

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М. В. Ломоносова

Биологический факультет

На правах рукописи

МАЛАВЕНДА
Сергей Сергеевич

Морфофизиологические особенности бурой водоросли *Fucus distichus* L. в экосистемах Баренцева моря

03.00.16 - экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2008

Работа выполнена на кафедре биологии Биологического факультета Мурманского государственного технического университета Федерального агентства по рыболовству

Научный руководитель - доктор биологических наук Е. В. Шошина

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук А.Н. Камнев
кандидат биологических наук М.Ю. Сабурин

Ведущая организация:

Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского Научного Центра
Российской Академии Наук

Защита состоится 12 декабря 2008 г. в 14.00 ч. на заседании Диссертационного совета Д 501.001.55 при Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова по адресу: 119899, Москва, Воробьевы горы, Биологический факультет, ауд 389.

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

Автореферат разослан _____ 2008 г.

Ученый секретарь Совета
кандидат биологических наук Н. В. Карташева

Введение

Актуальность. Макрофиты являются средообразующим компонентом прибрежных экосистем и служат местом обитания, нереста, нагула и убежища многих гидробионтов, включая промысловые виды. Недооценка роли первичного продукционного звена при хозяйственном освоении региона может привести к серьезным экологическим последствиям. Решение проблем рационального природопользования зоны невозможно без комплексного изучения структурно-функциональных характеристик водорослей-макрофитов, определяющих функционирование морских экосистем.

В литоральных сообществах северной Атлантики доминирующими видами являются крупные бурые водоросли – фукусовые. Наиболее широко распространенным и изученным видом является фукус пузырчатый (*Fucus vesiculosus*). Особенности биологии и экологии другого многолетнего вида, фукуса двустороннего (*Fucus distichus*,) остаются недостаточно исследованными. В Баренцевом море этот вид доминирует в среднем горизонте литорали, предпочитая прибойные места обитания. *Fucus distichus* имеет наиболее северное распространение среди фукоидов. Встречается в экосистемах арктических морей.

Цель и задачи работы. Цель работы - исследовать структурные и функциональные параметры бурой водоросли *Fucus distichus* L. в различных сочетаниях основных абиотических факторов, на организменном и популяционном уровнях в экосистемах Баренцева моря. Основные задачи состояли в следующем:

1. В исследовании изменений морфологических и физиологических параметров элементов таллома растений *Fucus distichus* разного возраста.
2. В изучении изменений морфофункциональных параметров таллома в онтогенетическом ряду в градиенте интенсивности движения воды, солёности и загрязнения.
3. В оценки изменчивости годовых приростов в градиенте интенсивности движения воды, солёности и загрязнения
4. В исследовании возрастной и размерно-массовой структуры ассоциации *Fucus distichus* в экосистемах Баренцева моря.

Научная новизна

Исследования проведены на структурном, организменном и популяционном уровнях организации. Выявлены основные закономерности формирования структуры таллома *Fucus distichus* в различных условиях среды обитания. Доказана необходимость движения воды для поддержания структурно-функциональной организации *Fucus distichus*. Выявлено изменение экологической пластичности фукуса в разных частях таллома. Показана роль *Fucus distichus* как функционального доминанта фитоценозов Баренцева моря

Практическая значимость

Материалы данной работы могут быть использованы при проведении мониторинговых исследований, оценки воздействия на окружающую среду и инженерно-экологических изысканий. Показана возможность применения коэффициентов асимметрии для оценки воздействия неблагоприятных факторов на фукусовые водоросли.

Защищаемые положения:

- Выявлено, что наибольшей физиологической активностью обладает средняя часть таллома *Fucus distichus*, степень экологической пластичности элементов таллома снижается от базальной к апикальным частям таллома.
- Доказано, что растения *Fucus distichus* с 8 и 9 ветвлениями достигают морфофизиологической зрелости. При уменьшении интенсивности движения воды удельная поверхность растений увеличивается, а при пониженной солёности – уменьшается.
- Показано, что различия по биомассе водорослей в ассоциациях *Fucus distichus* на побережье Западного и Восточного Мурмана обусловлены различной среднегодовой температурой воды.
- Установлено, что при загрязнении в ассоциациях *Fucus distichus* происходит элиминация, в молодых особей; численность растений снижается, увеличивается биомасса при этом падает уровень экологической пластичности водорослей.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы представлялись на международной научно-технической конференции «Наука и образование» (г. Мурманск, МГТУ, 2002, 2003, 2005, 2006); Международной школе молодых ученых «Адаптации гидробионтов» (г. Ростов-на-Дону, Южный Научный Центр РАН, 2005); XXIII - XXV конференциях молодых ученых Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (г. Мурманск, 2004, 2005, 2006); Всероссийской научно-практической конференции «Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее» (г. Уфа, Башкирский государственный педагогический университет, 2006); VII Всероссийской школе по морской биологии «Биоразнообразие сообществ морских и пресноводных экосистем России» (Мурманск, ММБИ КНЦ РАН, 2007 г.); Международной научной конференции и VII Школе по морской биологии «Современные проблемы альгологии» (Ростов-на-Дону, ЮНЦ РАН, 2008 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 работ, из них 3 статьи.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы. Рукопись содержит 159 страниц текста, 37 рисунков и 5 таблиц. Список литературы включает 248 источника, в том числе 96 на иностранных языках.

Глава 1. Основные морфофизиологические параметры макроводорослей и факторы, влияющие на них

Представлен краткий исторический очерк, посвященный исследованиям в области морфологии водорослей. Описаны основные морфофункциональные параметры, применяемые в биологических исследованиях. По литературным данным рассматривается влияние основных абиотических факторов на морские водоросли.

Глава 2. Биоэкологическая характеристика фукусовых водорослей

Приводится биологическая и экологическая характеристика широко распространенных и доминирующих в сообществах литорали видов водорослей

Баренцева моря. Особое внимание уделяется характеристике объекта данного исследования – фукусу двустороннему *Fucus distichus* L.

Глава 3. Материалы и методы

Материалом для работы послужили водоросли, собранные на Мурманском побережье Баренцева моря в 2002-2007 гг. Работа выполнена на кафедре биологии Мурманского государственного технического университета. Экспериментальные исследования проведены на базе Дальнезеленецкой биологической станции Мурманского морского биологического института КНЦ РАН.

Всего для морфометрического анализа кроны *Fucus distichus* было использовано 1000 экземпляров растений. Для оценки изменчивости годовых приростов изучено 900 особей *F. distichus*. При описании размерно-массовых характеристик отобрано 300 проб рамкой 50X50 см² и исследовано более 7000 растений.

3.1. Измерение морфологических параметров элементов таллома. Для изучения строения таллома *Fucus distichus* измеряли параметры структурных элементов таллома у растений разного возраста. Отбирали от 3 до 10 растений всех возрастных групп (0 – 12 ветвлений главной оси таллома). Для измерения параметров структурных элементов («веток») слоевище рассекали поперёк в каждом порядке ветвления. Таким образом, каждый порядок ветвления состоит из определённого числа элементов. Соответственно, начиная от основания растения, у нулевого порядка ветвления имеется 1 элемент, у первого порядка ветвления - 2 элемента и т. д. У каждого элемента измеряли площадь поверхности (S, см²), сырую массу (W, г), длину (L, см), число элементов в порядке ветвления (N). Рассчитывали удельную поверхность (S/W, см²/г) и удельную длину (L/W, см/г) (Хайлов и др., 1978; Кавардаков и др., 1985).

Площадь поверхности фукусов регистрировали с помощью компьютерной системы анализа изображения «Image analysis system», включающей в себя видеокамеру (Phillips LDH 462/00), соединенную с макрообъективом (Ernitec macro objective MS18Z), программу «Count», а также с помощью программ «ВидиоТесТ-морфология 5.0» и «MaxSoft 3.0».

3.2. Определение физиологических параметров элементов слоевищ. Для определения физиологических параметров слоевищ *Fucus distichus* измеряли интенсивность фотосинтеза и дыхания, концентрацию основных фотосинтетических пигментов, объем фотосинтезирующего слоя в элементах и анализировали их распределение в кроне растений. Интенсивность фотосинтеза и дыхания определяли кислородным методом Винклера по стандартной методике (Хромов, Семи́н, 1975). Определение концентрации хлорофиллов «a» и «c» проводили спектрофотометрическим методом с использованием спектрофотометра «Спекорд» с автоматическим самописцем, в качестве растворителя использовался этанол (96%) (Сапожникова, 1964; Власова, Гавриленко, Ермаков и др., 1994). Изучение объема фотосинтезирующего слоя проводили с помощью микроскопа и окуляр-микрометра на поперечных срезах каждого элемента.

3.3. Измерение морфологических параметров таллома. Отбирали от 3 до 10 растений всех возрастных групп (0-12 ветвлений главной оси таллома). У растений измеряли площадь поверхности (S, см²), сырую массу (W, г), длину (L, см). Определяли удельную поверхность (S/W, см²/г) и удельную длину (L/W, см/г).

Кроме того, рассчитывали потери элементов таллома за период жизни методом геометрической прогрессии.

3.4. Определение морфологических параметров годовых приростов. У растений, число ветвлений которых составило 7-9, отсекались верхушки – последние два ветвления водоросли. Далее каждый верхушечный годовой прирост разрезали вдоль жилки на левую и правую части. Измеряли длину (L, см), массу (W, г) и площадь поверхности (S, см²) каждой половинки. Производили расчет коэффициентов асимметрии по массе, длине и площади поверхности по формуле:

$$K_a = \frac{|L - R|}{|L + R|}, \text{ где } L - \text{ морфологический параметр левой части, } R -$$

морфологический параметр правой части (Zakharov, 1989; Palmer, 1994).

Определяли удельную поверхность (S/W, см²/г) и удельную длину (L/W, см/г) верхушечных годовых приростов (Хайлов и др., 1978; Ковардаков и др., 1985). Рассчитывали коэффициент детерминации R² (квадрат коэффициента корреляции) для оценки пластичности водорослей по отношению к факторам среды (Ростова, 2002; Приймак, 2005).

3.5. Изучение популяционной структуры. Структура ассоциаций фукусов исследовалась губах и заливах на Мурманском побережье Баренцева моря. Вдоль заливов закладывали по 3-4 пробные площади, на каждой отбирали по 4 стандартные пробы с площади 0,25 м². Определяли проективное покрытие (ПП, %), биомассу (B, кг/м²) и численность фукусов (N, экз./м²) (Руководство..., 1980). Рассчитывали средний возраст фукусов на пробной площадке, выживаемость, составляли возрастные пирамиды (Одум, 1980).

Дополнительно рассчитывали ожидаемую биомассу (B_о) и численность (N_о) с учетом проективного покрытия, что позволило учесть особенности субстрата в каждой точке отбора проб:

$$B_o = B/ПП \cdot 100\%. \quad N_o = N/ПП \cdot 100\%$$

Для анализа распределения водорослей применяли интегральный индекс плотности популяции B_N (Дедю, 1990):

$$B_N = \sqrt{B \cdot N}$$

3.6. Методы измерения интенсивности движения воды и солёности. Во всех районах исследования измеряли интенсивность движения воды (ИДВ) методом гипсовых шаров (Хайлов, 1988, 1991; Мощенко, 2000; Muus, 1968; Doty, 1971; Peticrew, Kalff, 1991). Солёность воды измеряли с помощью рефрактометра и денсиметра.

Статистическую обработку данных проводили с использованием методов описательной статистики, дисперсионного и корреляционного анализов. Доверительная вероятность принималась 95 %. Все расчеты проводили с помощью программного пакета Excel 2003. В качестве показателя погрешности принимался доверительный интервал.

Глава 4. Характеристика районов исследования

Исследование фукусов проводили в различных биотопах на литорали Мурманского побережья Баренцева моря. Пробы отбирали вдоль Кольского залива,

на побережье Восточного Мурмана – губа Ярнышная, губа Дальнезеленецкая, о. Кильдин и Западного Мурмана – губа Печенга (рис.1).

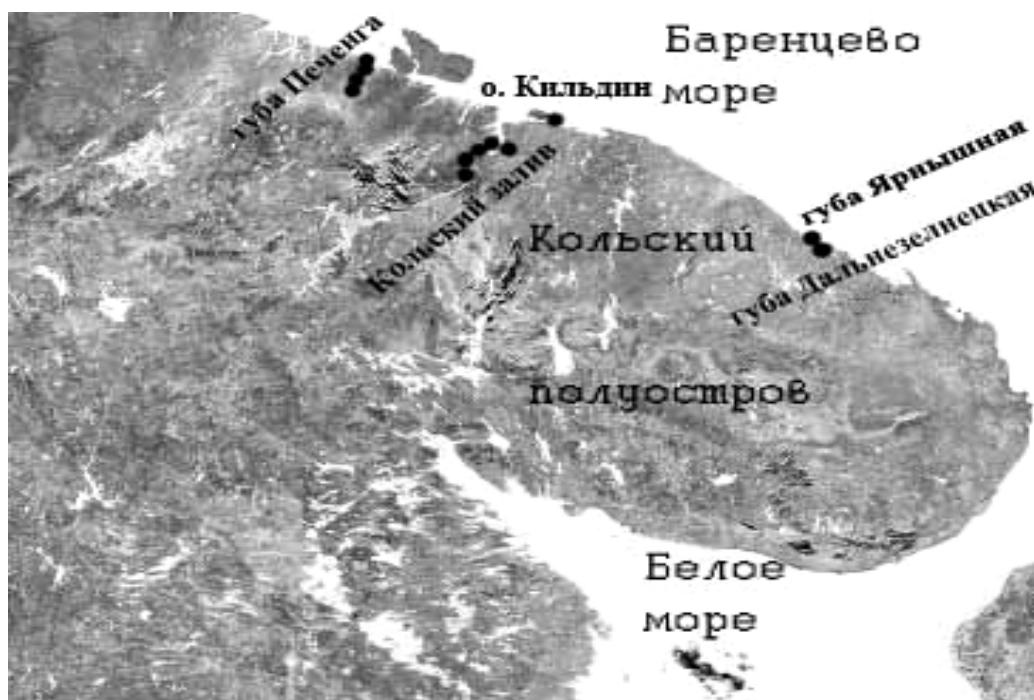


Рис. 1. Карта района исследования. Места отбора проб (●).

Глава 5. Результаты и их обсуждение

5.1. Морфологические параметры элементов таллома *Fucus distichus*.

Детально исследовали строение таллома растений из двух мест обитания - с мыса Пробный губы Дальнезеленецкая и из бухты Бобровая губы Ярнышная. На мысе Пробный наблюдается высокая степень водообмена и океаническая солёность;

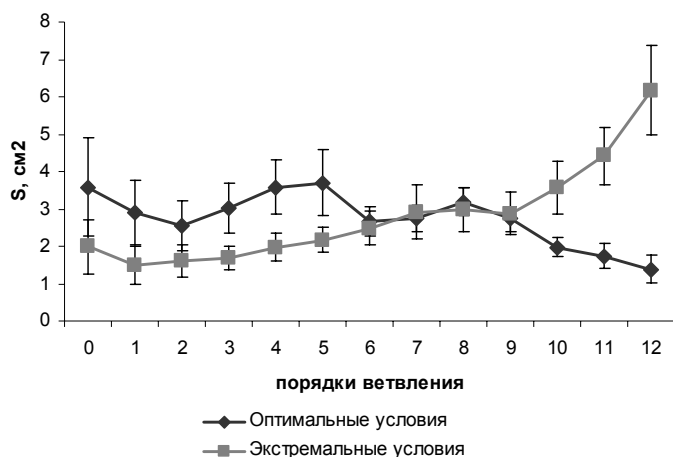


Рис. 2. Средняя площадь поверхности элементов разного порядка ветвления у растений *Fucus distichus*.

условия данного района можно считать оптимальными для произрастания *Fucus distichus*. В бухте Бобровая интенсивность движения воды снижена вдвое, а солёность во время отлива может составлять 5-10 ‰.

При исследовании **площади поверхности** элементов таллома разновозрастных растений (рис. 2) выяснено, что у фукусов обитающих в оптимальных условиях максимальной площадью обладают элементы средней части растения средней и старшей возрастных групп (5-10 ветвлений).

Максимальная площадь элементов отмечена в 7^{ом} и 8^{ом} порядке ветвления (6,9 см²) у растений девятой возрастной группы. У растений, обитающих в экстремальных условиях, максимальная

площадь поверхности отмечена у наиболее молодых элементов, а в средней части таллома площадь элементов минимальна. Можно отметить, что средняя площадь поверхности одного элемента у *F. distichus* из более благоприятных условий произрастания выше, чем у растений, обитающих в условиях пониженной интенсивности движения воды и солёности.

Масса и площадь поверхности элементов таллома разновозрастных растений из

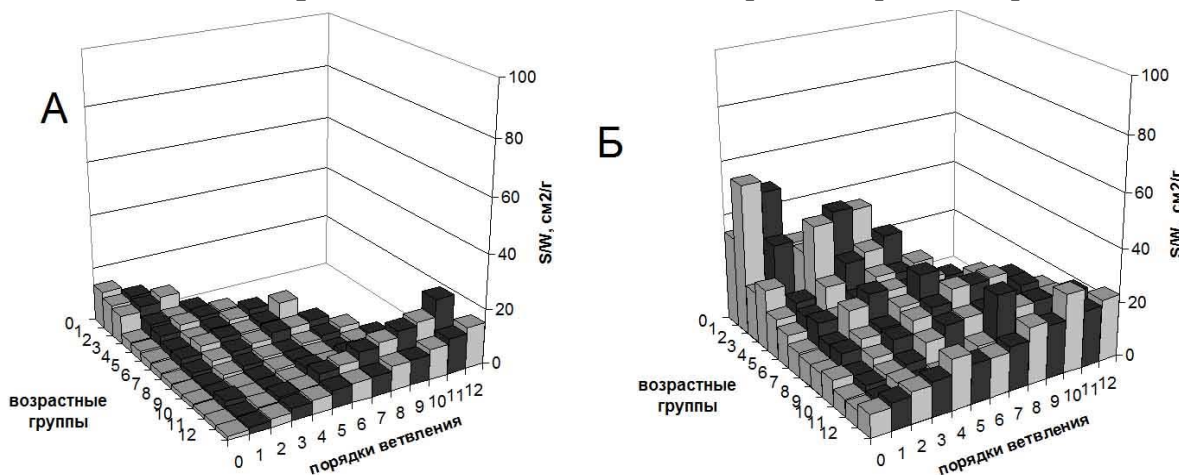


Рис. 3. Удельная поверхность элементов в кроне разновозрастных растений *Fucus distichus*: А – оптимальные условия, Б – экстремальные условия.

разных мест обитания изменяются сходным образом. У растений в оптимальных условиях произрастания максимальной массой обладают элементы базальной части кроны, при этом масса элементов постепенно снижается к апикальной части таллома. Максимальные значения массы элементов кроны отмечены у растений 8 и 9 возрастной группы. У *F. distichus*, обитающих в экстремальных условиях, максимальной массой обладают только молодые и старые части таллома, а масса элементов средней части таллома минимальна. Можно отметить, что средняя масса одного элемента растений *F. distichus* обитающих в оптимальных условиях, в шесть раз превышает массу одного элемента растений обитающих, в экстремальных условиях.

При исследовании **удельной поверхности** (рис. 3) элементов в кроне слоевищ разновозрастных растений выявлено, что удельная поверхность у более молодых элементов слоевища значительно больше, чем у старших. Однако у

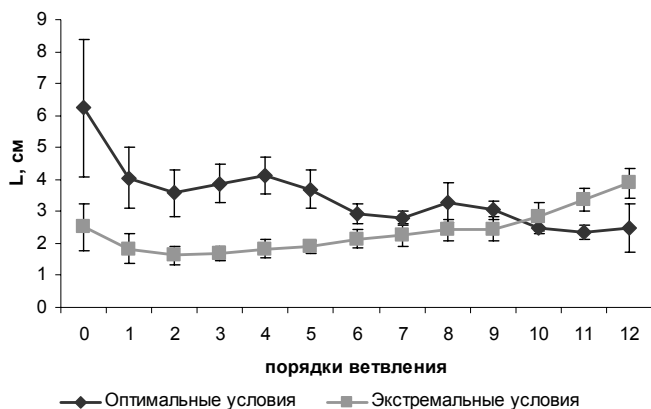


Рис. 4. Средняя длина элементов разного порядка ветвления у растений *Fucus distichus*.

растений, произрастающих в оптимальных условиях обитания, величина удельной поверхности элементов в три раза ниже, чем у растений, обитающих в экстремальных условиях. Кроме того, можно отметить, что максимум удельной поверхности у *F. distichus* с литорали мыса Пробный приходится на элементы последних порядков ветвления у растений старших возрастных групп, а у растений из бухты Бобровая - на элементы последних

порядков ветвления молодых растений.

Длина элементов кроны. Длина является характеристикой линейного роста и является важным параметром при оценке физиологического состояния фукусовых водорослей. Длина элементов не одинакова в различных порядках ветвления и может значительно варьировать (рис. 4). Средняя длина элементов в порядках ветвления у *F. distichus* в оптимальных условиях произрастания снижается от базальной к апикальной части. В целом, средняя длина одного элемента значительно различается при различных значениях интенсивности движения воды. У растений в оптимальных условиях произрастания средняя длина элемента равна 3,9 см, а у растений в экстремальных условиях произрастания - 2,2 см. В условиях пониженной интенсивности движения воды и солёности длина элементов несколько увеличивается только в апикальной части кроны, а в базальной и средней частях она практически не изменяется.

Удельная длина («вытянутость») элементов кроны выше у растений, произрастающих в экстремальных условиях обитания достигнув максимума в четвертом порядке ветвления, плавно снижается к апикальной части кроны. У растений, обитающих в оптимальных условиях, значения этого показателя ниже в среднем в 2 раза и увеличиваются от базальной части кроны к апикальной.

Ранее К.М Хайловым (1978) было отмечено снижение длины, массы и площади в кроне *Fucus vesiculosus* в 1,5-2 раза у растений из бухт по сравнению с растениями из открытых мест обитания. Это согласуется с нашими данными. У растений *F. distichus*, обитающих в бухтах, отмечено снижение в 3-6 раз длины, массы и площади в кроне по сравнению с растениями более открытых мест обитания. Это, вероятно, связано с тем, что по нашим данным *F. distichus* менее толерантен по сравнению с *F. vesiculosus* к снижению интенсивности движения воды и солёности. Уменьшение абсолютных показателей элементов слоевища может косвенно свидетельствовать о снижении скорости роста, обусловленной ухудшением условий существования. Определяющими факторами роста считаются интенсивность движения воды и концентрация биогенов. Для растений *F. distichus* снижение солёности до 10-15‰, даже на кратковременный период также может оказывать ингибирующее действие на ростовые процессы (Малавенда, 2007).

У растений *F. distichus*, обитающих в условиях пониженных значений интенсивности движения воды и солёности, наблюдаются низкие значения массы в элементах средней части кроны. Как показывают литературные данные (Воскобойников, Камнев, 1991) и наблюдения автора, средняя часть кроны у фукусовых водорослей является наиболее продуктивной. В экстремальных условиях обитания, по нашим данным, накопление биомассы растениями происходит только за счет апикальных частей таллома.

Повышение удельной поверхности в условиях бухт также отмечалось ранее у *F. vesiculosus* (Хайлов, 1978). Повышение удельной поверхности, как показателя уровня метаболизма, указывает на увлечение физиологических процессов у растений *F. distichus* из бухты Бобровая, что связано с понижением интенсивности движения воды.

В целом у растений *F. distichus* из исследованных биотопов с увеличением возраста элементов увеличивается их удельная поверхность, что согласуется с данными по *F. vesiculosus* (Хайлов, 1978). Рост любого тела, если он не сопровождается изменением формы, неизбежно ведет к уменьшению величины удельной поверхности, что означает уменьшение контакта со средой и

сопровождается снижением интенсивности обмена (Хайлов, Парчевский, 1983). Это положение подтверждают и данные по длине элементов: в оптимальных условиях среды длина элементов в кроне растений *F. distichus* значительно выше, что обеспечено высоким накоплением массы, что в свою очередь связано с интенсивностью движения воды. Повышение удельной длины в защищенном участке указывает на «вытянутость» элементов и потерю массы, что сопровождается уменьшением контакта со средой.

В оптимальных условиях морфологические параметры максимальны у растений восьмой и девятой возрастных групп. Видимо, крона растений данных возрастных групп является наиболее морфологически и физиологически развитой и характеризует состояние возрастной «зрелости» растений *F. distichus*. У растений в последующих возрастных группах наблюдается снижение исследуемых параметров кроны (площади и массы), что, вероятно, связано с началом физиологического старения.

5.2 Физиологические параметры кроны *Fucus distichus*.

При детальном рассмотрении изменения объема фотосинтезирующего слоя в талломе растения выявлено, что максимальным объемом обладают элементы наиболее старых частей растения. В апикальных частях растения объем

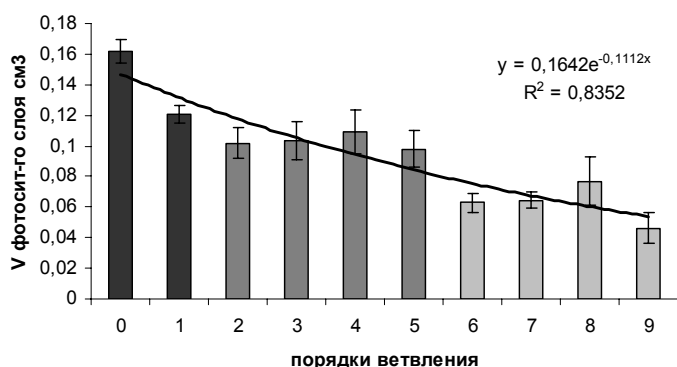


Рис. 5. Средний объем фотосинтезирующего слоя у элементов разного порядка ветвления у разновозрастных растений *Fucus distichus*.

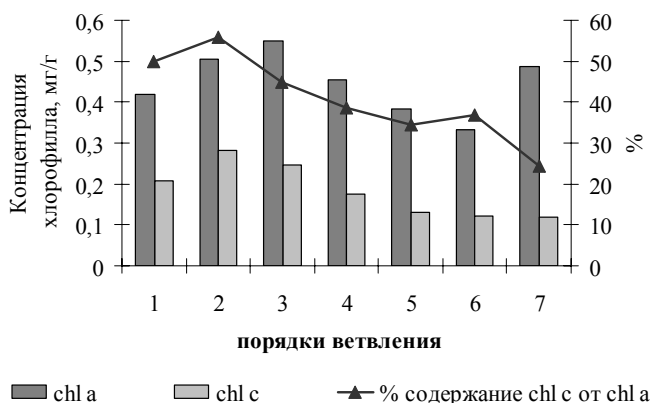


Рис. 6. Средняя концентрация хлорофиллов и их процентное содержание у элементов разного порядка ветвления у растений *Fucus distichus*.

фотосинтезирующего слоя уменьшается (рис. 5).

При анализе концентрации хлорофилла «а» и «с» выявлено, что средняя концентрация хлорофилла «а» максимальна у элементов 4 и 12 порядка ветвления, т. е. в средней и апикальной части таллома *F. distichus*.

Максимальная концентрация хлорофилла «с» отмечена в основании растений. Содержание (в %) хлорофилла «с» снижается от базальной к апикальной части таллома с 55 до 25 % (рис. 6).

При исследовании видимого фотосинтеза выявлено, что средняя интенсивность валового фотосинтеза максимальна в базальной и средней части таллома *F. distichus*. В апикальной части таллома валовой фотосинтез снижается за счет снижения чистого фотосинтеза, а интенсивность дыхания во всех частях таллома остается неизменной.

Таким образом, в результате исследований выявлено, что

средний объем фотосинтезирующего слоя у элементов таллома с увеличением их

возраста увеличивается, что, несомненно, обеспечивается процессами роста. Это также подтверждают данные по массе элементов в слоевищах разновозрастных растений, что описано в предыдущем разделе. Как показано ранее (Рыжик, 2005), с возрастом у водорослей происходит увеличение отдельных клеток корового и центрального слоев, главным образом, за счет поступления воды в вакуоли, с ростом вакуоли растягиваются клеточные стенки, синтезируется материал для построения клеточных стенок и цитоплазмы.

В целом можно отметить, что верхняя часть таллома фукусовых водорослей характеризуется максимальной удельной поверхностью. Видимо, апикальные части таллома являются более тонкими, чтобы максимально обеспечить энергией света более «взрослые» части. Такое анатомическое строение водорослей позволяет наиболее эффективно использовать энергию света. Можно отметить, что данная закономерность проявляется как в онтогенезе элементов таллома, так и в онтогенезе целых талломов *F. distichus*.

В проведенных ранее исследованиях (Воскобойников, Камнев, 1991) показано, что у фукусовых максимальная концентрация хлорофилла «а» наблюдается в средней части кроны, а у молодых растений - в базальной части таллома. Наши данные в целом согласуются с этими исследованиями, для растений средних и старших возрастных групп *F. distichus*. Считается, что снижение концентрации основных фотосинтетических пигментов в базальных частях фукусовых связано с увеличением количества деградирующих хлоропластов (Воскобойников, Камнев, 1991). Подобные результаты также были получены и другими авторами (Хайлов, Парчевский, 1983).

Низкая концентрация хлорофилла «с» в апикальной части таллома у растений старших возрастных групп, вероятно, связана с тем, что более молодые части таллома у взрослых растений вследствие больших её размеров получают максимальное количество световой энергии. Тогда как молодые растения растут под большими массивными пологими и испытывают недостаток в световой энергии. Это предполагает наличие больших концентраций добавочных пигментов, в том числе хлорофилла «с». Подобные выводы были высказаны при изучении пластидного аппарата теневыносливых и светолюбивых высших растений. Было отмечено, что у теневыносливых растений концентрация хлорофилла «b» значительно выше, чем у светолюбивых видов (Горышина, 1979).

Можно отметить, что концентрация хлорофилла «с» в элементах разного порядка ветвления у *F. distichus* составляет 10-30%, что согласуется с полученными ранее данными для другого вида фукусов *F. vesiculosus* (Хайлов, Парчевский, 1984; Воскобойников, Камнев, 1991). Однако у целых талломов молодых растений содержание хлорофилла «с» может достигать 70%, что может быть связано с недостатком света.

Изменение интенсивности фотосинтеза и концентрации фотосинтетических пигментов в элементах кроны разного порядка ветвления имеет сходный характер. Ранее такой результат был получен другими авторами на близкородственных видах фукусов с помощью радиоуглеродного анализа (Воскобойников, Камнев, 1991; Хайлов, 1976, 1978; Хайлов, Парчевский, 1984).

Анализ сопряженности комплекса морфофизиологических параметров элементов слоевища показал увеличение коэффициента детерминации в корреляционных матрицах от базальной к апикальной части таллома, что означает повышение силы связей в целом по группе изученных характеристик. Это говорит

о повышении интегрированности или степени согласованности изменений в молодых частях слоевища. Таким образом, апикальные части слоевища менее пластичны. Из выше изложенного можно предположить, что морфологические адаптации формируются только в средней и базальной части таллома. Вероятный механизм этих адаптаций заключается в изменении объема и массы элементов слоевища, т.е. происходит формирование наиболее адаптивной формы элементов кроны.

5.3 Морфологические параметры целого таллома *Fucus distichus*.

Сравнение морфологических параметров целого слоевища проведено у водорослей с литорали мыса Пробный губы Дальнезеленецкая (средние значения интенсивности движение воды, океаническая соленость в течение всего приливно-отливного цикла) и бухты Бобровая губы Ярнышная (сниженные значения

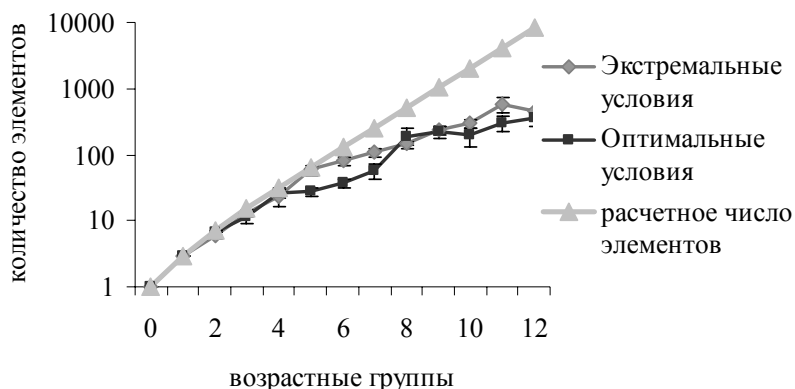


Рис. 7. Потери элементов слоевищ разновозрастных растений *Fucus distichus* в различных биотопах.

интенсивности движения воды и значительные колебания солености на протяжении всего приливно-отливного цикла). Данные участки представляют собой два различных биотопа - с наиболее благоприятными, можно считать, оптимальными для вида *Fucus distichus* условиями (первый район) и близкими к границе толерантности (второй район). Кроме того, проведено исследование размерно-массовых показателей у растений этого вида в губах Ярнышная, Печенга и Кольском заливе в направлении от кута к устью заливов.

Одним из главных показателей структуры целого слоевища для фукусовых водорослей является число элементов талломе растений. Фукусовые имеют правильное дихотомическое ветвление, что позволяет рассчитать потери элементов таллома (рис. 7).

Значительные потери элементов у растений, обитающих в экстремальных условиях обитания, начинаются у растений шестой возрастной группы, а у растений, обитающих в оптимальных условиях обитания - с четвертой. В целом, количество утраченных элементов у растений в бухте ниже, чем в оптимальных (с интенсивным движением воды) условиях, что связано с волновой активностью. Однако, масса и площадь поверхности целого таллома растений *Fucus distichus* значительно выше в оптимальных условиях обитания (рис. 9).

Можно предположить, что у водорослей, обитающих в разных биотопах с различной волновой прибойной активностью, отличается скорость накопления биомассы из-за разной интенсивности обмена их слоевищ со средой. Полученные

значения массы разновозрастных растений показывают, что у фукусов, обитающих в оптимальных условиях обитания, накопление вещества происходит значительно быстрее. Кроме того, можно отметить, что у водорослей в данном районе, имеется локальный максимум. Слоевища с 9 ветвлениями обладают максимальными значениями массы и площади. Таким образом, растения этого вида с девятью ветвлениями находятся в состоянии «физиологической зрелости», после которого проявляются признаки старения растений.

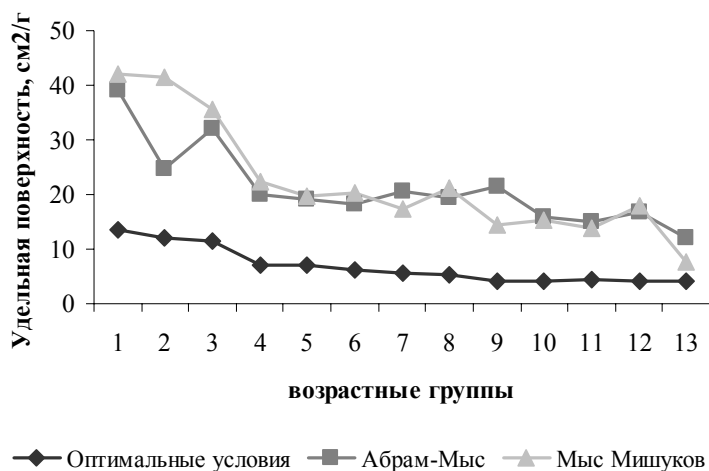


Рис. 8. Удельная поверхность разновозрастных слоевищ *Fucus distichus* в различных биотопах

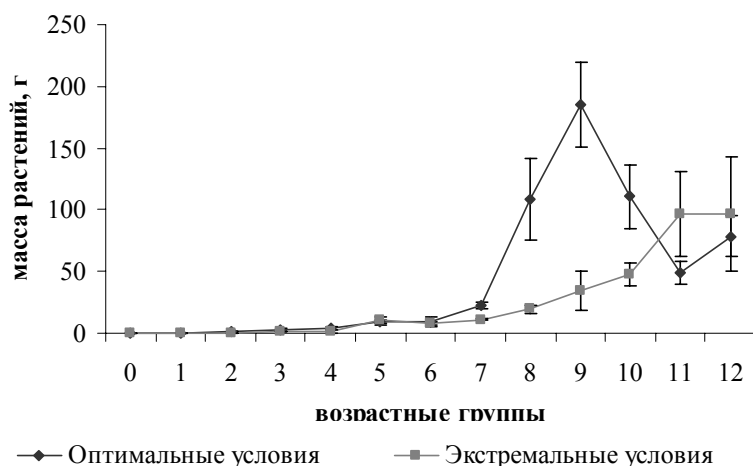


Рис. 9. Масса целого таллома разновозрастных растений *Fucus distichus* в различных биотопах

губе Ярнышная. Это может быть обусловлено более высокой средней температурой воды. В Кольском заливе все морфологические параметры слоевища фукуса выше, чем таковые в экологически чистых районах, что, вызвано влиянием эвтрофирования (Хайлов и др., 1985).

Увеличение размерно-весовых характеристик целого таллома *Fucus distichus* в куту Кольского залива связано с загрязнением акватории. По данным Г.М. Воскобойникова (2006) некоторые фукусовые водоросли способны включать в свой метаболизм нефтяные углеводороды. Показано, что низкие концентрации нефтяных углеводородов могут стимулировать рост водорослей (Степаньян, 2003) и, как следствие, увеличение размеров таллома. Вероятно, что стимуляция роста

локальный максимум. Слоевища с 9 ветвлениями обладают максимальными значениями массы и площади. Таким образом, растения этого вида с девятью ветвлениями находятся в состоянии «физиологической зрелости», после которого проявляются признаки старения растений. По-видимому, растения *Fucus distichus* из бухт не достигают физиологической зрелости.

Удельная поверхность слоевища *Fucus distichus*, как и отдельных элементов кроны, выше у растений в защищенных условиях обитания вследствие более высокой метаболической активности. У растений из Кольского залива (южное колено) значения удельной поверхности в 2-2,5 раза выше, чем у растений, обитающих в оптимальных условиях обитания (рис. 8).

При сравнении длины и массы целого таллома *Fucus distichus* у растений, обитающих в губах Западного и Восточного Мурмана, а также в Кольском заливе, выявлено, что морфологические параметры целого таллома растений в губе Печенга выше, чем таковые в

происходит за счет расходования внутренних резервов водорослей, что может привести к гибели растения. Это подтверждают высокие значения показателя S/W у растений в данных районах залива. Удельную поверхность можно охарактеризовать как «толщину», т. е. в условиях загрязнения и при снижении интенсивности движения воды талломы водорослей становятся широкими и тонкими.

В целом изменение морфологических параметров целого таллома *F. distichus* и его апикальных годовых приростов в связи с условиями обитания являются сходными. Несомненно, что морфология целого слоевища определяется его структурными элементами. Несмотря на то, что потери элементов таллома в оптимальных (при интенсивном движении воды) условиях обитания у растений *Fucus distichus* выше, растения имеют большую площадь поверхности и массу. Известно, что в бухтах Восточного Мурмана содержание биогенов значительно выше, чем открытом море (Савинов, 1987). Однако мы считаем, что ведущим фактором, определяющим рост и морфологические особенности фукусов, является интенсивность водообмена.

5.4. Морфологические параметры верхушечных годовых приростов *Fucus distichus*.

В губах Ярнышная, Печенга и на побережье о. Кильдин с понижением интенсивности движения воды, от мористой к кутовым частям губ, у годовых приростов *F. distichus* выявлено уменьшение абсолютных значений морфологических параметров. В местах, где интенсивность движения воды продолжает снижаться и уменьшается солёность, значения морфологических параметров вновь начинают возрастать (рис. 10).

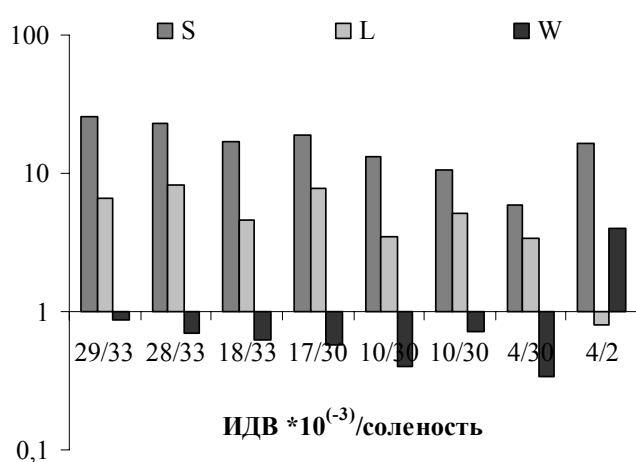


Рис. 10. Абсолютные морфологические показатели годовых приростов у *F. distichus* в градиенте интенсивности движения воды

distichus с уменьшением интенсивности движения воды и незначительное возрастание - при снижении солёности. Анализ сопряженности изменения морфофизиологических параметров годовых приростов показал снижение коэффициента детерминации с уменьшением интенсивности движения воды. Таким образом, повышается степень интегрированности, что означает снижение пластичности водорослей.

При исследовании удельной поверхности и удельной длины верхушечных годовых приростов получено, что данные параметры возрастают с увеличением интенсивности движения воды, а с понижением солёности - снижаются (рис. 11).

Интегральный коэффициент асимметрии у апикальных ветвей фукуса в исследованных районах изменяется неоднозначно (рис. 12). В губе Печенга асимметрия годовых приростов в среднем в 1,5 ниже, чем у растений на побережье о. Кильдин и в губе Ярнышная. В целом наблюдается повышение асимметрии приростов *F.*

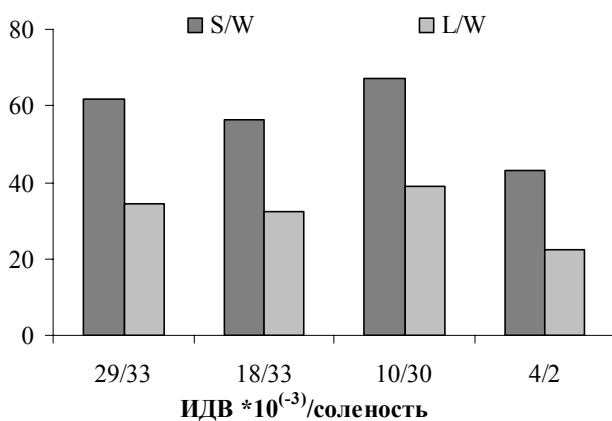


Рис. 11. Удельные морфологические параметры годовых приростов у *F. distichus* в градиенте интенсивности движения воды и солёности.

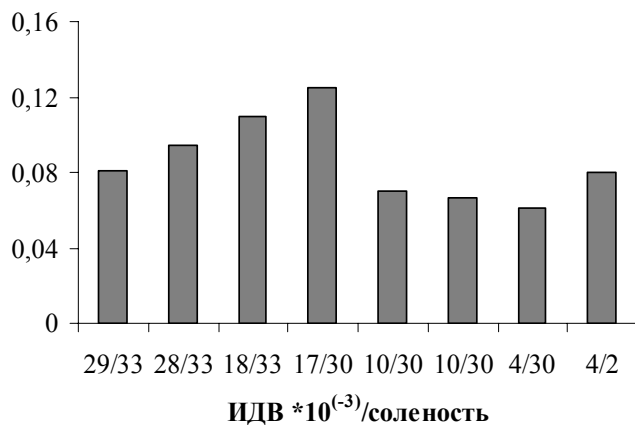


Рис. 12. Изменение коэффициента асимметрии годовых приростов *Fucus distichus* в градиенте интенсивности движения воды (ИДВ) и солёности.

контрольных районах, а коэффициент детерминации значительно превышает значения таковых у растений в экологически чистых районах. Это свидетельствует, что деградационные процессы у водорослей в этом месте идут более интенсивно, чем других районах Кольского залива, т. е. в южном колене залива антропогенное влияние на водоросли наиболее выражено (рис. 13).

В экологически чистых районах со снижением интенсивности движения воды уменьшаются абсолютные значения морфологических параметров годовых приростов *Fucus distichus*, что обусловлено снижением обмена со средой и, как следствие, снижением уровня минерального питания.

Значения морфологических параметров годовых приростов *Fucus distichus* у растений с Западного и Восточного Мурмана, в целом, сходны. Однако, у растений из губы Печенга площадь поверхности приростов в 1,5 раза ниже, чем таковая у растений в губах Восточного Мурмана. Возможно, это обусловлено

Проведено сравнение изменчивости морфологических параметров годовых приростов растений *Fucus distichus*, произрастающих в загрязненных (Кольский залив) и экологически чистых районах: к западу от Кольского залива - губа Печенга, к востоку - о. Кильдин и губа Ярнышная. При сравнении учитывались значения интенсивности движения воды и солёности. Исследования показали, что все изученные морфологические параметры годовых приростов растений *Fucus distichus*, произрастающих на всех участках Кольского залива, значительно превышают значения таковых в экологически чистых районах.

Коэффициент асимметрии годовых приростов *F. distichus* выше у растений, произрастающих в бухтах среднего колена Кольского залива (бухта Белокаменка и бухта Ретинская), по сравнению с растениями из экологически чистых районов. В данных местах наблюдается снижение коэффициента детерминации, что можно рассматривать как адаптацию растений к данным сочетаниям интенсивности движения воды и солёности и влиянию загрязнения. У растений с мыса Мишуков (южное колена Кольского залива), напротив, коэффициент асимметрии ниже, чем в

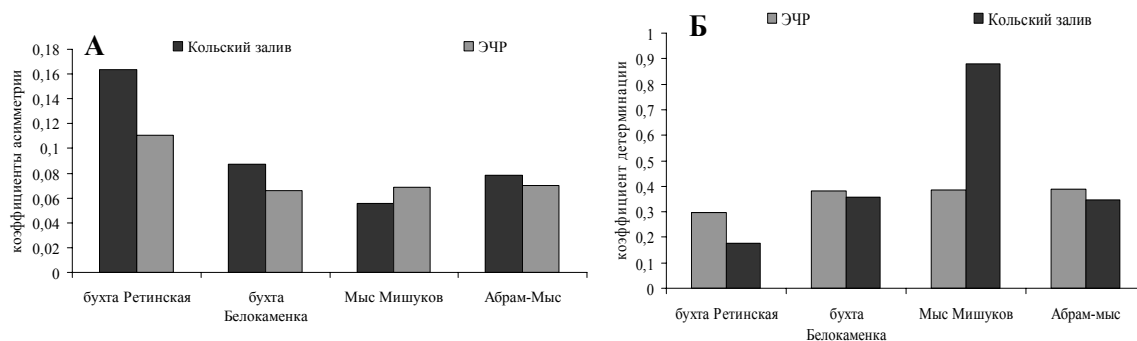


Рис. 13. Коэффициенты асимметрии (А) и детерминации (Б) годовых приростов растений *Fucus distichus*, произрастающих в экологически чистых (ЭЧР) и загрязненных условиях среды

температурным фактором, так как в прибрежной зоне западной части Мурманского побережья среднеголетняя температура воды выше на 1°C , чем таковая в восточной части (Матишов и др., 1998). У растений *Fucus distichus* на Западном Мурмане по сравнению с растениями Восточного Мурмана снижена величина удельной поверхности в местах обитания при близких значениях интенсивности движения воды и солёности. В литературе имеются данные о том, что при незначительном повышении температуры (не выше $12-15^{\circ}\text{C}$) увеличивается интенсивность видимого фотосинтеза (Devidson at all., 1989). Вследствие этого скорость метаболических процессов в целом выше. При воздействии распреснения масса и площадь элементов таллома данного вида фукуса возрастает вследствие накопления воды в результате осмотического стресса (Малавенда, 2007). Снижение длины элементов таллома указывает на уменьшение скорости ростовых процессов. В распресненных участках понижение удельной поверхности водорослей указывает на снижение метаболических процессов, вызванных осмотическим стрессом. Результаты дисперсионного анализа показывают, что влияние интенсивности движения воды на величину годовых приростов составляет 60-70%. Этот фактор является определяющим при формировании морфологии кроны фукусовых водорослей.

У растений Кольского залива увеличение абсолютных значений морфологических параметров апикальных годовых приростов, вероятно, связано с воздействием эвтрофирования. Подобные выводы были сделаны при изучении и других видов водорослей из географически разных районов - *Fucus vesiculosus*, Баренцево море (Завалко и др., 2002), *Cystoseira borbata* с побережья Чёрного моря (Ковардаков и др., 1985). Очевидно, что увеличение массы целых талломов происходит за счет накопления массы структурных элементов. Видимо, при воздействии эвтрофирования у водорослей увеличивается скорость поглощения биогенных элементов, что приводит и накоплению массы талломами (Ковардаков и др., 1985).

Интересно отметить, что коэффициенты асимметрии и детерминации у фукусов в Кольском заливе обратно пропорциональны друг другу. В целом, они являются показателями изменчивости и указывают на снижение или увеличение пластичности организма, а также могут, являться показателями адаптационных процессов. У растений в устье Кольского залива годовые приросты более асимметричны, что указывает на нестабильность их развития, однако степень

интегрированности годовых приростов в данных районах залива такая же, как у растений из экологически чистых районов, что говорит о повышении пластичности водорослей. Таким образом, можно говорить о возникновении адаптационных процессов к данному уровню загрязнения. У растений с мыса Мишуков наблюдается обратная картина. Это показывает, что в данном районе у водорослей происходят деградиационные процессы, которые могут привести к гибели растений.

5.5. Популяционная структура *Fucus distichus* Баренцева моря.

При сравнении поселений *Fucus distichus* на побережье Западного и Восточного Мурмана получено, что биомасса водорослей в западной части Мурманского побережья выше, чем в восточной части, при сходных значениях интенсивности движения воды и солёности, тогда как по численности фукусов районы существенно не различаются. Аномально высокие значения численности растений *F. distichus* отмечены в поселении вида в куту губы Ярнышная, где наблюдаются низкие значения интенсивности движения воды, а солёность во время отлива

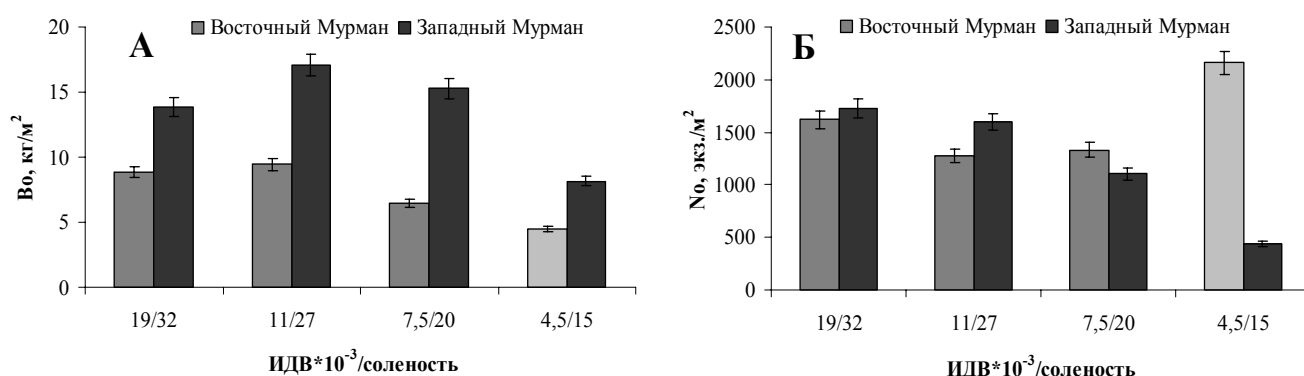


Рис. 14. Сравнение биомассы (А) и численности (Б) растений *Fucus distichus* в поселениях на побережье Западного и Восточного Мурмана в градиенте интенсивности движения воды и солёности.

может снижаться ниже границы устойчивости (до 2 %) (рис. 14).

Выявлено, что средний возраст фукусов в поселении изменяется обратно пропорционально выживаемости растений в градиенте интенсивности движения воды и солёности (рис. 15). При высоких и низких значениях интенсивности движения воды в поселениях преобладают ювенильные особи. При средних значениях этого показателя ($10-20 \cdot 10^{-3}$ мгCaCO₃/(г·час)) и постоянной океанической солёности выживаемость фукусов в поселениях наиболее высокая (до 80 %). Таким образом, данные биотопы можно считать наиболее благоприятными для произрастания вида *F. distichus*. В данных районах наиболее высокие значения имеет и интегральный индекс плотности популяции (рис. 15).

Для оценки структуры поселений *F. distichus* в Кольском заливе проводили сравнение параметров поселений в исследуемых районах залива с экологически чистыми районами, характеризующими близкими значениями интенсивности движения воды и солёности.

Исследования показали, что в поселениях в Кольском заливе биомасса фукусов значительно выше, а численность растений - ниже, чем таковые показатели в экологически чистых районах. Наибольшие отклонения наблюдались на мысе Мишуков, где в поселениях *Fucus distichus* биомасса водорослей в 2,5 раза выше, а численность - в 2,5 раза ниже, чем в экологически чистых районах.

Обратная зависимость отмечена в поселениях в губы Тюва (на выходе из Кольского залива).

На большинстве исследованных участках Кольского залива преобладали

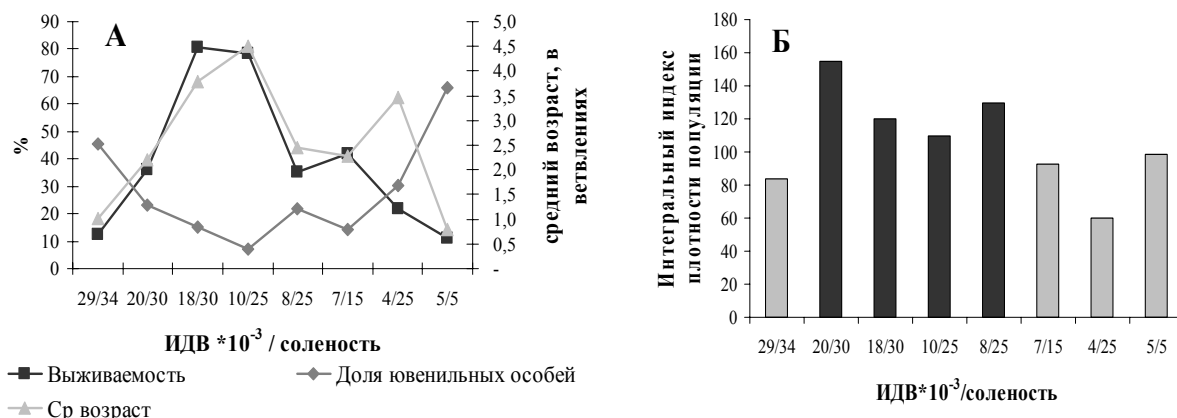


Рис. 15 Изменение основных расчетных параметров структуры поселений (А) и интегрального индекса плотности популяции (Б) в градиенте интенсивности движения воды (ИДВ) и солености.

ювенильные особи *Fucus distichus*. Соответственно, и средний возраст фукусов в пробах ниже: в губе Тюва – в 2,5 раза, в бухте Белокаменка – в 2 раза, в бухте Ретинская и на Абрам-Мысе – менее чем на одно ветвление по сравнению с поселениями в экологически чистых районах.

Таким образом, в данных районах Кольского залива наблюдается "омоложение" популяции – высокая смертность снижает численность взрослых растений, что уменьшает внутривидовую конкуренцию и приводит к увеличению численности проростков. Преобладание сравнительно небольших по массе и размерам молодых особей приводит к высокой численности и низкой биомассе поселения. Выделяется поселение *Fucus distichus* на мысе Мишуков, где очень низкая доля молодых растений, преобладают фертильные особи и средний возраст в выборке аномально высок – 6 ветвлений, то есть наблюдается картина, обратная вышеизложенной.

Можно выявить несколько закономерностей. При уменьшении интенсивности движения воды снижаются и основные характеристики плотности популяции. Однако высокие значения интенсивности движения воды также приводят к снижению плотности поселений *Fucus distichus*. При значительных колебаниях солёности и её низких значениях во время отлива в поселениях *Fucus distichus* возрастает численность фукусов в результате омоложения популяции и низкой выживаемости растений старших возрастных групп. Как отмечено ранее (Малавенда, 2007), в более «жестких» условиях плотность фертильных особей ниже, что позволяет прикрепиться большему числу зигот на субстрате под покровом немногочисленных крупных растений. Однако, как показано в данной работе, выживаемость проростков в таких поселениях не высока, поэтому большая часть молодых особей, не достигнув фертильности, погибает. Наиболее адаптированными считаются те особи, которые оставляют максимальное потомство, т.е. устойчивость организма тесно связана с тем вкладом, который он вносит в численность будущих поколений (Бигон и др., 1989). Молодые организмы по сравнению с более старшими устойчивее к хроническим нагрузкам, но при

острых воздействиях они демонстрируют более низкую резистентность (Михайленко, 2002).

Наблюдаемое «омоложение» популяции фукоидов в Кольском заливе, главным образом, связано с эвтрофированием. По данным Мурманской гидрометеослужбы концентрации азота в южном колене залива превышают ПДК в 16 раз, а в среднем и северных коленах залива в 10 и 5 раз соответственно (Доклад..., 2003). Подобные концентрации азотсодержащих загрязнителей, по мнению ряда авторов (Хайлов и др., 1984), вызывают сокращение численности поселений доминирующих макроводорослей и упрощение размерно-возрастной структуры популяции, что наблюдается в наших исследованиях. Биомасса поселений *Fucus distichus* в Кольском заливе даже на участках, где преобладают молодые растения, в 2 раза выше, чем в экологически чистых районах, что вызвано процессами эвтрофикации (Миничева, 1989).

Как отмечалось выше, исключением являются ассоциации водорослей, обитающие на литорали в районе мыса Мишуков (южное колено Кольского залива), где преобладают растения старших возрастных групп, значение биомассы аномально высоко, а численность низкая, т.е. наблюдается элиминация молодых особей, что может привести к гибели всего поселения (Уранов, 1975; Яблоков, 1987) макроводорослей в данном районе. В районе мыса Мишуков отмечены высокие концентрации железа, меди и марганца и никеля, превышающие ПДК в 2, 9, 4, и 1,5 раза соответственно (Доклад..., 2003). В связи с распределением поверхностных и водных течений с учетом береговой линии залива в данном районе можно ожидать оседание загрязняющих веществ, принесенных из кутовой части Кольского залива (Кольский залив ..., 1997). Учитывая постоянную гибель некоторой доли особей под действием случайных факторов, которая присуща всем живым организмам (Иванюк, Данилов, 2001), можно ожидать дальнейшего сокращения численности *Fucus distichus* в данном районе.

Из выше изложенного можно сделать вывод, что популяция *Fucus distichus* в Кольском заливе испытывает постоянное воздействие группы неблагоприятных факторов, уменьшающегося в ряду: мыс Мишуков > Абрам-мыс > губа Белокаменка > губа Ретинская > устье губы Тюва > середина губы Тюва.

Выводы

1. На Мурманском побережье у бурой водоросли *Fucus distichus* наибольшей физиологической активностью обладает средняя часть таллома, морфологические и физиологические параметры элементов которой имеют максимальные значения.
2. В условиях пониженной солености и интенсивности движения воды падает продуктивность средней части растений; уменьшаются абсолютные морфологические параметры и увеличиваются удельные морфологические параметры элементов таллома.
3. С уменьшением интенсивности движения воды снижается продуктивность годовых приростов *F. distichus*, в то время как активность метаболизма водорослей возрастает. У границы толерантности произрастания водорослей выявлено понижение метаболизма и продуктивности годовых приростов.
4. В Кольском заливе продуктивность и активность метаболизма у годовых приростов *F. distichus* выше, чем у растений обитающих в экологически чистых районах. В устье залива асимметрия годовых приростов *F. distichus* выше, чем в

куту, однако степень интегрированности такая же, как на незагрязненных участках литорали, что может свидетельствовать об адаптации водорослей к загрязнению.

5. В оптимальных условиях обитания (при интенсивности движения воды $10\text{-}20\cdot 10^{-3}$ мгCaCO₃/г·час и колебаниях солености в пределах 25-33‰) растения *F. distichus* с 8-9 ветвлениями являются физиологически зрелыми. Изменения морфологических параметров целых талломов водорослей сходны с таковыми у годовых приростов на изменения солености, интенсивности движения и загрязнение воды.
6. В губе Печенга биомасса и размерно-весовые показатели талломов в ассоциациях *F. distichus* выше, чем в губе Ярнышная (пос. Дальние Зеленцы), при сходных значениях абиотических факторов, в то время как численность растений существенно не различается, что возможно обусловлено более высокой среднегодовой температурой воды. На загрязненных участках литорали происходит элиминация молодых особей, численность растений уменьшается, биомасса увеличивается и падает уровень экологической пластичности водорослей.

Автор благодарит за помощь и ценные советы в период подготовки диссертации сотрудников кафедры биологии МГТУ: Е.В. Шошину, П.Г. Приймак, С.Е. Завалко, П.П. Кравец, а также коллег и соавторов из Мурманского морского биологического института КНЦ РАН: Г.М. Воскобойникова, С.В. Малавенда, М.В. Макарова.

Список опубликованных работ по теме диссертации:

1. Малавенда С.С. Изучение популяций фукуса (*Fucus distichus*, Phaeophyta) на Мурманском побережье Баренцева моря // Материалы всероссийской научно-технической конференции «Наука и образование – 2002». Мурманск: МГТУ, 2002. С. 585-587.
2. Малавенда С.С. Изучение возрастной и размерно-весовой структуры популяции фукусовых водорослей в естественных условиях на Мурманском побережье Баренцева моря // Труды конференции ПГИ КНЦ РАН, «Естественнонаучные проблемы арктического региона». Апатиты: КНЦ РАН 2002. С. 37-41.
3. Малавенда С.С. Изменение морфофункциональных характеристик фукоидных водорослей в онтогенезе на побережье Северных морей // Материалы всероссийской научно-технической конференции «Наука и образование – 2003 часть IV». Мурманск: МГТУ, 2003. С. 113-115.
4. Малавенда С.В., Малавенда С.С. Морфологические адаптации *Fucus distichus* L (Phaeophyta) к распреснению и интенсивности движения воды // Материалы XXIII конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН, посвященной 70-летию ММБИ. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2005. С. 56 – 61.
5. Малавенда С.С., Малавенда С.В. Изменение морфологических параметров *Fucus distichus* L (Phaeophyta) в градиентных условиях среды // Материалы международной научно-технической конференции "Наука и образование 2005": в 7 частях. Мурманск: МГТУ, 2005. Ч. 6. С. 201-204.
6. Малавенда С.В., Малавенда С.С. Морфологические адаптации *Fucus distichus* L (Phaeophyta) к солености и интенсивности движения воды // Материалы международной школы молодых ученых "Адаптации гидробионтов". Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2005. С. 195-198

7. Малавенда С.С., Малавенда С.В. Морфологическая изменчивость бурой водоросли *Fucus distichus* L Мурманского побережья Баренцева моря // Материалы всероссийской научно-практической конференции «Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее». Уфа: БГПУ, 2006. С. 77-79.
8. Малавенда С.С. Изменение морфологических параметров целых слоевищ *Fucus distichus* L в онтогенезе на побережье Восточного Мурмана // [Электронный ресурс] / МГТУ электрон. текст дан. (16 Мб), материалы Международной научно-технической конференции «Наука и образование – 2006». Мурманск: МГТУ, 2006. С 508-512. (НТЦ «Информреестр» № 0320501517)
9. Шошина Е.В, Малавенда С.С. Фукусовые водоросли Баренцева моря как объект промысла и биоэкологических исследований // Материалы первой Международной научно-практической конференции «Повышение эффективности водных биологических ресурсов». М.: ВНИРО, 2006. С. 108-109.
10. Малавенда С.В., Рыжик И.В., Малавенда С.С. Влияние движения воды на солеустойчивость *Fucus vesiculosus* и *F. distichus* Баренцева моря // Материалы XXV юбилейной конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2007. С. 140-146.
11. Малавенда С.В., Малавенда С.С. Структура популяции макрофита *Fucus distichus* L. Как показатель качества воды // Биоразнообразие сообществ морских и пресноводных экосистем России: материалы 6 Всероссийской школы по морской биологии. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2007. С. 108-111.
12. Малавенда С.С. Физиологические параметры кроны *Fucus distichus* L Мурманского побережья Баренцева моря // [Электронный ресурс] / МГТУ электрон. текст дан. (18 Мб), материалы Международной научно-технической конференции «Наука и образование – 2007». Мурманск: МГТУ, 2007. С 563-567. (НТЦ «Информреестр» № 0320700491).
13. Малавенда С.С., Малавенда С.В. Метод прогнозирования запасов и оценки плотности популяции *Fucus vesiculosus* и *F. distichus* Мурманского побережья Баренцева моря // Современные проблемы альгологии: материалы Международной научной конференции и VII Школы по морской биологии. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2008. С 227-229.
14. Малавенда С.С. Морфологические параметры кроны бурой водоросли *Fucus distichus* (L) Мурманского побережья Баренцева моря // Современные проблемы науки и образования, 2008. №6. (приложение "Биологические науки"). С. 14.
15. Малавенда С.С., Зув Ю.А., Кравец П.П. Бентосные сообщества Кольского залива. Сто лет назад, вчера, сегодня, Завтра?... // Рыбное хозяйство, 2008. №2. С. 66-68.
16. Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Рыжик И.В., Малавенда С.В., Малавенда С.С., Метельский А.А. Современное состояние макрофитобентоса // Кольский залив. Освоение и рациональное природопользование. М.: «Наука», 2008. (в печати).