

На правах рукописи

ПРОХОРОВА Светлана Александровна

**ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ВОЛНОПРИБОЙНОГО
ДВИЖЕНИЯ ВОДЫ НА ВОЗРАСТНЫЕ, РАЗМЕРНО-ВЕСОВЫЕ И
РЕПРОДУКТИВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ *FUCALES*
БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

25.00.28 – Океанология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск
2004

Работа выполнена в Мурманском морском биологическом институте
Кольского научного центра Российской академии наук

Научные руководители:

кандидат биологических наук Макаров Владимир Николаевич
кандидат биологических наук Воскобойников Григорий Михайлович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Громов Валентин Валентинович
доктор биологических наук Камнев Александр Николаевич

Ведущая организация:

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного
хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО)

Защита диссертации состоится 23 декабря 2004 г. в 14 часов 30 ми-
нут в Мурманском морском биологическом институте КНЦ РАН по
адресу: 183038, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Мурманского
морского биологического института КНЦ РАН.

Автореферат разослан 22 ноября 2004 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат географических наук



Е.Э. Кириллова

ВВЕДЕНИЕ

Альгоценоз литорали представлен, в основном, фукусовыми водорослями, которые доминируют на Мурманском побережье Баренцева моря. Особое место в экосистеме Восточного Мурмана и Баренцева моря в целом фукоиды занимают как продуценты органических веществ. Фукоиды, чей химический состав подробно изучен (Чэпмен, 1953; Гемп, 1962; Барашков, 1963, 1972; Кизиветтер, 1980; Камнев, 1989; Indergaard, Minsaas, 1991; Воскобойников, Зубова, 1998; Облучинская, 2002; Подкорытова, 2002), широко используются в различных отраслях народного хозяйства, например в пищевой, медицинской, фармацевтической. Способность фукусовых водорослей накапливать и удерживать металлы позволяет рекомендовать их как тест-объекты при проведении мониторинга окружающей среды (Бурдин и др., 1987).

Запасы фукоидов в районе Мурманского побережья оцениваются от 100 (Виноградова, 1964) до 180–200 тыс. т (Блинова, 1969; Сорокин и др., 1985; Воскобойников, 2002). Средняя биомасса: *Ascophyllum nodosum* – 1,5 кг/м² (Шошина, Аверинцева, 1994); *Fucus vesiculosus* – 1,5 кг/м² (Виноградова, 1964; Сорокин и др., 1985); *F. distichus* – 1,3 кг/м² (Шошина, Аверинцева, 1994); *F. serratus* – 5 кг/м² (Шошина и др., 1994). По этим показателям фукусовые водоросли уступают лишь ламинариевым.

Многочисленными исследованиями показано, что на состояние литоральных фитоценозов северных морей большое влияние оказывают факторы внешней среды: свет, температура, соленость, загрязнение, интенсивность движения воды. Среди вышеперечисленных факторов наименее изученным оказывается влияние последнего, что во многом обусловлено большим числом и сложностью регистрации его составляющих. Данное исследование посвящено изучению воздействия волноприбойного движения воды на фукусовые водоросли.

В литературе описана неоднозначность влияния данного фактора. Положительный эффект (приток биогенов, обогащение воды кислородом, расселение водорослей, удаление продуктов их жизнедеятельности) проявляется параллельно с отрицательным (обрыв отдельных талломов и респектакулов, смыв осевших гамет) (Conover, 1964; Петров, 1971; Ковардаков, 1983; Ковардаков и др., 1985). Данные о влиянии волноприбойного движения воды на размерно-весовую, возрастную и репродуктивную структуры фукусовых водорослей отсутствуют.

Актуальность темы. Получение сведений о влиянии интенсивности волноприбойного движения воды на размерно-весовую, возрастную и репродуктивную структуры фукусовых водорослей внесет вклад в понимание механизмов адаптации и регуляции роста, размножения морских растений, а также процессов формирования; прогнозирование развития литоральных фитоценозов.

Цель работы заключалась в оценке влияния интенсивности волноприбойного движения воды на размерно-весовую, возрастную и репродуктивную характеристики фитоценозов фукусовых водорослей.

Основные задачи, решаемые в работе:

1. Изучение размерно-весовых и возрастных характеристик *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus* и *Ascophyllum nodosum* в губах открытого и закрытого типа.

2. Определение сроков наступления фертильности, продолжительности репродуктивного периода и соотношения разнополых растений в популяциях *F. vesiculosus* из биотопов, различающихся по интенсивности волноприбойного движения воды.

3. Изучение характера распределения фертильных *F. vesiculosus* на литорали Восточного Мурмана.

На защиту выносятся следующие основные положения:

Интенсивность волноприбойного движения воды оказывает существенное влияние на размерно-весовые, возрастные и репродуктивные показатели фукусовых водорослей литорали Баренцева моря:

1. Размерно-весовые и возрастные показатели *F. vesiculosus* и *A. nodosum* возрастают с уменьшением интенсивности волноприбойного движения воды от мористого района к кутовому в губах открытого и закрытого типа.

2. Размерно-весовые и возрастные показатели *F. distichus* в губах открытого типа увеличиваются от кутового района к мористому, а в губе закрытого типа уменьшаются.

3. Размерно-весовые и возрастные показатели *F. serratus* в губах открытого и закрытого типа увеличиваются от кутового района к мористому.

4. Волноприбойное движение воды влияет на протяженность репродуктивного периода и не влияет на сроки наступления фертильности и соотношение разнополых растений. Поселение мужских и женских особей *F. vesiculosus* носит неравномерный мозаичный характер с доминированием в губе открытого типа мужских растений, а в губе закрытого типа – женских.

Научная новизна:

1. Впервые показано влияние интенсивности волноприбойного движения воды на структуру популяций и продолжительность репродуктивного периода *Fucales* Восточного Мурмана.

2. Исследованы особенности возрастной структуры поселений, продолжительности жизни; размерно-весовые значения; заселения и произрастания фукусовых водорослей.

3. Установлено, что в популяциях различных *Fucales*, произрастающих в губах открытого и закрытого типов, количество растений с увеличением возраста уменьшается.

4. Полученные результаты по возрастной структуре фукусовых водорослей отражают уровень воспроизводства и смертности в популяциях этих растений.

5. Установлено, что волноприбойное движение воды влияет на протяженность репродуктивного периода и не влияет на сроки наступления фертильности и соотношение разнополых растений.

Практическое значение работы:

Результаты исследования могут быть использованы и уже частично используются при:

- 1) прогнозировании возможности восстановления популяций *Fucales* на литорали Восточного Мурмана;
- 2) планировании промысла и мероприятий по восстановлению деградированных районов; организации и проведении локального и регионального мониторинга;
- 3) чтении курсов лекций по морской ботанике, экологии и спецкурса «Альгология» на факультетах высших учебных заведений.

Апробация работы. Материалы диссертации представлялись на заседаниях кафедры естественно-математических дисциплин МГПИ (Мурманск, 1995); на семинарах лаборатории альгологии ММБИ и БИНа (1994, 1995, 1996); на международных конференциях: «Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых» (ММБИ, 1995); «Современное состояние планктона и бентоса, проблемы сохранения биоразнообразия арктических морей» (ММБИ, 1998); на семинарах лаборатории альгологии ММБИ (2003).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 работ и одна работа находится в печати.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 130 страницах, включает 8 таблиц и 25 рисунков. Список цитируемой литературы включает в себя 198 источников, из них 89 зарубежных авторов.

Благодарности

Я приношу огромную благодарность директору Мурманского морского биологического института КНЦ РАН академику РАН Геннадию Григорьевичу Матишову за помощь и поддержку на всех этапах исследования.

Приношу глубокую благодарность моему научному руководителю кандидату биологических наук Григорию Михайловичу Воскобойникову за ценные советы и рекомендации, а также поддержку в сложное время, когда внезапно не стало моего первого научного руководителя Макарова Владимира Николаевича, которого я вспоминаю с большой теплотой и благодарностью.

Особую признательность за помощь, ценные советы и поддержку сотрудникам лаборатории альгологии Ботанического Института (г. С.-Петербург) и в первую очередь доктору биологических наук Кире Леонидовне Виноградовой.

Выражаю признательность сотрудникам лаборатории альгологии, а также сотрудникам других лабораторий ММБИ за помощь во время работы над диссертацией.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе рассматриваются вопросы, затрагивающие изучение биологии фукусовых водорослей северных, южных и дальневосточных морей. Особое внимание уделено влиянию некоторых абиотических факторов (соленость, гидродинамика, свет) на размерно-весовые и возрастные характеристики *Fucales* и их половую структуру.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись четыре вида фукусовых водорослей: *Fucus vesiculosus* L., *F. distichus* L., *F. serratus* L. и *Ascophyllum nodosum* L. В процессе исследований, которые проводились в губах открытого и закрытого типов Мурманского побережья Баренцева моря: Дроздовке, Дальнезеленецкой, Ярнышной и бухте Прибойной, по интенсивности волноприбойного движения воды были выделены, согласно системе В.Ф. Гурьяновой, И.Г. Закса и П.В. Ушакова (1929), три района – мористый, средний и кустовой. Сборы растительного материала проводились в летний период 1994–1996, 2001 гг. На литорали каждого исследуемого района пробы водорослей отбирались с трех площадок размером 0,5×0,5 м. В бухте Прибойной фукусовые водоросли анализировались с четырех площадок.

Для определения возраста у *F. vesiculosus*, *F. distichus* и *F. serratus* подсчитывали количество дихотомических ветвлений на лидирующей ветви куста водоросли, а у *A. nodosum* – количество воздушных пузырей на самой длинной ветви куста водоросли. У каждой особи фукусовых водорослей, кроме определения возраста, измеряли длину, ширину и массу слоевища водорослей. У фертильных макрофитов определялся пол, подсчитывались количество рецептакулов и их вес на каждом растении.

Всего было выполнено 14 станций, собрано и обработано 52 пробы, измерен и проанализирован 6 291 экземпляр водорослей.

Глава 3. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сезонная гидролого-гидрохимическая характеристика районов исследования приводится по литературным данным (Бардан, Широколов, 1988). Губы Дроздовка и Ярнышная относятся к водоемам открытого типа, для них характерна свободная циркуляция водных масс от мористого до кустового районов. Губа Дальнезеленецкая, защищенная в мористом районе серией островов, относится к водоемам закрытого типа. Гидроди-

намика, как в губах открытого, так и закрытого типов, ослабевает к кутовому району. В мористом районе губы открытого типа волновая активность выше, чем в аналогичном районе губы закрытого типа. Бухта Прибойная находится в самой оконечности полуострова Ярнышный, в его мористом районе, и поэтому наиболее подвержена волноприбойному воздействию. Бухта Прибойная вдается в сушу не глубоко и окружена скалистыми берегами.

Глава 4. РАЗМЕРНО-ВЕСОВЫЕ И ВОЗРАСТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ФУКУСОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (*FUCALES*) БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Fucus vesiculosus

4.1 Губы открытого типа (Дроздовка, Ярнышная)

Возраст талломов в губе Дроздовка составляет до 10 лет, а в губе Ярнышной – до 11 лет. В популяциях преобладают водоросли в возрасте до 3 лет, составляющие 56% (губа Дроздовка) и 57% (губа Ярнышная).

В мористом районе губы Дроздовка возраст растений составляет 9 лет, а в губе Ярнышной – 7 лет. При продвижении к кутовому району, где действие волновой активности заметно слабее, этот показатель увеличивается до 10 лет в губе Дроздовка и до 11 лет в губе Ярнышной.

В мористом районе губы Дроздовка на водоросли в возрастной группе до 3 лет приходится 65%, а в губе Ярнышной – 38% растений. В кутовом районе губы Дроздовка, а также в среднем и кутовом районах губы Ярнышной наблюдается доминирование растений в возрасте до 3 лет. В среднем районе губы Дроздовка количество макрофитов до и старше 3 лет равное.

Проведенные наблюдения показали, что в мористых районах губ Дроздовка и Ярнышной появление воздушных пузырей у фукуса пузырчатого происходит в 4 года и 5 лет соответственно. Здесь у водорослей отмечена в основном одна пара воздушных пузырей, иногда они могут отсутствовать. В средних и кутовых районах воздушные пузыри у водорослей появляются в 2–3 года. Количество их составляет 2–3 пары. Встречаются экземпляры с 4, и даже с 5 парами воздушных пузырей. Образование большого количества воздушных пузырей у *F. vesiculosus* обеспечивает большую плавучесть, что способствует максимальному улавливанию талломами световой энергии.

Формирование слоевища идет на протяжении всей жизни фукусов, что отражают данные по размерно-весовой структуре. В зависимости от районов произрастания эти показатели у водорослей заметно различаются (табл. 1).

Таблица 1

Размерно-весовые показатели *F. vesiculosus*

Район исследования	L ± SE, см	W ± SE, г
Губа открытого типа, районы:		
мористый	20 ± 0,6	98 ± 8,3
средний	48 ± 2,8	150 ± 22,4
кутовой	52 ± 4,4	200 ± 32,1
Губа закрытого типа, районы:		
мористый	25 ± 0,8	150 ± 18,4
средний	20 ± 0,7	70 ± 8,2
кутовой	45 ± 1,9	190 ± 22,5
Бухта Прибойная	27 ± 0,9	32 ± 5,1

Примечание: L – длина слоевища водоросли;
W – вес куста водоросли;
SE – ошибка средней.

4.2 Бухта Прибойная

В бухте Прибойной продолжительность жизни *F. vesiculosus* достигает 12 лет. В популяции доминируют растения в возрасте до 3 лет, составляющие 81%, которые в основном произрастают под пологом крупных кустов. Количество растений старше 3 лет с увеличением возраста постепенно сокращается и в последних возрастных группах составляет не более 1%.

Первая пара воздушных пузырей появляется в возрасте 3 лет, и их количество не превышает одной пары. У некоторых особей отмечено отсутствие воздушных пузырей. Размерно-весовые показатели *F. vesiculosus* линейно увеличиваются с возрастом.

4.3 Губа закрытого типа (Дальнезеленецкая)

Растения в популяции *F. vesiculosus* имеют протяженный возрастной ряд и высокую численность молодых особей.

В мористом районе возрастной ряд составляет 10 лет, в кутовом районе продолжительность жизни у *F. vesiculosus* увеличивается и составляет 12 лет.

В поселениях фукуса пузырчатого мористого, среднего и кутового районов преобладают молодые растения (до 3 лет). Численность старших особей с возрастом сокращается и в последней возрастной группе не превышает 8%.

В различных районах произрастания появление воздушных пузырей у *F. vesiculosus* отмечается в возрасте 3 лет. Изменяется лишь их количество в разных районах. Так, в мористом районе количество воздушных пузырей не превышает две пары, а у некоторых растений они могут отсутствовать, как и в губах открытого типа. В среднем районе их количество составляет в основном две пары, а у фукусов кутового района – 3–4 пары, иногда 5.

Размерно-весовые характеристики талломов *F. vesiculosus* в кутовом районе губы закрытого типа значительно увеличиваются, по сравнению с мористым (табл. 1).

Fucus distichus

4.4 Губа открытого типа (Дроздовка)

В мористом районе губы отмечена наибольшая продолжительность жизни у *F. distichus* – до 8 лет. С ослаблением волновой активности наблюдается сокращение этого значения до 7 лет в среднем районе и до 6 лет в кутовом. В мористом районе на водоросли в возрастной группе до 3 лет приходится 39%, на растения старше 3 лет – 61%. В среднем районе количество особей в возрастной группе до 3 лет заметно увеличивается и составляет 54%. С увеличением возраста у растений наблюдается некоторое снижение их численности, которая в последней возрастной группе не превышает 1%. Наибольшее количество молодых фукусов (86%) отмечено в кутовом районе.

Выявлено, что с увеличением волновой активности от кутового района к мористому происходит значительное увеличение размерно-весовых показателей у *F. distichus* (табл. 2).

4.5 Губа закрытого типа (Дальнезеленецкая)

В мористом районе губы продолжительность жизни *F. distichus* составляет 9 лет, в среднем и кутовом районах возрастает до 11 и 12 лет соответственно. В популяции *F. distichus* независимо от района произрастания наблюдается высокая численность растений в возрастной группе до 3 лет.

С ослаблением интенсивности волноприбойного движения воды размерно-весовые показатели *F. distichus* увеличиваются (табл. 2).

Таблица 2

Размерно-весовые показатели *F. distichus*

Район исследования	L ± SE, см	W ± SE, г
Губа открытого типа, районы:		
мористый	20 ± 1,1	100 ± 19,6
средний	15 ± 0,9	85 ± 17,1
кутовый	12 ± 0,4	30 ± 10,7
Губа закрытого типа, районы:		
мористый	35 ± 1,2	50 ± 7,5
средний	40 ± 2,0	90 ± 16,6
кутовый	45 ± 2,4	120 ± 21,1

Примечание: L – длина слоевища водоросли;

W – вес куста водоросли;

SE – ошибка средней.

*Fucus serratus***4.6 Губа открытого типа (Дроздовка)**

В мористом районе у водорослей отмечается наибольшая продолжительность жизни – до 11 лет. В среднем районе она сокращается до 6 лет. В поселениях мористого и среднего районов численность растений в разных возрастных группах варьируется. Количество фукусов старше 3 лет независимо от места произрастания высокое. В мористом районе этот показатель составляет 78%, а в среднем – 71%.

С ростом волновой активности от кутового района к мористому размерно-весовые показатели у *F.serratus* увеличиваются (табл. 3).

4.7 Губа закрытого типа (Дальнезеленецкая)

Наибольшая продолжительность жизни (8 лет) у *F.serratus* отмечена в мористом районе. С ослаблением волнового режима у водорослей в среднем районе продолжительность жизни сокращается до 7 лет и до 6 лет – в кутовом. В популяции *F.serratus* преобладают молодые особи в возрасте до 3 лет. Этот показатель остается стабильно высоким независимо от мест произрастания.

Размерно-весовые показатели фукуса зубчатого, так же как и в губе открытого типа, увеличиваются с усилением волнового режима от кутового района к мористому (табл. 3).

Таблица 3

Размерно-весовые показатели *F.serratus*

Район исследования	L ± SE, см	W ± SE, г
Губа открытого типа, район: мористый	45 ± 7,8	200 ± 35,4
средний	25 ± 5,1	100 ± 20,1
Губа закрытого типа, район: мористый	30 ± 6,2	90 ± 19,8
средний	27 ± 4,9	8 ± 8,7
кутовой	18 ± 3,8	50 ± 15,1

Примечание: L – длина слоевища водоросли;

W – вес куста водоросли;

SE – ошибка средней.

*Ascophyllum nodosum***4.8 Губа открытого типа (Ярнышная)**

В мористом районе продолжительность жизни у аскофиллума узловатого составляет 11 лет, а в среднем и кутовом районах этот показатель увеличивается до 15 и 16 лет соответственно. В поселениях отмечены значительные флуктуации численности растений в разных возрастных группах. Основной особенностью является доминирование старших возрастных групп. Численность их увеличивается с 64% в мористом районе до 66% и 83% в среднем и кутовом районах, соответственно.

Размерно-весовые значения *A.nodosum* увеличиваются от мористого района к кутовому (табл. 4).

4.9 Губа закрытого типа (Дальнезеленецкая)

Наибольшая продолжительность жизни у *A.nodosum* отмечена в кутовом районе и составляет 15 лет. С продвижением в сторону мористого района этот показатель уменьшается до 10 лет в среднем районе и до 9 лет – в мористом. В различных районах губы по численности преобладают водоросли до 3 лет: в мористом районе 71%, в среднем – 87% и в кутовом – 78%.

Размеры и масса водорослей увеличиваются от мористого района к кутовому с ослаблением волнового режима (табл. 4).

Таблица 4

Размерно-весовые показатели *A.nodosum*

Район исследования	L ± SE, см	W ± SE, г
Губа открытого типа, районы:		
мористый	25 ± 1,9	40 ± 4,5
средний	52 ± 4,1	210 ± 33,2
кутовой	60 ± 5,7	420 ± 67,4
Губа закрытого типа, районы:		
мористый	45 ± 3,9	90 ± 8,1
средний	48 ± 4,4	100 ± 11,3
кутовой	50 ± 4,7	110 ± 12,9

Примечание: L – длина слоевища водоросли;

W – вес куста водоросли;

SE – ошибка средней.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Fucus vesiculosus

Возрастная структура

Продолжительность жизни фукусов в губах открытого типа (губы Дроздовка и Ярншная), в губе закрытого типа (губа Дальнезеленецкая) и бухте различаются. С уменьшением интенсивности волноприбойного движения воды к среднему району этот показатель у растений, произрастающих в губе Ярншной, увеличивается на 3 года, в губе закрытого типа продолжительность жизни остается такой же, как и в мористом районе.

В кутовом районе наблюдается увеличение продолжительности жизни фукусов: в губах открытого типа на год, а у растений в губе закрытого типа – на 2 года.

Полученные результаты показывают, что наиболее оптимальными для существования *F.vesiculosus* являются условия кутовых районов, поскольку здесь зафиксирован максимальный возраст растений. Это подтверждается также наблюдениями других авторов (Kristensen, 1968; Тере-

хова, 1972; Толстикова, 1979; Keser, Larson, 1984; McEachreon, Thomas, 1987; Шошина, 1998).

В мористых и кутовых районах в поселениях *F. vesiculosus* преобладают растения в возрасте до 3 лет. Можно предположить, что в момент формирования ювенильных особей условия внешней среды были благоприятны. Подобное отмечали некоторые исследователи при изучении возрастной структуры различных животных (Hjort, 1926; Leslie, Ranson, 1940; Kimball, 1948; Petrides, 1950; Morris, 1968 и др.). Количество растений в возрастных группах старше 3 лет сокращается и не превышает 5%, что также отмечали и другие авторы (Шошина, 1998; Кузнецов, Шошина, 2003).

В поселениях *F. vesiculosus* средних районов, кроме губы Дальнезеленецкой, доминируют растения в возрасте до 3 лет. Возможно, что локальные условия среднего района губы Дальнезеленецкой не совсем благоприятны для произрастания этой возрастной группы. И, кроме того, по мнению Чепмана (Charman, 1995), значительное сокращение численности молодых особей происходит за счет деятельности фитофагов.

Воздушные пузыри, количество которых является возрастной характеристикой вида, появляются у *F. vesiculosus* в различных районах произрастания в разное время. У отдельных особей появление первой пары воздушных пузырей наблюдается в возрасте 2 лет, что, по мнению Н.Е. Толстиковой (1979), является ранним образованием. В основном у большинства фукусов этих районов воздушные пузыри отмечены в возрасте 3 (в губе Дальнезеленецкой) или 5 лет (в губе Ярышной) или они отсутствуют вовсе. Возможно, что раннее появление воздушных пузырей у фукуса пузырчатого создает дополнительные нагрузки на талломы водорослей, что приводит к элиминации особей. Можно предположить, что, наоборот, позднее появление воздушных пузырей у фукусов или их отсутствие в мористых районах, где волновая активность высокая, является своеобразным приспособлением к выживанию в экстремальных условиях за счет минимальной нагрузки на талломы водорослей. О возможности отсутствия воздушных пузырей у *F. vesiculosus* в мористых районах упоминается в работах ряда исследователей (Muller-Stoll, Kunzenback, 1956; Кузнецов, 1960; Толстикова, 1979, 1980; Максимова, 1980; Шошина, 1998). Кроме того, у водорослей старших возрастов, как, например, у *F. vesiculosus* в возрасте 8 и 10 лет в губе Дальнезеленецкой, воздушные пузыри также могут отсутствовать. Это подтверждает высказанное еще Ю.Е. Петровым (1974), предположение о том, что воздушные пузыри не всегда могут быть основным возрастным признаком у *F. vesiculosus*, поэтому определение возраста у этих водорослей правильнее проводить по дихотомическим ветвлениям.

Количество воздушных пузырей к кутовому району увеличивается до 5 пар. По-видимому, большое их количество у *F. vesiculosus* увеличивает плавучесть водорослей, обеспечивая максимальное использование света.

Размерно-весовая структура

Основным критерием состояния *F. vesiculosus*, как и у остальных *Fucales*, могут служить их размерно-весовые показатели, что было выявлено комплексными исследованиями изменений структурных, функциональных и биохимических показателей водорослей с возрастом на разных иерархических уровнях организации на примере *Sargassum pallidum* (Хочачка, Сомеро, 1977; Хайлов, Парчевский, 1983; Камнев, Бурдин, 1988).

Локальные условия мористых районов губ и, в частности, значительная волновая нагрузка снижают размерно-весовые показатели фукуса пузырчатого. Возможно, что эти изменения носят приспособительный характер и являются генетически закрепленными. Отмечено, что наибольшие величины длины слоевища и массы у изученных растений приходятся на возраст 6–8 лет. С возрастом эти параметры снижаются. Последнее находит подтверждение в работах ряда авторов (Хайлов и др., 1978; Хайлов, Парчевский, 1983; Кузнецов, Шошина, 2003).

С ослаблением волнового режима в среднем районе у *F. vesiculosus* наблюдается постепенное удлинение слоевища и увеличение его массы. Причем в средних районах губ открытого типа (губы Дроздовка, Ярнышная) длина слоевища у растений увеличивается быстрее, чем масса. В среднем районе губы закрытого типа (Дальнезеленецкая) рост слоевища у фукусов происходит в 2 раза медленнее, чем у растений из губ открытого типа. В среднем районе губы закрытого типа невысокие показатели массы у *F. vesiculosus* связаны, прежде всего, с наличием сильно заиленного грунта и береговыми стоками, которые, возможно, неблагоприятно сказываются на приросте массы водорослей. Еще одной причиной низкого показателя массы у макрофитов, как в губе открытого, так и закрытого типов, могут быть фитофаги, которые влияют не только на биомассу водорослевых сообществ, но и на их видовой состав. Исследователи (Lawrence, 1975; Lubchenko, Gaines, 1981; Steneck, Watling, 1982) выделяют несколько групп фитофагов: брюхоногие моллюски, ракообразные (в частности, бокоплавы), морские ежи. Для многих фитофагов, как отмечают авторы, характерна высокая избирательность в отношении поедаемых видов, которые можно связать с морфологией макрофитов, в частности со структурной жесткостью таллома.

В кутовом районе в губах открытого и закрытого типов при значительном снижении интенсивности водообмена длина слоевища и масса водорослей увеличиваются почти в 3 раза, по сравнению с мористым районом. Это подтверждает предположение о том, что условия кутовых районов губ обоих типов оказываются наиболее оптимальными для произ-

растания *F. vesiculosus*. Аналогичное высказывание сделано рядом авторов (Stromgren, 1986; Шошина, 1998) при изучении корреляции между возрастом и размерно-весовыми показателями у фукусовых водорослей в различных местообитаниях. Возможно также, что значительная масса макрофитов связана с обилием зрелых рецептакулов на талломах водорослей, потеря которых из-за низкой волновой активности минимальна.

Таким образом, усиление интенсивности волноприбойного движения воды вызывает у *F. vesiculosus* уменьшение возрастных и размерно-весовых показателей.

Fucus distichus

Возрастная структура

При изучении популяций *F. distichus* в губах открытого (губа Дроздовка) и закрытого типов (губа Дальнезеленецкая) отмечена различная реакция этих водорослей на волновую активность.

Растения, произрастающие в мористых районах этих губ, имеют продолжительность жизни 8 (губа Дроздовка) и 9 (губа Дальнезеленецкая) лет. По литературным данным, возрастной ряд этих фукусов в Баренцевом море составляет 5–6 лет (Кузнецов, 1960), однако этот показатель зависит от локальных условий произрастания. По данным некоторых авторов (Терехова, 1972; Потапова, 1982), на продолжительность жизни *F. distichus* благоприятно воздействует усиление гидродинамического режима. Как было показано (Burrows et al., 1954; Conover, 1964; Kristensen, 1968; Ковардаков, 1983; Sideman, Mathieson, 1983; Thom, 1983), высокая подвижность воды постоянно обеспечивает водоросли биогенами и интенсивно удаляет продукты жизнедеятельности. По нашим наблюдениям, с постепенным уменьшением интенсивности движения воды от мористого района к кутловому продолжительность жизни фукуса двустороннего из губы открытого типа (губа Дроздовка) сокращается до 6 лет, т.е. этот показатель положительно коррелирует с волновой активностью. В губе закрытого типа (губа Дальнезеленецкая) прослеживается обратная тенденция: возрастной ряд увеличивается к кутловому району до 12 лет. Морфологически *F. distichus* из открытого и закрытого типов губ несколько отличается: в мористом районе губы Дроздовки талломы фукусов более узкие, вытянутые, тогда как в губе Дальнезеленецкой талломы широкие. В работе Р. Тома (Thom, 1983) отмечается зависимость формы таллома *F. distichus* от активности волнового движения.

В популяциях *F. distichus* в губах открытого и закрытого типов в основном преобладают растения в возрастной группе до 3 лет. В поселении *F. distichus* мористого района губы открытого типа нет ярко выраженного преобладания по количеству особей в той или иной возрастной группе, тогда как в мористом районе губы закрытого типа максимальная численность отмечается в возрастных группах до 3 лет. В среднем районе губы откры-

того типа количество особей исследуемого вида в возрасте 1–4 года и 6 лет увеличивается, а в губе закрытого типа, кроме первогодок, снижается. В кутовом районе губы открытого типа численность растений первого года жизни достигает наибольшего значения, а количество водорослей остальных возрастных групп уменьшается. В губе закрытого типа количество растений в возрасте 1–2 и 5–7 лет увеличивается. Как видно из полученных результатов, в губе открытого типа (губа Дроздовка) для роста и развития первогодок оптимальны условия кутового района, а для старших возрастов – условия среднего района. В губе закрытого типа (губа Дальнезеленцкая) для фукусов в возрасте до 3 лет благоприятны условия как мористого, так и кутового районов.

В губе закрытого типа возрастная структура *F. distichus* имеет обратную пропорциональную зависимость от волновой активности, а в губе открытого типа – прямо пропорциональную.

Таким образом, возрастная структура *F. distichus*, как и *F. vesiculosus*, отражает способность фукусов существовать в определенных экологических условиях, что выражается в продолжительности их жизни.

Размерно-весовая структура

При сравнении морфологических показателей растений из губы открытого типа показано, что при движении от мористого района к кутовому происходит уменьшение длины таллома в 1,3 раза. В губе закрытого типа наблюдается обратная тенденция: с ослаблением волновой гидродинамики длина увеличивается в 1,4 раза. Возможно, что такое разное отношение к волновой активности у фукуса двустороннего в различных типах губ может быть объяснено морфологическими особенностями этого вида.

Таким образом, в губе закрытого типа между длиной слоевища у *F. distichus* и волновой гидродинамикой прослеживается обратно пропорциональная зависимость, в губе открытого типа эта зависимость носит прямо пропорциональный характер.

При сравнении массы водорослей мористых районов отмечено, что *F. distichus* в губе открытого типа в 1,3 раза тяжелее, чем растения в губе закрытого типа. При сравнении значений массы фукусов среднего и кутового районов в губе открытого типа отмечено увеличение этого параметра в 1,3 раза в среднем районе и уменьшение в 2,2 раза в кутовом.

В среднем районе губы закрытого типа средняя масса водорослей уменьшается незначительно (в 1,1 раза), по сравнению с мористым районом, а в кутовом районе происходит увеличение в 1,6 раза, по сравнению со средним районом.

Масса талломов *F. distichus* в губе закрытого типа обратно пропорционально зависит от волноприбойной активности. Вместе с тем у особей *F. distichus* в губах открытого типа наибольшее значение массы отмечалось в средних районах.

Таким образом, в губе открытого типа между возрастной, размерно-весовой структурой *F. distichus* и интенсивностью волноприбойного движения воды существует прямо пропорциональная зависимость, а в губе закрытого типа прослеживается обратная связь.

Fucus serratus

Возрастная структура

В губах открытого и закрытого типов с возрастанием волновой активности продолжительность жизни фукуса зубчатого увеличивается от кутового района к мористому. В губе открытого типа продолжительность жизни у *F. serratus* на 3 года больше, чем в губе закрытого типа. По-видимому, в мористом районе, занимая в основном нижний горизонт литорали и имея небольшую длину ветвей, на которых отсутствуют воздушные пузыри, эти макрофиты не подвергаются такой волновой нагрузке, как фукоиды, обитающие в среднем и верхнем горизонтах литорали и имеющие относительно длинные ветви с большим количеством воздушных пузырей. В популяции *F. serratus* губы открытого типа преобладают растения старших возрастов. В губе закрытого типа преобладают по численности первогдки.

Таким образом, на продолжительность жизни *F. serratus* интенсивность волноприбойного движения воды оказывает иное воздействие, чем на *F. vesiculosus* и *F. distichus*. В губах обоих типов прослеживается положительное коррелирование между продолжительностью жизни фукуса зубчатого и волновой активностью.

Размерно-весовая структура

В губах открытого и закрытого типов отмечено, что одновременно с усилением волновой активности от кутового района к мористому размеры слоевища и масса постепенно увеличиваются. В мористом районе длина слоевища фукусов больше в 1,2 раза, а масса в 1,3 раза, по сравнению с кутовыми районами. В губе закрытого типа преобладают растения в возрасте 3 лет, а в губе открытого типа доминируют водоросли старших возрастов. Предположительно это обусловлено произрастанием данного вида в нижнем горизонте литорали, где волноприбойная активность менее интенсивна, по сравнению с верхними горизонтами.

Ascophyllum nodosum

Возрастная структура

В губах открытого и закрытого типов при снижении волновой активности от мористого района к кутовому продолжительность жизни водорослей увеличивается. В губе закрытого типа (губа Дальнезеленцкая) независимо от района произрастания постоянно доминируют молодые растения (в возрасте до 3 лет), среди которых выделяются первогдки. Количество *A. nodosum* старших возрастов не более 3%. В губе открытого типа (губа Дроздовка) нет четкого разделения по количеству особей первых

3 лет жизни и растений старших возрастов. В мористом и среднем районах губы открытого типа по численности доминирует возрастная группа водорослей 3–5 лет. На долю растений остальных возрастов приходится не более 1% от общего количества. В кутовом районе наблюдается преобладание макрофитов в возрасте 12 лет. Количество растений других возрастов невысокое и составляет не более 10%.

В губе закрытого типа независимо от района произрастания численность молодых особей в популяции высокая. В губе открытого типа такая тенденция не прослеживается.

Размерно-весовая структура

Размерно-весовые показатели *A.nodosum* увеличиваются от мористых районов губ к кутовым. Отмечено, что в среднем районе губы открытого типа размеры и масса возрастают до 11 лет, а затем наблюдается снижение этих показателей. Возможно, что у аскофиллумов старших возрастов слоевище, состоящее из комплекса сдавлено-цилиндрических ветвей, в большей степени подвержено потере отдельных ветвей при механическом действии волн, особенно во время штормов, которые на Мурмане часты в любое время года. Это приводит к нарушению истинной картины такого показателя, как длина слоевища. Колебания показателя массы у *A.nodosum* предположительно связаны, с одной стороны, с обилием зрелых рецептакулов, что увеличивает их массу; с другой стороны, объединение фитофагами и потеря рецептакулов при сильном волновом воздействии могут привести к снижению массы у аскофиллумов. Это подтверждается наблюдениями ряда авторов (McEachron, Thomas, 1987; Vadas, 1990; Aberg, 1992).

Таким образом, в губах открытого и закрытого типов между величинами возрастных, размерно-весовых характеристик *A.nodosum* и интенсивностью волноприбойного движения воды наблюдается обратно пропорциональная зависимость, что обусловлено произрастанием данного вида в верхнем горизонте литорали и морфологическими особенностями вида.

Глава 5. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ *FUCUS VESICULOSUS* БАРЕНЦЕВА МОРЯ

5.1 Губа открытого типа (Ярнышная)

По результатам наших наблюдений, половозрелость *F.vesiculosus* наступает в возрасте 3–4 лет. Отмечено, что в мористом и среднем районах женские особи становятся фертильными в 4 года, а в кутовом – в 5 лет. В мористом и кутовом районах мужские растения становятся половозрелыми в возрасте 3 лет, а в среднем районе – в 4 года. Полученные данные согласуются с наблюдениями других исследователей (Charman, 1995; Шошина и др., 2003), которые отмечают, что фукусы становятся фертильными в возрасте 2–5 лет, т.е. в более старшем возрасте, чем другие многолетние виды водорослей.

Особенностью разнополых *F. vesiculosus* в популяции губы открытого типа является постепенное увеличение репродуктивного периода от мористого района к кутовому. Так, у женских особей репродуктивный период в мористом районе составляет 4 года, а в среднем – 7 лет. В связи с тем что в пробах кутового района было отмечено лишь 6 экземпляров растений с женскими рецептакулами, затруднительно говорить о репродуктивном периоде у этих водорослей. У мужских особей этот показатель увеличивается с 4 лет в мористом районе до 7 и 8 лет в среднем и кутовом районах соответственно.

В популяции *F. vesiculosus* губы открытого типа наибольшее количество мужских водорослей приходится на возрастные группы 6 и 9 лет (по 75% от общего количества изученных водорослей). Численность женских фукусов не превышает 40%. Среди этой группы фертильных растений выделяются большим количеством особи в возрасте 5 лет. Отмечено, что основная репродуктивная нагрузка приходится на фукусы в возрасте 6–9 лет. Количество и масса рецептакулов на одном фертильном растении в различных местообитаниях варьируется. Отмечено, что в мористом районе у мужских особей количество рецептакулов на одном растении в 1,5 раза больше, чем у женских. По массе в 2 раза тяжелее женские рецептакулы. В среднем районе на одном фертильном растении в 4,9 раза больше женских рецептакулов, чем мужских. Масса мужских рецептакулов в 8,9 раза превышает этот показатель у женских рецептакулов. В кутовом районе количество мужских (91) и женских (90) рецептакулов на одной водоросли почти одинаковое. По массе женские рецептакулы в 1,3 раза тяжелее мужских.

Отмечено, что в мористом и кутовом районах соотношение разнополых особей в различных возрастных группах варьируется, и во всех вариантах преобладают фукусы с мужскими рецептакулами. Для среднего района наблюдается равное соотношение мужских и женских растений в различных возрастных группах. Возможно, что различное соотношение между разнополыми макрофитами в мористом и кутовом районах зависит от локальных условий произрастания этих водорослей, которые, прежде всего, различаются волновым режимом. Это предположение подтверждается наблюдениями других авторов (Шошина и др., 1994; Кузнецов, Шошина, 2003).

Размерно-весовые показатели фертильных *F. vesiculosus* в мористом районе отличаются невысокими значениями, которые заметно увеличиваются к кутовому району.

Таким образом, в губе открытого типа продолжительность репродуктивного периода и размерно-весовые показатели фертильных *F. vesiculosus* обратно пропорциональны волновой активности. Отмечено, что в мористом и кутовом районах растения с мужскими рецептакулами становятся половозрелыми раньше, чем с женскими, а в среднем районе – одновре-

менно. В распределении разнополых фукусов на литорали наблюдается мозаичность. Среди фертильных *F. vesiculosus* преобладают мужские особи.

5.2 Бухта Прибойная

Разнополые растения в популяции *F. vesiculosus* бухты Прибойной становятся половозрелыми одновременно, в возрасте 2 лет. Продолжительность репродуктивного периода у женских растений составляет 11 лет, а у мужских – 8 лет. На одном фертильном растении в 1,3 раза больше женских рецептакулов, чем мужских. Наибольшее количество рецептакулов приходится на половозрелые фукусы в возрасте 3–4 лет. Масса их невелика. Установлено, что женские и мужские рецептакулы по массе не различаются (средний вес одного рецептакула 0,1 г). Отмечено отсутствие рецептакулов у женских водорослей в возрасте 11 лет и у мужских растений в возрасте 8 лет.

Количество мужских особей в популяции *F. vesiculosus* бухты в 1,7 раза меньше, чем женских, и этот показатель варьируется от 3% (в возрасте 2 лет) до 50% (в возрасте 9 лет). Количество женских особей в популяции также изменяется в различных возрастных группах. Это значение варьируется от 5% (в возрасте 2 лет) до 85% (в возрасте 6 лет).

Размерно-весовые показатели у женских и мужских растений увеличиваются с возрастом неравномерно, достигая наибольшего значения (50 см) у мужских особей в возрасте 9 лет, а у женских – в возрасте 12 лет. По массе женские водоросли тяжелее мужских в 3,2 раза.

Таким образом, в бухте Прибойной разнополые *F. vesiculosus* становятся половозрелыми одновременно. У женских особей репродуктивный период более продолжительный, чем у мужских. Количество женских и мужских растений в различных возрастных группах варьируется. В поселении фертильных *F. vesiculosus* на литорали бухты наблюдается мозаичность.

5.3 Губа закрытого типа (Дальнезеленецкая)

Результаты наблюдений показали, что независимо от района произрастания *F. vesiculosus* с мужскими рецептакулами становятся половозрелыми в возрасте 3 лет. Женские особи, обитающие в мористом и кутовом районах, становятся половозрелыми в возрасте 3 лет, а в среднем – в 4 года.

Продолжительность репродуктивного периода у женских особей с продвижением от мористого района губы к кутовому увеличивается с 8 лет (мористый район) до 9 лет (кутовой район). В среднем районе наблюдается уменьшение продолжительности репродуктивного периода до 5 лет. Возможно, что условия среднего района не являются благоприятными для созревания женских особей. Подтверждением этого могут служить более позднее наступление половозрелости у женских растений и непродолжительный репродуктивный период, по сравнению с мужскими особями, которые имеют репродуктивный период 8 лет и становятся половозрелыми

на год раньше женских особей. Длительность репродуктивного периода у мужских растений также увеличивается от мористого района (8 лет) к кутловому (10 лет) с уменьшением волновой активности. В среднем районе длительность репродуктивного периода у мужских особей составляет, как и в мористом районе, 8 лет. Основная репродуктивная нагрузка приходится на фертильные фукусы в возрасте 5–7 лет. Если сравнить количество мужских и женских рецептакулов на одном фертильном растении, нельзя сказать о зависимости их количества от гидродинамики. Так, наибольшее количество женских рецептакулов (145) наблюдается на растениях в кутловом районе, а наибольшее количество мужских рецептакулов на водорослях в среднем районе (132). Наименьшее количество женских рецептакулов (46) отмечено на растениях среднего района, а мужских (91) – в мористом. Рассматривая по районам количество рецептакулов на одном фертильном растении, можно сказать, что в мористом (в 1,2 раза) и кутловом (в 1,1 раза) районах на водорослях больше женских рецептакулов, а в среднем районе (в 2,9 раза) больше мужских. Женские рецептакулы у *F. vesiculosus* тяжелее мужских в 3,3 раза в среднем районе и в 2,5 раза в кутловом. В мористом районе вес одного мужского и одного женского рецептакулов примерно равный. Самые крупные женские рецептакулы отмечены у растений в среднем районе, а мужские – в мористом. В разных местообитаниях количество женских и мужских особей в различных возрастных группах варьируется.

В поселении фукуса пузырчатого мористого района в возрастных группах 4 и 5 лет преобладают мужские растения, в 3 года численность разнополых водорослей одинаковая, в остальных возрастах доминируют женские особи. В среднем районе наблюдается преобладание мужских фукусов во всех возрастных группах. В кутловом районе наблюдается схожая с мористым районом тенденция: в 3–4-возрастной группе растений обоих полов равное количество, в 8–10 лет преобладают мужские особи, а в остальных возрастных группах – женские. В распределении фертильных *F. vesiculosus* на литорали в губе закрытого типа отмечена мозаичность, в которой доминируют растения с женскими рецептакулами.

Размерно-весовые показатели фертильных *F. vesiculosus* увеличиваются к кутловому району одновременно с ослаблением волновой активности.

5.4 Обсуждение результатов

Одной из основных характеристик популяций *F. vesiculosus*, произрастающих в различных биомических условиях в губах открытого и закрытого типов, является репродуктивная структура водорослей, которая отражает способность к выживанию, сохранению вида. Для оценки жизненного состояния фукусов наиболее важным является процент фертильных растений в поселениях и популяции в целом.

Мористый район

Своеобразные условия мористых районов губ открытого и закрытого типов, а также бухты Прибойной, связанные с высокой интенсивностью движения воды, оказывают определенное воздействие на фертильные *F. vesiculosus*. В мористых районах половозрелыми разнополюе фукусы становятся не одновременно. Причем самое раннее наступление фертильности наблюдается в бухте Прибойной. Как показали проведенные исследования, в мористых районах губ открытого и закрытого типов мужские растения становятся половозрелыми в возрасте 3 лет, в бухте Прибойной на год раньше, т.е. в возрасте 2 лет. Отмечено (Гиляров, 1990), что чем раньше происходит размножение организмов, тем больше скорость роста популяции. Наши наблюдения показали, что в губе открытого типа наибольшее количество рецептакулов у мужских растений развивается в возрасте 4–6 лет, в губе закрытого типа – 5–8 лет, а в бухте Прибойной – 3–7 лет. Как было отмечено, у некоторых фертильных фукусов старших возрастов количество рецептакулов резко сокращается, как, например, у растений в возрасте 9 лет из губы закрытого типа и бухты. В некоторых случаях рецептакулы могут даже отсутствовать, как, например, у фукусов в возрасте 8 лет из бухты Прибойной и в возрасте 7 лет у растений из губы открытого типа. Мужские рецептакулы у растений из губы закрытого типа в 5,8 и 2,6 раза тяжелее, чем у водорослей из губы открытого типа и бухты соответственно. Численность мужских особей в различных возрастных группах варьируется.

В губе закрытого типа мужские растения по размерно-весовым показателям несколько отличаются от женских: длина слоевища у мужских водорослей на 25 см короче, а масса в 4 раза меньше, чем у женских фукусов. Мужские растения в губе открытого типа практически не отличаются по размерам: их длина составляет 25 см, масса около 100 г. В бухте Прибойной *F. vesiculosus* с мужскими рецептакулами на 25 см длиннее женских растений, но по массе уступают им почти в 2 раза.

На литорали мористых районов губ и бухты распределение фертильных *F. vesiculosus* носит мозаичный характер. В губе открытого типа доминируют мужские растения, а в губе закрытого типа – женские, что, возможно, является результатом разного волнового режима. Мозаичное распределение особей, как наземных, так и обитателей водной толщи, замечено некоторыми авторами (Hutchinson, 1953; Риклефс, 1979; Гиляров, 1990).

В губе открытого типа женские растения становятся половозрелыми в возрасте 4 лет, а в губе закрытого типа – 3 лет. Возможно, что высокая волновая активность тормозит раннее созревание рецептакулов на женских особях. Исключение составляют фертильные *F. vesiculosus* бухты Прибойной, которые становятся половозрелыми в возрасте 2 лет. О возможности раннего достижения фертильности упоминает Н.Е. Толстикова (1974), ко-

торая относит такие фукусы к быстрорастущим. По мнению некоторых авторов (Кузнецов, 1960; Толстикова, 1974; Максимова, 1979; Кузнецов, Шошина, 2003), *F. vesiculosus* становятся половозрелыми в 3–4 года, что и наблюдается у женских растений.

Наиболее продолжительный репродуктивный период отмечается у женских растений в бухте Прибойной и составляет 11 лет. В губе открытого типа этот показатель равен 4 годам, а в губе закрытого типа – 8 годам. Как видно из приведенных результатов, волновая активность влияет на продолжительность репродуктивного периода у *F. vesiculosus* с женскими рецептакулами.

Размерно-весовые показатели женских растений различаются как в мористых районах губ, так и в бухте. Отмечено, что размеры водорослей варьируются от 25 см в губе открытого типа до 75 см в губе закрытого типа. В бухте длина слоевища составляет 50 см. Наибольшая масса – 480 г – также характерна для фукусов губы закрытого типа. В бухте Прибойной этот показатель не превышает 50 г.

Отмечено, что в поселении *F. vesiculosus* среди фертильных водорослей количество разновозрастных женских особей варьируется. Как правило, наибольшая их численность приходится на возраст 5–7 лет в мористом районе губы открытого типа и 5–10 лет в губе закрытого типа. Отмечено, что у фукусов старших возрастов количество женских рецептакулов и их масса больше, чем у растений в начале фертильного периода. И это характерно для губ обоих типов. У растений бухты Прибойной наибольшее количество женских рецептакулов приходится на средние возрастные группы, т.е. 4–8 лет. Отмечено, что в бухте Прибойной и в губе закрытого типа количество женских рецептакулов у фукуса пузырчатого в 1,2 раза больше, чем мужских, тогда как в губе открытого типа женских растений по численности особей и по количеству рецептакулов меньше, чем мужских.

Распределение женских особей на литорали мористых районов и в бухте мозаичное. Как было отмечено (Риклефс, 1979; Одум, 1986; Кузнецов, Шошина, 2003), соотношение между разнополюми растениями в поселениях *F. vesiculosus* очень редко составляет 1:1. Этот показатель варьируется в зависимости от местообитания водорослей. Об этом говорится в исследованиях авторов, которые приводят данные о соотношении женских и мужских растений в поселениях фукуса пузырчатого различных районов, которое было равно 0,87:1 в поселении вида в Балтийском море и 1,9:1 – в Северном море (Kalvas, Kautsky, 1993). Это подтверждается проведенными нами наблюдениями в губах открытого и закрытого типов, а также в бухте Прибойной.

Таким образом, при изучении репродуктивных характеристик фертильных *F. vesiculosus* мористых районов губ и бухты отмечено, что репродуктивный период у половозрелых растений в губе закрытого типа самый продолжительный. В губах обоих типов созревание рецептакулов на жен-

ских растениях происходит в разное время, а на мужских этот момент совпадает по времени. На созревании женских и мужских рецептакулов у фукуса пузырчатого сказываются своеобразные условия мористых районов, связанные, прежде всего, с волноприбойным режимом, которые стимулируют или ингибируют этот процесс. Размеры и масса фертильных *F. vesiculosus* в мористых районах губ невысокие. Распределение фертильных растений носит мозаичный характер. В губе открытого типа преобладают мужские растения, а в губе закрытого типа – женские.

Средний район

В губе открытого типа мужские растения становятся половозрелыми в возрасте 4 лет, что на год позже, чем в губе закрытого типа. В результате, репродуктивный период у мужских растений в губе открытого типа на год короче. Наибольшее количество мужских растений приходится на возраст 10 лет в губе закрытого типа, где в этой возрастной группе отсутствуют женские растения. В губе открытого типа во всех возрастных группах, кроме 4 и 8 лет, численность мужских растений составляет 50%. Наибольшее количество рецептакулов у мужских растений приходится на возраст 7 лет. Отмечено, что в губе закрытого типа у *F. vesiculosus* в возрасте 8 и 9 лет мужские рецептакулы отсутствуют. В губе открытого типа у мужских растений рецептакулы по массе в 9,6 раза тяжелее, чем у фукусов в губе закрытого типа.

Как показали результаты исследований, женские растения становятся половозрелыми в возрасте 4 лет в губах обоих типов. Репродуктивный период у женских водорослей продолжается 4 года в губе закрытого типа и 7 лет в губе открытого типа. Причина этого, скорее всего, не зависит от волнового режима, который в средних районах губ практически одинаков. Возможно, что средний район губы открытого типа является наиболее благоприятным для развития женских растений, чему могут способствовать локальные условия, которые здесь сформировались на протяжении длительного периода.

Отмечено, что количество разновозрастных женских фукусов в губах различно. В губе закрытого типа наибольшее количество женских растений приходится на возраст 6 и 8 лет, а в губе открытого типа – на 8 лет. В губе закрытого типа наибольшее количество рецептакулов у женских фукусов в возрасте 6 лет, а в губе открытого типа – 8 лет. Отмечено, что в губе закрытого типа у фукуса пузырчатого в возрасте 7, 9 и 10 лет отсутствуют женские рецептакулы. У *F. vesiculosus* губы закрытого типа масса женских рецептакулов в 3 раза больше, чем у растений в губе открытого типа. В губе закрытого типа по количеству экземпляров женские особи уступают мужским растениям. На женских растениях формируется в 2,9 раза меньше рецептакулов, чем на мужских. Количество женских и мужских растений в губе открытого типа равно, кроме возраста 8 лет, когда мужские растения отсутствуют.

В размерно-весовых показателях женских растений из губ открытого и закрытого типов наблюдаются некоторые различия. В губе закрытого типа у растений с женскими рецептакулами длина слоевища постепенно увеличивается, достигая наибольшего значения в возрасте 8 лет, а в губе открытого типа – 10 лет. В губе открытого типа по массе женские водоросли в 2 раза тяжелее, чем в губе закрытого типа. Возможно, что это связано с тем, что на растениях в губе открытого типа больше (в 4,3 раза) женских рецептакулов, чем в губе закрытого типа.

Таким образом, отмечено, что у *F. vesiculosus* с мужскими рецептакулами в среднем районе губы закрытого типа продолжительность репродуктивного периода такая же, как и в мористом районе, тогда как в губе открытого типа этот показатель у фертильных фукусов увеличивается на 3 года, по сравнению с мористым. В среднем районе губы закрытого типа на фертильных растениях быстрее (на 1 год) созревают мужские рецептакулы, а в губе открытого типа – одновременно. Отмечено, что в губе закрытого типа рецептакулы у женских растений крупнее мужских, а в губе открытого типа наблюдается обратная тенденция. В губе закрытого типа размерно-весовые показатели у фертильных *F. vesiculosus* выше, чем у этих же растений в губе открытого типа. В распределении фертильных фукусов на литорали средних районов губ наблюдается мозаичность. В среднем районе губы открытого типа явного доминирования мужских или женских растений нет, но за счет того, что в возрасте 8 лет мужские растения отсутствуют, женские особи имеют численное преимущество. В губе закрытого типа по численности и по количеству рецептакулов преобладают мужские растения.

Кутовой район

В кутовых районах губ открытого и закрытого типов из-за ослабления интенсивности волноприбойного движения воды создаются благоприятные условия для фертильных *F. vesiculosus*. В губах обоих типов мужские растения становятся половозрелыми в возрасте 3 лет. Протяженность репродуктивного периода у фукусов губы открытого типа – 8 лет, а в губе закрытого типа – 10 лет. В губе закрытого типа у мужских особей наибольшее количество рецептакулов отмечено в возрасте 5–9, 11 и 12 лет, а в губе открытого типа – 6 и 7 лет. Фертильные растения губы закрытого типа имеют большее (в 1,4 раза) количество мужских рецептакулов, чем в губе открытого типа. В губе открытого типа у мужских растений масса рецептакулов почти в 2 раза больше, чем в губе закрытого типа.

По размерно-весовым показателям мужские растения губы закрытого типа заметно отличаются от этих же водорослей губы открытого типа. Так, в губе закрытого типа длина слоевища у мужских фукусов в 2 раза, а масса в 2,6 раза больше, чем в губе открытого типа.

В губе закрытого типа созревание женских рецептакулов происходит в возрасте 3 лет, что на 2 года раньше, по сравнению с фукусами в губе от-

крытого типа. Раннее наступление половозрелости у женских растений в губе закрытого типа увеличивает репродуктивный период до 9 лет. В губе открытого типа женские растения становятся фертильными в возрасте 5 лет. Репродуктивный период из-за небольшого количества женских фукусов в пробах установить не представляется возможным. В губе закрытого типа наибольшее количество женских особей приходится на возраст 6 и 9 лет. Количество рецептакулов на женских растениях увеличивается до 9 лет, а затем уменьшается. В кутовом районе губы закрытого типа на растениях формируется в 1,6 раза больше женских рецептакулов, чем в губе открытого типа. Длина слоевища у женских водорослей в губе закрытого типа в 2,5 раза, а масса в 4,3 раза превышает данные показатели у растений в губе открытого типа. Можно отметить, что наиболее оптимальными для произрастания женских водорослей являются условия кутового района губы закрытого типа.

Таким образом, длительность репродуктивного периода и наступление фертильности *F. vesiculosus* в губах открытого и закрытого типов, а также в бухте Прибойной зависят от локальных условий произрастания. Причем прослеживается обратно пропорциональная зависимость протяженности репродуктивного периода от гидродинамики. Распределение на литорали фертильных *F. vesiculosus* носит мозаичный характер. Причины вариабильности в половой структуре поселений, вероятно, связаны с локальными условиями, которые формируются в период прорастания растений, на что указывает часто наблюдаемое в том или ином возрасте наличие только женских или только мужских фукусов. В основном в губе закрытого типа в популяции *F. vesiculosus* среди фертильных водорослей доминируют женские растения, а в губе открытого типа – мужские.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что интенсивность волноприбойного движения воды как фактора внешней среды оказывает большое влияние на фукусовые водоросли. Под влиянием этого фактора могут изменяться продолжительность жизни и репродуктивный период, соотношение полов, размерно-весовые характеристики, морфология фукусов. Данное воздействие играет большую роль в распределении водорослей в литоральной зоне и величине проективного покрытия.

Полученные сведения о размерно-весовых показателях *Fucales*, отражающие формирование слоевища на протяжении всего онтогенеза растений и накопление биомассы в различных местах произрастания, а также репродуктивные характеристики этих водорослей позволяют оценить состояние альгоценозов, перспективы восстановления зарослей водорослей после воздействия различных антропогенных факторов.

ВЫВОДЫ

1. Возрастные и размерно-весовые показатели *F. vesiculosus* и *A. nodosum* возрастают с уменьшением интенсивности волноприбойного движения воды от мористого района к кутовому в губах открытого и закрытого типов.
2. Возрастные и размерно-весовые показатели *F. distichus* в губе открытого типа увеличиваются от кутового района к мористому, а в губе закрытого типа уменьшаются.
3. Размеры и возраст *F. serratus* в губах открытого и закрытого типов увеличиваются от кутового района к мористому.
4. Под воздействием волноприбойного движения воды изменяются форма таллома, количество и размеры пузырей, что, по-видимому, является адаптацией к воздействию данного фактора.
5. Волноприбойное движение воды влияет на протяженность репродуктивного периода и не влияет на сроки наступления фертильности и соотношение разнополюх растений.
6. Поселение мужских и женских особей *F. vesiculosus* носит неравномерный мозаичный характер с доминированием в губе открытого типа мужских растений, а в губе закрытого типа – женских.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Прохорова С.А. Изменения размерно-возрастных параметров фукоидов губы Дроздовка (Баренцево море) под влиянием фактора волновой гидродинамичности // Тезисы докл. Всесоюз. конференции «Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря», июль 1986 г. – Мурманск, 1986. – С. 151–152.
2. Прохорова С.А. Толерантность *Fucus vesiculosus* L. к фактору волновой гидродинамичности // Тез. докл. науч. конференции МГПИ, апрель 1994 г. – Мурманск: МГПИ, 1994. – С. 25.
3. Прохорова С.А. Половая структура поселений *Fucus vesiculosus* L. на литорали Восточного Мурмана Баренцева моря // Тез. докл. конференции «Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых», октябрь 1995 г. – Мурманск, 1995. – С. 84.
4. Прохорова С.А. Фукусовые водоросли – как объект мониторинга окружающей среды // Тез. докл. науч. конференции МГПИ, апрель 1996 г. – Мурманск: МГПИ, 1996. – С. 38.
5. Прохорова С.А. Зависимость возрастной структуры фукоидов от фактора волновой гидродинамики // Тез. докл. международной конференции «Современное состояние планктона и бентоса, проблемы сохранения биоразнообразия Арктических морей», апрель 1998 г. – Мурманск, 1998. – С. 95.

6. Прохорова С.А. Размерно-возрастная структура *Fucus vesiculosus* и *F. distichus* губ открытого и закрытого типа (Восточный Мурман, Баренцево море). (В печати «Ученые записки МГПУ. Биологические науки». 2004. Вып. 2).
7. Прохорова С.А. Возрастная структура *Fucales* Восточного Мурмана // Тез. докл. конференции «Актуальные проблемы научно-исслед. работы в средней и высшей школе», апрель 2002 г. – Мурманск: МГПИ, 2003. – С. 59–62.

Подписано в печать 09.11.2004 г. Формат 60×84 ¹/₁₆.

Бумага офсетная. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 1,6. Тираж 100 экз.

Редакционно-издательский отдел (РИО) МГПИУ.

183720, г. Мурманск, ул. Капитана Егорова, 15.