфора при заданных температурах.

На рис. 3, A отражена динамика удельной скорости поглощения фосфора на протяжении 20-суточного эксперимента, рассчитанной для первого часа

экспозиции *G. latifolium* в обогащенной среде. В начале эксперимента при температурах 15,5 и 21,5 °C образцы водоросли показывали удельную скорость поглощения фосфора, равную, соответственно, 44,3 и 62,0 мкг·г⁻¹·ч⁻¹; на 4-е сутки она возросла до 120,3 и 168,0 мкг·г⁻¹·ч⁻¹. Со временем наблюдалась тенденция к снижению значений этого параметра, который на 20-е сутки культивирования составил, соответственно, 86,8 и 82,6 мкг·г⁻¹·ч⁻¹. В среднем удельные скорости поглощения фосфора при температуре 21,5 °C выше, однако большая ошибка опытов не позволяет говорить о достоверности этих различий.

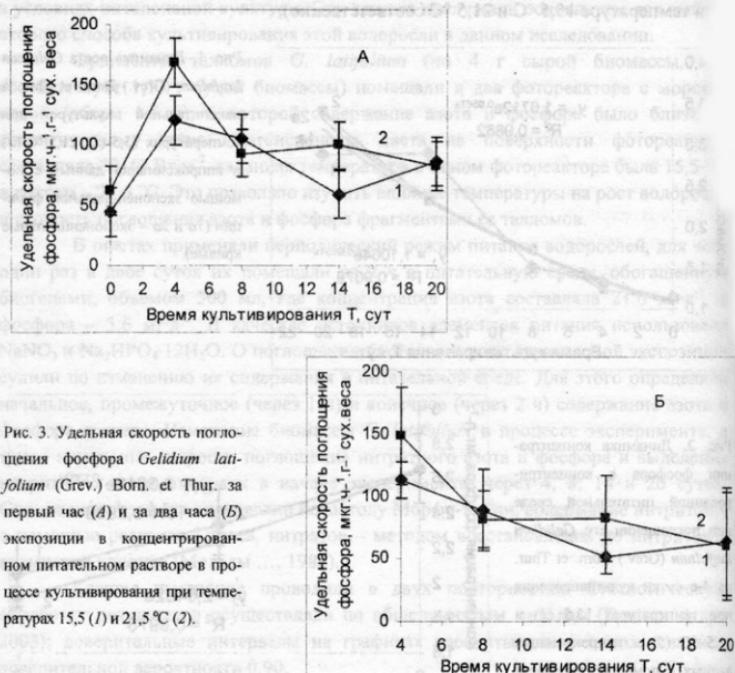


Рис. 3. Удельная скорость поглощения фосфора *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. за первый час (A) и за два часа (B) экспозиции в концентрированном питательном растворе в процессе культивирования при температурах 15,5 (1) и 21,5 °C (2).

Удельная скорость поглощения фосфора, рассчитанная по убыванию концентрации за 2 ч поглощения, имеет аналогичную тенденцию снижения во времени (рис. 3, Б). Если на 4-е сутки культивирования ее значения составляли 113 и 148 мкг·г⁻¹·ч⁻¹ (при температурах, соответственно, 15,5 и 21,5 °C), то на 20-е сутки удельная скорость поглощения снижалась до 64,0 и 61,6 мкг·г⁻¹·ч⁻¹ соответственно (см. рис. 3, Б). При температуре 21,5 °C наблюдали более высокие значения этого параметра, однако эти различия не достоверны, за исключением значений на 14-е сутки выращивания.

В течение 1-го часа двухчасовой экспозиции *G. latifolium* поглощает фосфор более активно. Так, на 4-е сутки эксперимента за первый час было поглощено 53,3 и 56,8 % поглощенного фосфора, а на 14-е сутки – 56,7 и 60,5 % (при температурах 15,5 и 21,5 °C соответственно).

Закономерности поглощения нитратного азота *G. latifolium* при периодическом способе питания. Изучение закономерностей поглощения нитратов водорослью проводили в экспериментальных условиях, описанных в предыдущем разделе. На рис. 4 приведены экспериментальные данные по изменению концентрации нитратной формы азота на 4-е сутки культивирования. Кривые изменения концентрации нитратного азота в питательной среде аппроксимировали также экспоненциальной функцией. Уравнения экспоненты приведены на рисунке, а показатели функции можно использовать в качестве оценки скоростей поглощения азота при заданных температурах за 2 ч экспозиции.

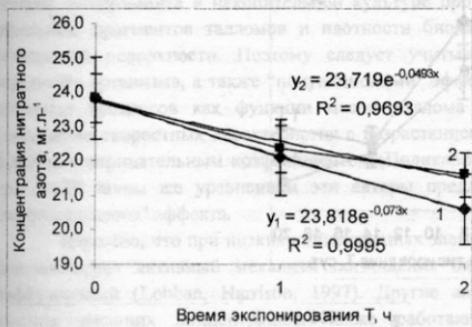


Рис. 4. Динамика концентрации нитратов в концентрированной питательной среде при поглощении ими *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. на 4-е сутки культивирования при температурах 15,5 (1) и 21,5 °C (2) и аппроксимация данных с помощью экспоненциальной функции.

На рис. 5, А показано изменение удельной скорости поглощения нитратного азота во время эксперимента в течение 1-го часа экспозиции. Поглощение азота протекало с удельной скоростью 664 и 575 мкг·г⁻¹·ч⁻¹ в первый день культивирования и уменьшилось до 347 и 179 мкг·г⁻¹·ч⁻¹ на 2-е сутки (при температурах 15,5 и 21,5 °C соответственно). Несмотря на то, что рассчитанные значения удельной скорости поглощения нитратов для опытов с разной температурой среды показывают более высокую интенсивность процесса поглощения при температуре 15,5 °C, эти различия достоверны только на 20-е сутки эксперимента (см. рис. 5, А).

Удельные скорости поглощения нитратного азота, рассчитанные за 2 ч экспозиции в питательной среде, имеют меньшие абсолютные значения, чем за первый час (рис. 5, Б). Сравнение значений этого параметра за первый и второй часы экспозиции показывает, что в начале поглощения интенсивность процесса выше. Во второй час экспозиции значения параметров поглощения снижаются от 654 до 564 и от 592 до 304 мкг·г⁻¹·ч⁻¹ на 4-е сутки эксперимента, от 347 до 132 и от 179 до 97 мкг·г⁻¹·ч⁻¹ на 20-е сутки при 15,5 и 21,5 °C соответственно.

Выделение нитритов в процессе культивирования *G. latifolium*. Для понимания механизмов усвоения нитратов исследовали количественные характеристики выделения нитритов как промежуточной стадии процесса ассимиляции азота. С этой целью регистрировали содержание нитритов в питательном растворе в начале экспозиции и через 2 ч. Измерения проводили на 4-е, 8-е, 14-е и 20-е сутки культивирования водоросли, затем рассчитывали удельную скорость выделения нитритов (рис. 6).

Как видно из рис. 6, удельная скорость выделения нитритов при температуре 21,5 °C выше, чем при 15,5 °C, однако достоверные различия отмечены только на 8-е сутки. В то же время этот параметр изменяется в процессе выращивания и кривая, отражающая динамику, носит одновершинный характер с максимумом на 8-е сутки ($2,47$ и $3,56 \text{ мкг}\cdot\text{ч}^{-1}\cdot\text{г}^{-1}$ при температурах 15,5 и 21,5 °C соответственно). Далее значения этого параметра снижаются, особенно при температуре 15,5 °C.

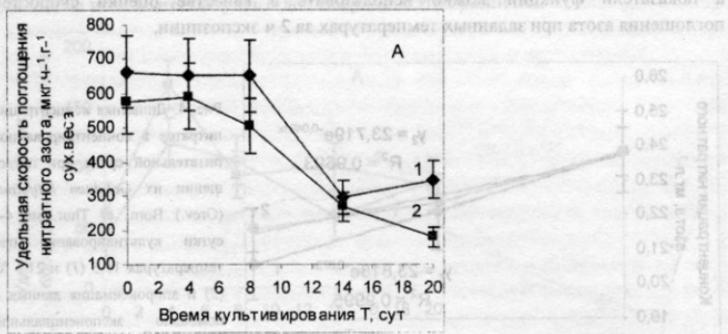


Рис. 5. Удельная скорость поглощения нитратов *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. за первый час (A) и за два часа (Б) экспозиции в концентрированном питательном растворе в различные дни культивирования при температурах 15,5 (1) и 21,5 °C

(2).

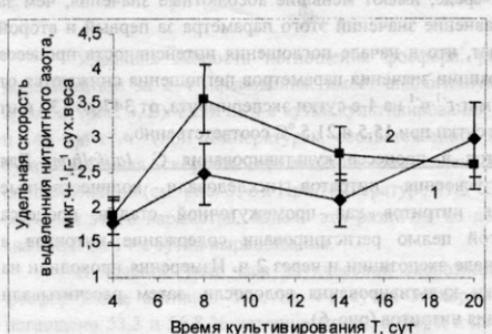
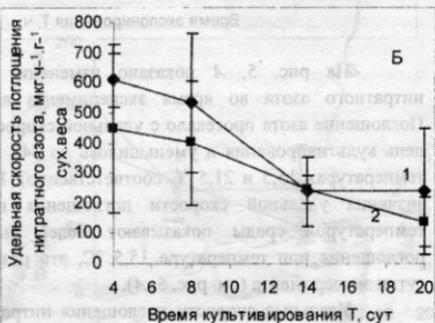


Рис. 6. Удельная скорость выделения нитритов *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. за два часа экспозиции в концентрированном питательном растворе в процессе культивирования при температурах 15,5 (1) и 21,5 °C (2).

Обсуждение

В наших экспериментах изменение температуры с 15,5 до 21,5 °С приводит к повышению продукционных возможностей *G. latifolium* и выбранный периодический режим обеспечения азотом и фосфором не лимитирует рост биомассы водоросли. На это же указывает и оценка минимального времени удвоения биомассы для температуры 21,5 °С, равная 12 сут.

В процессе роста водоросли существенно снижается удельная скорость поглощения азота и фосфора, рассчитанная на единицу биомассы, поскольку в течение эксперимента в накопительной культуре происходит увеличение массы отдельных фрагментов талломов и плотности биомассы на единицу площади освещаемой поверхности. Поэтому следует учитывать изменения на уровне отдельного организма, а также "популяционный" эффект. На изменение скорости обменных процессов как функции массы таллома указывали ранее, причем уменьшение скоростных характеристик с возрастанием массы следует степенной функции с отрицательным коэффициентом (Поликарпов, Егоров, 1986; Хайлов и др., 1992); таким же уравнением эти авторы предлагают описывать влияние "популяционного" эффекта.

Известно, что при низких концентрациях элементов в среде у макрофитов функционирует активный механизм поглощения биогенов, а при высоких – диффузионный (Lobban, Hartison, 1997). Другие авторы считают, что и при высоких внешних концентрациях также работают ферменты – активные переносчики ионов. Так, на бурий морской водоросли фукус Кордильо с соавт. (Cordillo et al., 2002) показали наличие двухфазных кривых зависимости удельной скорости поглощения фосфора от его концентрации в среде, т.е. зафиксировали существование двух ферментных систем с двумя различными константами полусыщения и максимальными удельными скоростями поглощения в различных диапазонах концентраций фосфора. Используемые в наших экспериментах концентрации фосфора следует отнести к высоким, поскольку они практически на порядок превышают известные для красных водорослей константы полусыщения (Martinez, Rico, 2004). В нашем случае наиболее вероятным следует признать функционирование активных переносчиков фосфора, содержание которых в биомассе снижается в процессе культивирования.

Аналогичные предположения можно сделать и относительно поглощения азота. Выбранные нами концентрации нитратного азота практически на два порядка превышают известные в литературе константы полусыщения для красных водорослей (Phillips, Hurd, 2004). В первый час экспозиции, когда концентрация азота в среде очень высока, могут преобладать диффузионные механизмы поглощения элемента. В течение второго часа экспозиции с уменьшением концентрации азота вне клетки и, соответственно, возрастанием ее в клетке, основную роль в процессе поглощения играет механизм усвоения нитратов за счет работы фермента нитратредуктазы (Syrett, 1981). Исходя из этого, можно предположить, что скорость поглощения нитратов за второй час экспозиции может отражать истинную интенсивность работы этого фермента. Двух часов недостаточно для синтеза новых структур нитратредуктазы и, следовательно, способность водоросли поглощать нитратный азот в течение второго часа

экспозиции является косвенным показателем активности этого фермента, отражающим физиологическое состояние водоросли до опыта.

Чтобы объяснить сложный характер динамики удельной скорости выделения нитритов в процессе выращивания, необходимо рассматривать этот процесс одновременно с процессом поглощения нитратов. Как отмечено выше (см. рис. 5, А, Б), скорость поглощения нитратов остается примерно одинаковой до восьмого дня выращивания. Можно предположить, что для этого периода эксперимента характерна стабильность параметров функционирования нитратредуктазы. Интенсивность процесса выделения нитритов возрастает, по-видимому, за счет снижения активности нитратредуктазы, очевидно, из-за более низкой скорости синтеза нитратредуктазы по сравнению со скоростью синтеза нитритредуктазы (Sutett, 1981). Более высокие значения скорости выделения нитритного азота (в 1,1-1,4 раза) при температуре 21,5 °С можно объяснить либо изменением констант химического равновесия реакций усвоения нитритов, либо уменьшением скорости синтеза нитратредуктазы в этих условиях. Однако наиболее вероятным, на наш взгляд, объяснением снижения как удельных скоростей поглощения азота и фосфора, так и скорости выделения нитритного азота, может быть изменение биохимического состава биомассы в процессе онтогенеза.

С функциональной точки зрения ткани, образующие талломы водорослей, можно разделить на ассимиляционные и гетеротрофные. С возрастом в составе биомассы талломов макрофитов наблюдается сдвиг в сторону преобладания углеводов (Мессинева, 2003). Так, например, у бурых водорослей с увеличением возраста таллома происходит относительное уменьшение массы ассимиляционных тканей (Камнев, 1987). В процессе роста и развития фрагментов талломов *G. latifolium* в них также происходит образование тканей, в которых углеводы являются основными структурными компонентами. Поэтому, возможно, содержание ферментов, обеспечивающих усвоение азота и фосфора, на единицу веса ассимиляционных тканей остается постоянным или несущественно изменяется в онтогенезе. Но, поскольку доля ассимиляционных тканей в биомассе уменьшается, наблюдается снижение относительного содержания ферментов (в расчете на единицу биомассы), что приводит к уменьшению такого показателя, как удельная скорость поглощения этих элементов.

Проведенные исследования показали незначительное влияние выделения нитритов на количественные характеристики поглощения азота, поскольку величины, характеризующие поглощение нитратного азота, на два порядка выше, чем величины, характеризующие выделение нитритного азота. Это означает, что при заданных условиях практически весь поглощенный клетками *G. latifolium* азот включается в процесс биосинтеза и при расчете потоков азота на единицу синтезированной биомассы водоросли процессом выделения нитритов можно пренебречь. Он лишь играет роль своеобразного индикатора состояния системы усвоения азота.

Выводы

Процесс накопления биомассы *G. latifolium* при 21,5 °С происходит интенсивнее, чем при 15,5 °С. Кривые роста хорошо аппроксимируются экспо-

ненициальной функцией. Реальное время удвоения биомассы составляет 14,8 сут при температуре 15,5 °C и 12,6 сут при 21,5 °C. Минимальное расчетное время удвоения биомассы водоросли для стадии экспоненциального роста при настоящих условиях культивирования оценивается как 13 сут при температуре 15,5 °C и 12 сут при 21,5 °C.

При температуре 21,5 °C удельные скорости поглощения фосфора выше, чем при 15,5 °C, в то время как нитратный азот поглощается водорослью быстрее при температуре 15,5 °C. В ходе эксперимента со временем значения удельных скоростей поглощения фосфора и нитратного азота снижаются, причем при поглощении фосфора этот процесс идет быстрее при 15,5 °C, чем при 21,5 °C, а при поглощении нитратного азота - наоборот.

В процессе экспонирования водорослей в питательном растворе удельная скорость поглощения фосфора и нитратного азота выше в течение первого часа, чем второго.

Удельная скорость выделения нитритного азота выше при температуре 21,5 °C, чем при 15,5 °C. Максимальных значений она достигает на 8-е сутки эксперимента и далее снижается. Существенного значения в балансе азота процесс выделения нитритов не играет.

Выбранный периодический режим снабжения водоросли азотом и фосфором является благоприятным для данного вида и позволяет обеспечить нелимитированный по этим элементам рост ее биомассы.

I. N. Chubchikova¹, V. A. Silkin², I. K. Evstigneyeva³

¹A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, NAS of Ukraine

2, Nakhimov av., 99011 Sevastopol, Crimea, Ukraine

³K.A. Timiryazev Institute of Physiology of Plants, RAS

35, Botanicheskaya, 127276 Moscow, Russia

CHARACTERISTICS OF MINERAL NUTRIMENT OF RED SEAWEED *GELIDIUM LATIFOLIUM LATIFOLIUM* (GREV.) BORN. ET THUR. IN BATCH CULTURE

Flows of inorganic nitrogen and phosphorus of agar-containing red macrophyte from the Black Sea *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. in the experiment in batch culture under periodical nutrient regime were investigated. During 20 cultivation days the biomass of *Gelidium* increased from 1.33 to 2.88 (at 15.5 °C) and 3.41 g of dry weight (at 21.5 °C). Biomass accumulation curves are approximated well by exponential function; exponent indices allow to calculate the biomass reduplication time: 13 days at 15.5 °C and 12 days at 21.5 °C. Biogens concentration declining in nutrient medium is described by exponential dependence. Specific phosphorus and nitrogen uptake rates decrease during cultivation. Specific phosphorus uptake rate is higher at 21.5 °C, than at 15.5 °C. Uptake of nitrogen in the form of nitrate was more intensive at 15.5 °C, than at 21.5 °C, during all experiment. Up to the 8th day of the experiment specific nitrate uptake rate changes slightly; after that it declines sharply. Nitrite excretion to medium takes place simultaneously with nitrate uptake, moreover with major specific rate at 21.5 °C, than at 15.5 °C. Curves, reflecting changes in specific rate of nitrite excretion, are single-peaked with maximum at the 8th day.

Keywords: *Gelidium latifolium*, macrophyte, photoreactor, biomass accumulation, mineral nutrient, biogens, phosphate, nitrate, nitrite, specific uptake rate.

- Белієв Б.М., Слікін В.А. Способ культивування чорноморської червоної водорості *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. // Промислова власність. Винаходи. Корисні моделі. Промислові зразки. Знаки для товарів і послуг. Сортги рослин: Офіц. біл. – 1997. – № 4. – С. 252–253.
- Гришин А.С., Орехов Н.А., Новиков В.Н. Математическое моделирование в экологии. – М.: ЮНИТИ, 2003. – 270 с.
- Егоров В.Н., Зесенко А.Я., Пархоменко А.В., Финенко З.З. Математическое описание кинетики обмена минерального фосфора одноклеточными водорослями // Гидробиол. журн. – 1982. – 18, № 5. – С. 45–50.
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – М., Л.: Наука, 1967. – 397 с.
- Камнев А.Н. Возрастные изменения структурных и физиологических характеристик буровой водоросли *Sargassum pallidum*: Автограф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1987. – 23 с.
- Мессинева Е.М. Возрастная монофизиология промысловых представителей семейства *Cystoseiraceae* морей России: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 2003. – 21 с.
- Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. – М.: ВНИРО, 1988. – 119 с.
- Перт С.Дж. Основы культивирования микроорганизмов и клеток. – М.: Мир, 1978. – 333 с.
- Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н. Морская динамическая радиохемозоология. – М.: Энергоиздат, 1986. – 176 с.
- Силькін В.А., Золотухіна Е.Ю., Бурдин К.С. Біотехнологія морських макрофітів. – М.: Ізд-во МГУ, 1992. – 151 с.
- Силькін В.А., Хайлів К.М. Біотехнологічні механізми управління в аквакультурі. – Л.: Наука, 1988. – 230 с.
- Хайлів К.М., Праздкін А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. Функціональна морфологія морських многокліточних водоростей. – Київ: Наук. думка, 1992. – 277 с.
- Carter A.R., Anderson R.J. Seasonal growth and agar contents in *Gelidium pristoides* (*Gelidiaceae, Rhodophyta*) from Port Alfred, South Africa // Bot. Mar. – 1986. – 29, N 2. – P. 117–123.
- Cordillo F.J.L., Dring M.J., Savidge G. Nitrate and phosphate uptake characteristics of three species of brown algae cultured at low salinity // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2002. – 234. – P. 111–118.
- D'Elia C.F., DeBoer J.A. Nutritional studies of two red algae. 2. Kinetics of ammonium and nitrate uptake // J. Phycol. – 1978. – 14, N 3. – P. 266–272.
- Espinosa J., Chapman R.O. Ecotypic differentiation of *Laminaria longicurvis* in relation to seawater nitrate concentration // Mar. Biol. – 1983. – 74. – P. 213–218.
- Haines K.C., Wheeler P.A. Ammonium and nitrate uptake by the marine macrophytes *Hypnea musciformis* (*Rhodophyta*) and *Macrocystis pyrifera* (*Phaeophyta*) // J. Phycol. – 1978. – 14, N 3. – P. 319–324.
- Lobban C.S., Harrison P. Seaweed ecology and physiology. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. – 366 p.
- Macler B. A. Physiology of agar production in *Gelidium* // Ibid. – 1983. – 19, N 2. – P. 6.
- Martinez B., Rico J.M. Inorganic nitrogen and phosphorus uptake in *Palmaria palmata* (*Rhodophyta*) // Ibid. – 2004. – 40, N 4. – P. 642–650.
- Phillips J.C., Hurd C.L. Kinetics of nitrate, ammonium and urea uptake by four intertidal seaweeds from New Zealand // Ibid. – N 3. – P. 534–545.
- Rico J.M., Fernandez C. Seasonal nitrogen metabolism in an intertidal population of *Gelidium latifolium* (*Gelidiaceae, Rhodophyta*) // Eur. J. Phycol. – 1996. – 31, N 2. – P. 149–155.
- Rodriguez D. Vegetative propagation by fragmentation of *Gelidium sclerophyllum* (*Gelidiales, Rhodophyta*) // Hydrobiologia. – 1996. – 326–327. – P. 361–365.
- Sousa-Pinto I., Murano E., Coelho S., Felga A., Pereira R. The effect of light on growth and agar content of *Gelidium pulchellum* (*Gelidiaceae, Rhodophyta*) in culture // Ibid. – 1999. – 398–399. – P. 329–338.
- Syrett P.J. Nitrogen metabolism of microalgae // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. – 1981. – 210. – P. 182–210.
- Topinka J.A. Nitrogen uptake by *Fucus spiralis* (*Phaeophyceae*) // J. Phycol. – 1978. – 14, N 3. – P. 241–247.

Получена 05.01.06

Подписала в печать Е.И. Шнюкова

Экология, ценология, охрана и роль водорослей в природе

АЛЬГОЛЯИЯ

УДК 582.275.39(262.5)

Г.Г. МИНИЧЕВА

Одесский филиал Ин-та биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины,

65011 Одесса, ул. Пушкинская, 37, Украина

minicheva@paco.net; minicheva@eurocom.od.ua

СОВРЕМЕННАЯ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ СООБЩЕСТВ МАКРОФИТОВ ФИЛЛОФОРНОГО ПОЛЯ ЗЕРНОВА

Рассматривается современная морфофункциональная организация сообществ макрофитов филлофорного поля Зернова по результатам двух международных рейсов 2004 и 2006 гг. Показано, что сообщества филлофоры замещаются тонко разветвленными нитчатыми водорослями (*Polysiphonia sanguinea* (Ag.) Zanard., *Feldmannia irregularis* (Kütz.) Hamel., *Desmarestia viridis* (Ag.) Zanard.), экологическая активность которых по показателям удельной поверхности в 10-40 раз выше, чем у филлофоры. Сравнительный анализ этапов морфофункциональной перестройки прибрежного фитобентоса Дунайско-Днепровского междуречья и глубоководных сообществ шельфа под влиянием эвтрофирования показал, что в настоящее время сообщества филлофоры претерпевают аналогичные перестройки, которые происходили с обществами прибрежной цистозиры в 70-80-х гг. прошлого столетия.

Ключевые слова: макрофиты, морфофункциональные показатели, филлофорное поле Зернова.

Введение

Северо-западный шельф представляет собой уникальный участок черноморской экосистемы, на котором создаются особые условия для интенсивного развития гидробионтов. Обширная платформа (более 20 000 км²) с небольшой глубиной (30-60 м); наличие твердого субстрата, минимальный перепад температур (6-10 °C) – эффект ловушки органического вещества, которое поступает со стоком трех крупных рек – Дуная, Днестра и Днепра – и осаждается в бентали. Это те основные причины, благодаря которым северо-западный шельф стал местом особо крупных скоплений красных водорослей рода *Phyllophora* Grev. Эти скопления были обнаружены в апреле 1909 г. акад. С.А. Зерновым, благодаря которому получили название филлофорного поля Зернова (ФПЗ). Первоначально площадь скоплений филлофоры оценивали приблизительно; многие авторы до середины XX ст. указывали величину 10000 км² (Воронихин, 1909; Зернов, 1909; Мейер, 1937). Наиболее точное определение площади ФПЗ было выполнено в 1951-1952 гг. – 14 850 км² (Щапова, 1954) и в 1964 – 10 925 км² (Калугина, Лачко, 1966). В тот период средние значения биомассы макрофитов составляли 1,5-2,0 кг·м⁻², а максимальные превышали 10 кг·м⁻². Общий запас филлофоры более чем 10 млн т.

Наиболее значимое антропогенное влияние на биоценозы ФПЗ оказала интенсивная эвтрофикация, которая в 70-е годы прошлого века на несколько десятилетий охватила северо-западный шельф, изменила скорость продукционных процессов, радикально преобразовала структурно-функциональную организацию сообществ (Зайцев и др., 2006).

© Г.Г. Миничева, 2007

ISSN 0868-8540

Альгология. 2007. Т. 17. № 2

Algologia. 2007. V. 17. N 2

171