

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи

РЫЖИК ИННА ВАЛЕРИЕВНА

**МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ
ВОДОРΟΣЛЕЙ ИЗ РАЗНЫХ БИОТОПОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

Специальность 25.00.28 – “океанология”

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск – 2005

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

Научный руководитель:

кандидат биологических наук

Г.М. Воскобойников

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук

кандидат биологических наук

Е.В. Шошина

В.В. Ларионов

Ведущая организация:

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

Защита состоится 01 июня 2005 г. в _____ часов на заседании
диссертационного совета Д 002.140.01 Мурманского морского
биологического института по адресу:

183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17

факс: (8152) 25-39-94

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

Автореферат разослан “_____” _____ 2005 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

кандидат географических наук

Е.Э. Кириллова

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы Водоросли-макрофиты – это важнейшие первичные продуценты в прибрежной зоне морей. Образуя обширные заросли вдоль побережья, они являются местом размножения, нагула и убежищем для многих видов рыб и беспозвоночных. Макрофиты используются организмами-фитофагами, продукты их разрушения становятся источником питания для детритофагов, а слизистые покровы – благоприятной средой для развития сапрофитных бактерий. Они представляют интерес для различных отраслей промышленности (от медицины до сельского хозяйства) как источник биологически активных веществ. Важна роль макрофитов, как природных биофильтров, очищающих среду от тяжелых металлов и других токсикантов.

В представленной работе исследовано влияние факторов внешней среды на различные уровни организации морских макрофитов северных широт: от клеточного до популяционного. Полученные данные вносят вклад в понимание механизмов адаптации и регуляции роста под воздействием факторов внешней среды не только водорослей, но и всех живых организмов. В настоящее время возрос интерес к Баренцевоморскому бассейну как к району богатому биологическими и энергетическими ресурсами. Активный промысел, антропогенное воздействие могут привести к нарушениям естественных биоценозов.

Данное исследование приобретает особую актуальность, поскольку позволяет оценить перспективы развития морских экосистем Арктики при изменении климатических условий, а также в связи с предполагаемым расширением добычи биоресурсов и полезных ископаемых в шельфовой зоне. Цель работы: определение морфо-функциональных особенностей промысловых видов бурых водорослей из разных биотопов, формирующихся под влиянием абиотических факторов (интенсивность движения воды, тип субстрата, соленость, освещение).

Основные задачи работы - определение влияния гидродинамического режима, типа субстрата, солености, отсутствия освещения на:

1. видовой состав, структуру и развитие фитоценозов
2. размерно-весовые показатели промысловых видов макрофитов
3. состав фотосинтетических пигментов
4. морфологию тканей и ультраструктуру клеток

Научная новизна Получены новые данные, расширяющие представления по влиянию гидродинамического режима, типа субстрата, солености и уровня освещения на морфологию, ультраструктуру, фотосинтетический аппарат, структуру и скорость восстановления фитоценозов промысловых видов макрофитов Баренцева моря. Впервые показано, что водоросли высоких широт в условиях полярной ночи сохраняют жизнеспособность за счет запасенных ранее питательных веществ.

Практическое значение

Полученные данные могут быть использованы при организации промысловых работ, разработке биотехники культивирования водорослей, мероприятий,

направленных на восстановление деградированных районов, прогнозировании последствий экологических катастроф и изменений окружающей среды. Возможно включение материалов диссертации в курс лекций и лабораторных занятий по дисциплинам «Морская ботаника», «Гидробиология» в высших учебных заведениях.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на конференциях молодых ученых ММБИ (2001-2004 гг.), международной конференции «Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны (г. Азов, 2003), 3 и 4 международных конференции «Комплексные исследования природы Шпицбергена» (Мурманск, 2003, 2004), международной конференции “Актуальные проблемы современной альгологии” (Харьков, апрель, 2005), на семинарах лаборатории альгологии ММБИ (2003-2005 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ.

Благодарности Выражаю благодарность администрации Мурманского морского биологического института и лично директору академику РАН Г.Г. Матишову за поддержку и внимание при выполнении работы.

От всей души хочется поблагодарить своего научного руководителя к.б.н. Григория Михайловича Воскобойникова, а также к.б.н. Михаила Владимировича Макарова, которые в процессе моей работы делились богатым опытом и навыками, давали ценные советы и рекомендации при проведении исследований. Сердечную благодарность выражаю друзьям и коллегам к.б.н. О.В. Степаньяну, А.А. Метельскому, С.В. Малавенда, к.ф.н. Е.Д. Облучинской, к.б.н. С.Ф. Марасаеву, к.б.н. Е.И. Дружковой, к.г.-м.н. М.В. Митяеву, к.г.н. М.В. Герасимовой, Т.Г. Ишкуловой, Д.Г. Ишкулову, оказавшим большую помощь в работе.

Структура и объем диссертации Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 176 страницах, включает 51 рисунок, 1 таблицу. Список цитируемой литературы включает 206 работ, из которых 88 на иностранных языках.

Глава1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Первый раздел обзора посвящен описанию географических, климатических, гидрологических и гидрохимических особенностей района исследования. Во втором разделе рассмотрены эколого-биологические характеристики макроводорослей – объектов исследования. В третьем - дан обзор материалов, посвященных влиянию основных абиотических факторов, таких как освещенность, тип субстрата, интенсивность движения воды и соленость. Особое внимание уделено влиянию совокупности воздействия этих факторов на морфо-функциональные характеристики водорослей.

Глава2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Методы отбора проб и выделения биотопов

Сбор материала осуществлялся в летний период. Для анализа состояния фитоценозов было выбрано по 3 участка на литорали губы Ярнышная и

Дальнезеленецкая, в бухте Прибойная – 1 участок (рис.1). На каждом участке оценивали преобладающий тип субстрата, уклон дна, степень прибойности, характер распределения водорослей по литорали: ширину водорослевого пояса, основные ассоциации, проективное покрытие. Качественный и количественный состав фитоценозов определяли с использованием рамок 0.25 м² (по 3 с каждого горизонта литорали). Объекты исследований - промысловые бурые водоросли *Fucus vesiculosus* L., *F. distichus* L., *F. serratus* L., *Laminaria saccharina* (L.) Lamour.

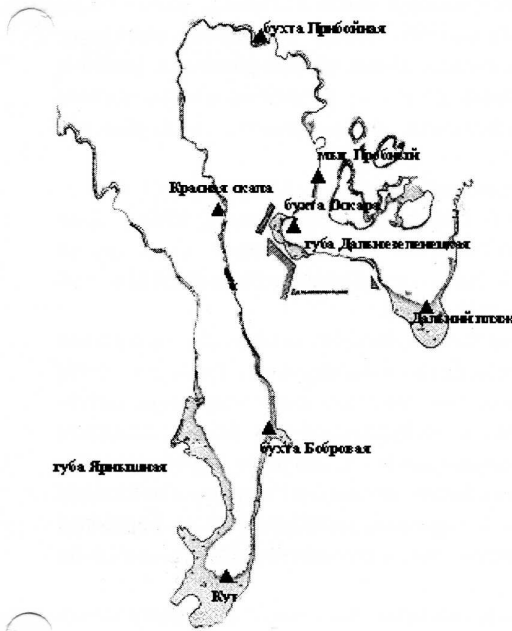


Рис. 1. Карта-схема района исследования

Процессы восстановления фитоценозов исследовались в течение 2001-2004 гг. в двух точках верхнего горизонта литорали губы Ярнышная: бухта Бобровая и район Красной скалы, отличающихся по степени волно-прибойного движения воды.

Анализировались проективное покрытие, видовой состав, общее число растений и масса каждого вида на контрольных и опытных участках. У доминирующего вида определяли число дихотомий, массу и длину каждого экземпляра. Опытные площадки в начале эксперимента полностью освобождались от растительности. Контролем служили располагающиеся рядом ненарушенные участки. Всего было проанализировано 12 площадок.

Измерение интенсивности движения воды

Интенсивность движения воды определялась методом гипсовых шаров (Хайлов и др., 1988) в летне-осенний период 2004 г. Шары закреплялись на поверхности камней и размещались в разных горизонтах литорали в куту, бухте Бобровой, Красной скале (губы Ярнышная), мысе Пробном, бухте Оскара, Дальнем пляже (губы Дальнезеленецкая), бухте Прибойная. Экспозиция составляла 24 часа. Степень прибойности исследованных районов определяли по классификации Е. Гурьяновой с соавт. (1930).

Влияние интенсивности движения воды

Для исследования водоросли отбирались из семи точек, отличающихся по интенсивности движения воды и типу грунта (рис.1).

Для фукусовых водорослей определялись возрастная группа (по числу дихотомических ветвлений: в первую группу входили водоросли с 1-3 дихотомическими ветвлениями, во вторую - с 4-7, в третью - с 8-10 ветвлениями).

В качестве физиологических показателей определяли: длину и массу целого растения и отдельных частей таллома (апекса - верхняя часть таллома, средней части - 3-е ветвление от стволика у второй группы и 5-е ветвление у третьей возрастной группы, и стволик - нижняя часть таллома), долю сухого вещества (%), удельную поверхность (см²/г). Для *L. saccharina* отбирали растения возраста 0+ и 2+. Анализировались: длина целого растения, длина и ширина пластины, длина стволика, длина и диаметр ризоидов, относительное содержание сухого вещества, удельная поверхность, содержание фотосинтетических пигментов.

Содержание сухого вещества рассчитывалось в процентах от сырой массы по стандартной методике (Баславская, Трубецкова, 1964). Для определения удельной поверхности сверлом определенного диаметра (с точностью до 0.1 мм) вырезались диски, которые взвешивались для определения сырой массы (с точностью 0.001 г).

Качественный и количественный состав фотосинтетических пигментов исследовали по модифицированным методикам (Пигменты..., 1964; Ли, 1978; Маслова и др., 1986). В ходе экспериментов определялось содержание беттакаротина, виолаксантина, фукоксантина, хлорофиллов *A* и *C*. Количественные определения индивидуальных каротиноидов проводились на спектрофотометре "Specord UV-VIS" (Carl Zeiss, Германия). Хлорофиллы *a* и *c* определяли в смеси пигментов спектрофотометрически, их содержание рассчитывали по формулам (Jeffrey, Humphrey, 1975). Расчет концентрации пигментов производился на грамм массы сырого таллома.

Общее количество проанализированных растений: для фукусовых водорослей - 2000 экземпляров, для *L. saccharina* - 200 экземпляров.

Влияние солёности воды

Для эксперимента использовались сеголетние растения *L. saccharina* (возраст 0+), апексы *Fucus vesiculosus* и *F. serratus*. Водоросли инкубировались в лаборатории при температуре 8 - 10°C, фотопериоде 24:0 (свет:темнота), с воздушной барботацией среды. Замена воды осуществлялась 1 раз в 2-е суток. Растворы получали путем разбавления дистиллированной водой или упариванием морской воды с последующим дополнительным определением солёности.

Апексы *F. vesiculosus*, *F. serratus* предварительно выдерживали в течение 3 дней в морской воде для заживления раневых поверхностей, затем помещали в воду солёностью 2; 8.5; 17; 33 (контроль); 40; 50 ‰ на 28 дней.

L. saccharina культивировалась в течение 24 дней при солености 11, 17, 25, 33‰. Для оценки изменений каждые три дня и в конце эксперимента проводили измерения сырой массы (для всех видов) и относительной скорости роста (*F. vesiculosus*, *F. serratus*). Для расчета относительной скорости роста использовали формулу: $RGR = (\ln A_2 - \ln A_1) / T * 100\%$, где A_1 – начальный размер объекта исследований, A_2 – конечный размер объекта исследований, T – время, между началом и концом эксперимента (сутки) (Coombs et al., 1985).

Определение площади поверхности макроводорослей производилось с использованием компьютерной системы анализа изображения (Luning, 1992). В конце эксперимента фиксировались морфологические изменения, анализировалось изменение сырой и сухой массы, пигментного состава (*L. saccharina*). В каждом варианте опыта использовалось по 10 экземпляров водорослей каждого вида.

Влияние отсутствия освещения

2-3-летние талломы *F. vesiculosus* и *F. serratus* помещались в контейнеры в море на глубине 1 м от поверхности воды. Контейнеры представляли собой проволочный каркас, обшитый черным и белым материалом. Контейнеры из черного материала пропускали около 5% проходящего света, из белого - 65%. Продолжительность экспериментов составляла 15 дней и 30 дней. По окончании опыта состав фотосинтетических пигментов и состояние структуры клеток водорослей, находившихся в эксперименте, сравнивались с растениями из природных зарослей, собранными в зимний (в конце полярной ночи) и летний периоды.

У *L. saccharina* использовали высечки из различных частей таллома возраста 2+ (зона роста, центральная часть пластины и волан), которые после предварительной акклиматизации в нормальных условиях, помещались в черные непрозрачные боксы при температуре 8 - 10°C с постоянным перемешиванием воды. Смена воды в боксах осуществлялась каждые два дня. Длительность эксперимента составляла 14 дней. До и после эксперимента у дисков измерялась толщина, сырая и сухая масса, определялся состав и соотношение фотосинтетических пигментов, описывался цвет, изменение формы, появление некротических пятен на высечках. В качестве контроля использовались водоросли, собранные в природе в начале и конце эксперимента.

Фиксацию для электронно-микроскопических исследований проводили с использованием стандартной методики (Уикли, 1975), модифицированной для световых и электронно-микроскопических исследований водорослей (Воскобойников, 1982).

Полутонкие срезы после окраски толуидиновым и метиленовым синим заключали в канадский бальзам, постоянные препараты исследовали на световом микроскопе Carl Zeiss (увеличение 7x25; 7x 40; 7x100). Ультратонкие срезы контрастировали насыщенным раствором уранил-ацетата и цитратом свинца (Reinolds, 1963) и исследовали на электронном микроскопе JEM-100B ("JEOL") при ускорении напряжением 80кВт.

Для получения фотоснимков с полутонких срезов использовались микроскоп ЕС БИМАМ Р-11-1; цифровая видеокамера JVC ТК-С1381; микрофотонасадка МФН 11; компьютер ТХ 233 ММх; программное обеспечение “ВидеоТест-Альбом”.

Статистическая обработка материала проводилась с использованием программы “EXCEL”. Для сравнения признаков использовали критерий Колмогорова-Смирнова (при 0.05% уровне достоверности).

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Типы фаций и характерные для них биоценозы

В районе исследования выделены в зависимости от прибойности и характера грунта три основные фации и общие закономерности их расположения. **Фация мягких грунтов**, которая представлена в куту, в бухте Бобровая (губа Ярнышная), в бухте Оскара и в районе Дальнего Пляжа (губа Дальнезеленецкая), обычно располагается в вершинах губ, в которых практически отсутствует волно-прибойное движение воды (рис. 2), за счет впадения ручьев идет сильное опреснение и вынос большого количества осадочного вещества, в том числе и органики. Воды ручьев обеспечивают приток биогенов, однако доступность их снижается из-за отсутствия прибойного движения воды, нарушается прямая стратификация водорослей. Отмечается выпадение некоторых зарослеобразующих видов. В зависимости от характера грунта меняется соотношение видов, на участках лишенных твердых грунтов доминируют однолетние зеленые, бурые, красные водоросли. Биомасса макрофитов составляет до 3.5 кг/м². В вершинах губ на мягких грунтах отмечается более значительная сезонная динамика видов и биомассы, чем в центральной части губы на камнях и скалах.

Фация каменистых россыпей - представлена в районе Красной скалы и на мысе Пробном (рис. 1). При продвижении к мористой части ширина литоральной зоны уменьшается, уклон дна увеличивается. Фация располагается в средней части губ, для которых характерны незначительная сезонная динамика солености воды, степень прибойности II-III (рис. 2). На большинстве участков литорали отмечается четкое чередование пояса фукоидов: верхний горизонт занимает пояс *F. vesiculosus*, средний – *F. distichus*, нижний – *F. serratus*. Биомасса доминирующих видов до 9.5 кг/м².

На открытом побережье (бухте Прибойная) выделена **фация скал**, сложенная из коренных скальных пород (гранита и гнейса). Характерна для открытых побережий с постоянным сильным прибоем (рис. 2), морской соленостью воды (33-34‰). Водоросли произрастают в относительно защищенных местах. В ходе исследования выделено три типа литоральных ванн: 1 тип – в зоне супралиторали и верхнем горизонте литорали. Здесь преобладают зеленые водоросли *Enteromorpha sp.*, *Acrosiphonia sp.*, изредка встречается *F. vesiculosus*. 2 тип – располагаются в верхнем и среднем горизонте литорали. Основными видами являются – *F. vesiculosus*, *F. distichus*, *Ectocarpus*

sp., *Chordaria flagelliformis*, *Porphyra laciniata*, *Devaleraea ramentacea*, *Dilsea edulis*, *Palmaria palmata*, *Rhodomela lycopodioides*, *Ceramium arborescens*, корковые водоросли. В 3 типе (нижний горизонт) преобладают ламинариевые водоросли *L. saccharina*, *L. digitata*, *Alaria esculenta* возраста 0+ и 1+, корковые красные водоросли *Lithothamnion sp.* Для этой фации свойственно развитие супралиторальной зоны, переход водорослей из сублиторали в нижний горизонт литорали.

По видовому составу водорослей фации каменистых россыпей и скал более богаты, чем фации мягких грунтов. Так, в бухте Прибойная наиболее массово представлены водоросли отд. Rhodophyta (насчитывается более 17 родов) и отд. Phaeophyta (12). В то же время на фации мягких грунтов, особенно районах впадения ручьев наиболее богато представлен отд. Chlorophyta. Это согласуется с ранее проведенными исследованиями (Блинова, 1966; Возжинская, 1967; Шошина, Аверинцева, 1994).

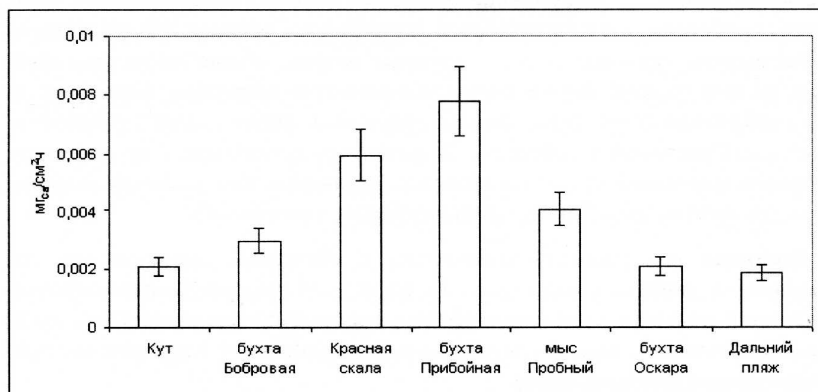


Рис. 2. Интенсивность движения воды в местах исследований.

Таким образом, основные изменения в фитоценозах обусловлены интенсивностью движения воды и типом субстрата. В местах с сильным волно-прибойным движением воды преобладают каменистые грунты, четко выражена супралиторальная зона, в литоральной зоне биомасса фитоценозов снижается, водоросли концентрируются в литоральных ваннах, расщелинах между скалами. В кутовых участках губ в местах впадения ручьев скорость осадконакопления выше, чем в районах с сильным волно-прибойным движением, что ведет к уменьшению твердого субстрата, и способствует изменению видового состава.

3.2. Морфо-функциональные характеристики фукусовых и ламинариевых водорослей и их изменение под влиянием интенсивности движения воды

Laminaria saccharina

Как показало данное исследование, водоросли, произрастающие в местах с различной интенсивностью движения воды, имеют значительные отличия во внешнем и внутреннем строении талломов.

В местах с интенсивным волноприбойным движением воды развивается особая ремневидная форма таллома. Узкая, более плотная и толстая пластина позволяет эффективнее противостоять разрушительному действию волн. По мере снижения интенсивности движения воды происходит увеличение соотношения ширины пластины к длине: в бухте Прибойная соотношение составляет около 11%, мыс Пробный – 20%, бухте Оскара - 35-43%.

У водорослей из мест с менее интенсивным движением воды на пластине выделяется волан, бугристая и центральная части, пластина гофрированная со складками. Значительные изменения происходят также в стволике и ризоидах. Была выявлена обратно пропорциональная зависимость длины стволика *L. saccharina* от интенсивности движения воды. В затишных местах в глубине зарослей более длинные стволики позволяют формировать “мозаику” в расположении растений, обеспечивая равномерное освещение талломов. На морфометрические характеристики ризоидов влияет взаимодействие двух факторов: прибойности и типа субстрата. В прибойных районах, где субстратом являются выходы скальных пород и крупные валуны, общая длина ризоидов меньше, но они крупнее, имеют большое количество ветвлений, формируется подошвообразная структура, способствующая повышению прочности прикрепления растений к субстрату. В затишных местах грунт представлен одиночными мелкими и средними камнями, ризоиды в этих условиях мелкие, у них недостаточно выработана цементирующая способность.

Удельная поверхность находится в обратной зависимости от интенсивности движения воды (рис. 3). Ее низкий уровень компенсируется значительной подвижностью воды (фактора не только механического, но и трофообразующего), положительно коррелирующего с интенсивностью внешнего обмена (Завалко, 1988).

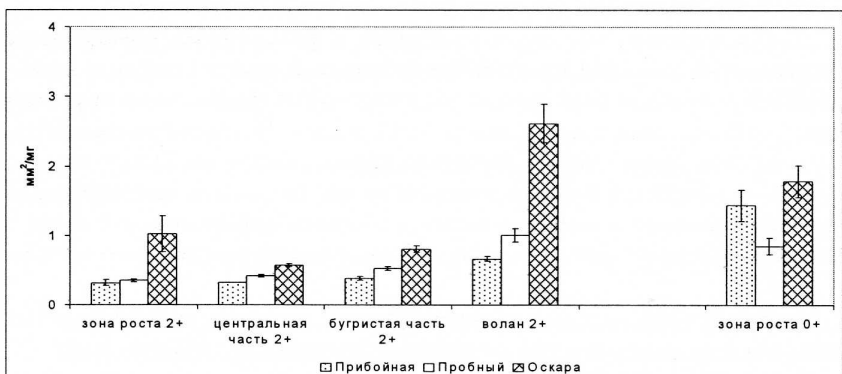


Рис. 3. Удельная поверхность частей таллома *Laminaria saccharina* из различных мест произрастания, возраст 0+ и 2+

В затишных местах у поверхности таллома увеличивается пограничный слой воды с малой степенью подвижности, затрудняющий диффузию газов и вызывающий снижение скорости поступления питательных веществ и удаления продуктов обмена. В изменении данного показателя у разных частей таллома ламинарии 2+, независимо от места произрастания, выявлена сходная тенденция: минимальная УП отмечается в зоне роста, в центральной и бугристой частях таллома она достоверно выше, максимальная – в волане. У растений 0+ величина удельной поверхности всех участков таллома одинакова.

В содержании сухого вещества в талломах ламинарии наблюдается прямая зависимость от интенсивности движения воды. В зоне роста и в волане у растений из прибойного места содержится в 4-5 раз больше сухого вещества, чем из затишного. В местах со слабым движением воды пластины хрупкие, что является следствием низкого содержания в талломах альгиновой кислоты, придающей механическую прочность (Шмелева, Хохряков и др., 1998). Независимо от места произрастания максимальное количество сухого вещества содержится в центральной части и зоне роста (рис. 4). Подобное распределение может быть следствием накопления питательных веществ и большой механической нагрузки, приходящейся на центральную часть. У молодых растений сухое вещество распределено равномерно по всей площади таллома.

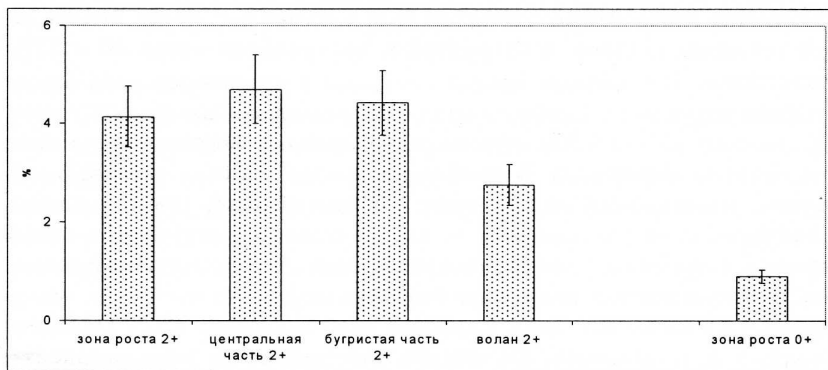


Рис. 4. Относительное содержание сухого вещества в различных частях таллома *L. saccharina* (возраст 0+ и 2+)

Анализ тканевой структуры двухлетних растений *L. saccharina* показал, что в зависимости от места произрастания и части таллома изменяются размеры клеток и соотношение корового, промежуточного слоев и сердцевины.

С внешней стороны кутикулы у растений из прибойных мест отмечается развитие эпифитов, а в кутикуле обнаруживаются группы клеток, сходные по строению с клетками корового слоя, которые предположительно возникают из-за активных процессов регенерации и могут отделяться в результате истирающего действия волн. Кутикула растений из затишных мест

равномерная, без следов разрушения и развития эпифитов.

Клетки корового слоя растений из мест с высоким волно-прибойным движением воды располагаются плотнее и имеют сильно вытянутую форму, что придает слою сходство с палисадным мезофиллом плавающих листьев высших водных растений. У растений из затишных мест коровый слой сходен с мезофиллом погруженных листьев гидрофитов, клетки округлые (отношение ширины к длине составляет 0.8, у растений из прибойных мест 0.4), располагаются рыхло. Размеры клеток внешнего ряда корового слоя у растений из прибойных мест в среднем составляют 13.0 x 5.5 мкм, в затишном месте – 8.8 x 7.1 мкм.

При увеличении интенсивности движения воды наблюдаются изменения в соотношении и строении промежуточного слоя и сердцевины. В затишном участке в промежуточном слое насчитывается до 5-7 рядов клеток, существует четкая граница между слоями, доля сердцевины составляет в среднем 20% во всех частях таллома. У растений из прибойных мест в промежуточном слое формируется до 16 рядов клеток, что способствует повышению механической прочности пластины, также сильнее развиты и располагаются более часто слизистые каналы. Четкая граница между сердцевиной и промежуточным слоем отсутствует, отмечается высокая степень структурированности сердцевины, с преобладанием гифообразных клеток, ее доля в волаке составляет 33-40% от общей толщины таллома, в бугристой и центральной части 20 и 25% соответственно. В затишных местах создается пограничный слой воды, значительно затрудняющий диффузию газов в ассимиляционные ткани (Gessner, 1955), поэтому работа более глубоко расположенных фотосинтезирующих клеток будет неэффективна. В прибойных местах, за счет турбулентной диффузии, усиливающей ассимиляцию в 2 раза (Gerard, 1982), толщина пограничного слоя уменьшается и, следовательно, доступность газов повышается. Результатом этого является увеличение слоев фотосинтезирующих клеток, и соответственно, накопление большего количества пигментов, чем у водорослей из затишных мест. Наиболее ярко выражено это у молодых растений. У исследованных двухлетних растений такая закономерность нарушается - у водорослей из точек с крайними значениями степени прибойности (I и IV) содержится сходное количество пигментов. Причиной этого могут быть более интенсивные метаболические процессы у растений из прибойных мест, что сказывается на уменьшении продолжительности жизни в среднем до трех лет. Можно предположить, что ламинария в возрасте 2+ из бухты Прибойной находится в стадии старения и, следовательно, у них происходит снижение физиологических показателей, о чем косвенно может свидетельствовать уменьшение содержания пигментов (рис. 5).

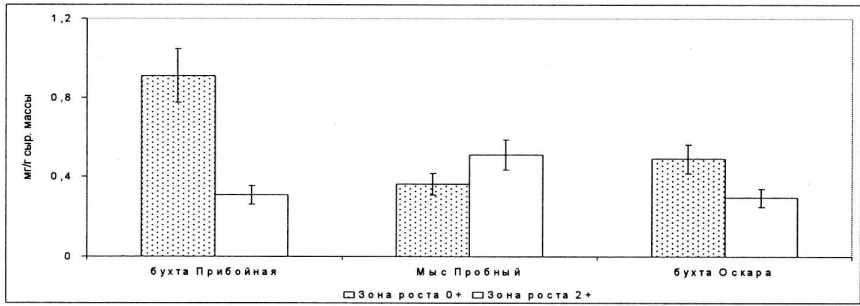


Рис. 5. Общее количество пигментов у *L. saccharina* (возраст 0+ и 2+) из разных биотопов

Концентрация пигментов по длине пластины увеличивается от зоны роста до средней части, а в старых участках вновь уменьшается. Анализ пигментного состава морфологически разных участков таллома (центральная, бугристая часть и волан) не зависимо от места произрастания показал, что у взрослых растений максимальное количество фотосинтетических пигментов накапливается в волане (рис. 6).

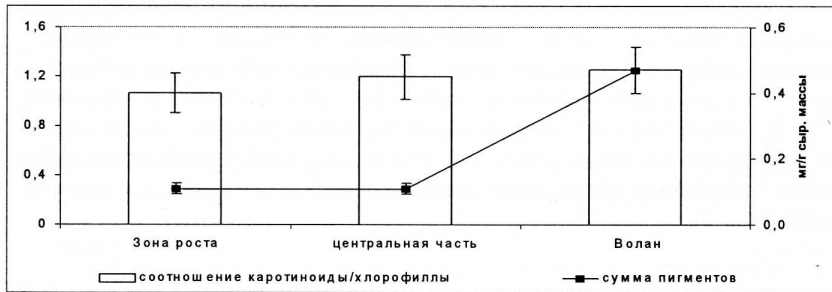


Рис. 6. Содержание фотосинтетических пигментов в различных частях таллома *L. saccharina* (возраст 2+)

В тканевой структуре стволика выделяют равномерный кутикулярный слой, коровый (состоит из 1 ряда клеток) и промежуточный слой. Клетки формируют подобие радиальных лучей высших растений. Сердцевина слабо развита, представлена округлыми на поперечном срезе клетками, погруженными в межклеточное вещество. У стволиков 0+ растений зона сердцевинки не развивается и на поперечном срезе можно выделить только промежуточный и коровый слой. У 2+ растений между промежуточным слоем и сердцевинкой существует четкая граница. Ризоид имеет сходное строение со стволиком 0+ растений. В нижней части ризоида, контактирующей с субстратом, выделяют два типа клеток – овальные, размером в среднем 10 x 7 мкм, и сильно вытянутые, размером 19 x 9 мкм. Различий в структуре тканей стволика и ризоида растений, обитающих в разных биотопах, выявлено не было.

Таким образом, морфологические и физиологические характеристики водорослей зависят от интенсивности движения воды. В условиях интенсивного движения воды у ламинарии развивается особая ремневидная форма таллома. Длина стволика, соотношение ширины и длины пластины, удельная поверхность находятся в обратной зависимости, а содержание сухого вещества и накопление пигментов в прямой зависимости от интенсивности движения воды.

Фукусовые водоросли

Размеры растений зависят от локальных условий местообитания (сочетания особенностей рельефа (наличие расщелин, литоральных ванн, уклон дна), интенсивности движения воды, присутствия опреснения).

В условиях интенсивного движения воды может происходить обрыв талломов. Например, вдоль губы Ярнышной размер растений *F. vesiculosus* уменьшается с увеличением интенсивности движения воды. Однако, на открытом побережье (бухта Прибойная) длина растений достоверно не отличается от кутовых участков. Это может быть следствием произрастания водорослей в расщелинах, где создаются “условно затишные” места и формируется специфический фитоценоз.

У всех исследованных видов наибольшее содержание сухого вещества наблюдается в стволике и средней части таллома. На стволике лежит основная механическая нагрузка по закреплению и удержанию талломов на субстрате. Средняя часть участвует в процессах фотосинтеза и частично в запасании веществ. В апикальной части идут активные процессы деления, клетки имеют тонкие покровы и содержание сухого вещества минимально. Четкой зависимости изменения содержания сухого вещества от интенсивности движения воды не выявлено (рис. 7).

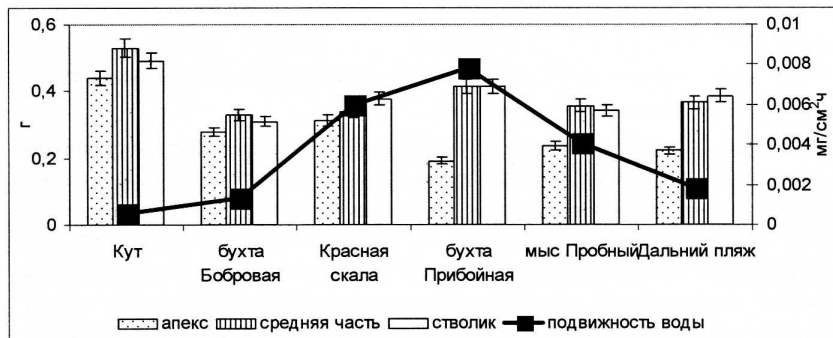


Рис. 7. Изменение содержания сухого вещества в различных частях таллома *F. vesiculosus* в зависимости от степени прибойности.

Величина удельной поверхности у *F. vesiculosus* обратно пропорциональна интенсивности движения воды (рис. 8). У *F. distichus* и *F. serratus*, произрастающих в губах открытого типа, данная тенденция

сохраняется. В процессе онтогенеза отмечаются два направления изменения величины удельной поверхности. В затишных и прибойных местах ее максимум достигается на начальных этапах развития, в дальнейшем не изменяется.

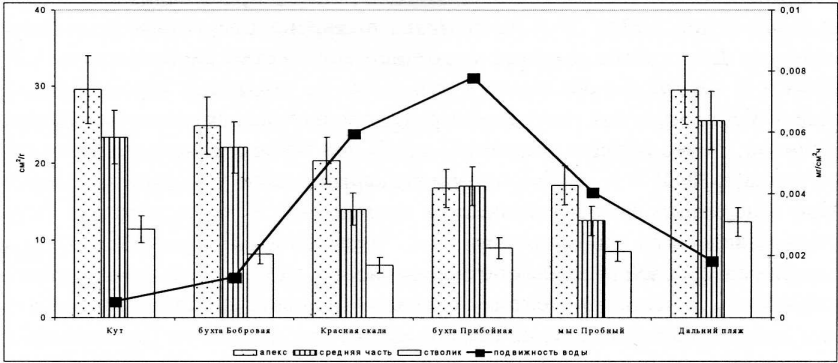


Рис. 8. Изменение удельной поверхности частей таллома *F. vesiculosus* в зависимости от степени прибойности.

В местах со степенью прибойности II-III величина показателя в процессе онтогенеза уменьшается.

Сравнение трех литоральных видов по количеству фотосинтетических пигментов (Хл А, Хл С, суммы каротиноидов) выявило уменьшение их содержания в ряду *F. vesiculosus* - *F. distichus* - *F. serratus* (рис. 9). Однако соотношение суммы каротиноидов к сумме хлорофиллов у *F. vesiculosus* и *F. serratus* достоверно не отличается. У *F. distichus* это соотношение меньше.

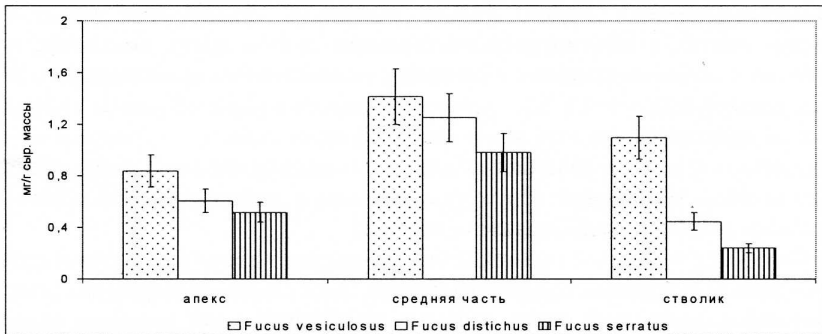


Рис. 9. Содержание суммы фотосинтетических пигментов в различных частях таллома у фукусовых водорослей

В апикальной части и в стволике в ряду *F. vesiculosus* - *F. distichus* - *F. serratus* идет уменьшение суммы каротиноидов и содержания Хл А. В средней части таллома в ряду *F. vesiculosus* - *F. distichus* - *F. serratus* общее количество пигментов уменьшается за счет снижения Хл А. Можно предположить, что

кроме видовых особенностей, в период отлива у глубоководного *F. serratus* происходит фотовыцветание (фотодеструкция) пигмента под действием света высокой интенсивности, которое заключается в потере до 80% фотосинтетических пигментов в течение 4-5 часов пребывания на солнце (Титлянов и др., 1978). У *F. vesiculosus* выявлено отсутствие подобных изменений. Достаточно высокое и сходное количество каротиноидов у *F. serratus* и *F. vesiculosus* объясняется разностью выполняемых каротиноидами функций. У *F. serratus* они могут играть роль дополнительных светособирающих пигментов, позволяющих растению наиболее эффективно использовать поступающую ФАР. У *F. vesiculosus* они выполняют защитную функцию. Более низкое содержание фотосинтетических пигментов у *F. serratus* может быть объяснено видовыми особенностями. Э.А. Титлянов и Б.Д. Ли (1978 а, б) при сравнении водорослей из разных по освещенности мест выявили две тенденции в изменении количества пигментов - при снижении освещенности у водорослей может наблюдаться уменьшение общего количества пигментов (*Enteromorpha linza*) или увеличение и изменение их соотношения (*Ulva fenestrata*, *E. clathrata*). Даже в пределах одного вида формируются экотипы, отличающиеся устойчивостью к действию того или иного фактора.

Анализ тканевой структуры апикальной части таллома фукусов выявил отсутствие различий в строении между видами. На поперечном срезе можно выделить кутикулу, коровый слой, состоящий из 1 ряда клеток, промежуточный (6 рядов) и сердцевину (состоит из гифообразных клеток, погруженных в межклеточное вещество). В средней части таллома у более глубоководного *F. serratus* происходит увеличение рядов клеток корового слоя до 2 и уменьшение количества рядов промежуточного слоя (до 4). В стволике всех проанализированных видов можно выделить только две зоны - промежуточную, с плотно располагающимися друг к другу клетками, и сердцевину, с мелкими клетками и развитым межклеточным пространством. В промежуточной зоне клетки формируют «радиальные ряды». Краевые клетки этой зоны практически пусты или в них содержатся одиночные гранулы, при продвижении к центру количество мелких темноокрашенных включений увеличивается. Изменений структуры таллома в зависимости от волно-прибойного движения воды выявлено не было.

Величина удельной поверхности фукоидов находится в обратной зависимости от интенсивности движения воды. Зависимости размерно-весовых показателей и содержания сухого вещества от интенсивности движения воды выявить не удалось.

Влияние абиотических факторов на процессы восстановления фитоценозов

Процессы развития и скорость восстановления фитоценозов зависят от типа субстрата и интенсивности движения воды в биотопе. Это было показано на примере фитоценозов двух районов губы Ярнышная, различающихся по гидродинамическому режиму.

На опытных площадках в бухте Бобровая после изъятия водорослей за период с 2001-2004 произошло полное восстановление фитоценозов: преобладают водоросли с 4 - 6 ветвлениями, их доля от общего числа составляет 19-22%, практически все они являются фертильными. Максимальное количество дихотомических ветвлений, отмеченное на опытных площадках - 9. Средняя биомасса составляет около 6 кг/м² (до изъятия - 7 кг/м²).

На опытных площадках в районе Красной скалы отмечено практически полное выпадение сеголетних растений (с 1-3 дихотомиями), и уменьшение числа фертильных особей, что свидетельствует о слабом возобновлении популяции. Биомасса водорослей в среднем равнялась 3.5 кг/м² (в 2001 она составляла около 6 кг/м²). Кроме этого отмечается уменьшение доли сопутствующих видов, массовое развитие на камнях и на ряде талломов растений мидиевых щеток.

Видозамещения на этом участке не произошло, однако наблюдается уменьшение числа особей и сокращение возрастного ряда. Проективное покрытие снизилось с 50% до 30%. В результате анализа можно сказать, что восстановление фитоценозов в районе Красной скалы идет значительно медленнее, чем в бухте Бобровая, что, возможно, указывает на происходящую смену фитоценозов.

Фитоценозы в районе бухты Бобровая находятся в устойчивом состоянии. По классификации Т.А. Работного (1992) их можно отнести к ценопопуляциям нормального типа (гомеостатическим), в состав которых входят виды, обосновавшиеся в фитоценозе и успешно размножающиеся. Фитоценоз более мористого участка (р-н Красной скалы) можно отнести к регрессивному типу, поскольку процессы возобновления минимальны.

Поскольку скорости восстановления фитоценозов в рассмотренных районах в значительной степени отличаются, можно предположить, что на процессы восстановления большое влияние оказывает интенсивность движения воды. В более мористом районе она значительно выше, чем в средней части губы (рис. 2). Высокая подвижность воды (сила прибой) может вызывать смыв осевших гамет и обрыв талломов. На открытом берегу, на искусственном субстрате после воздействия 100 волн остается только 0.4-0.5% общего числа молодых проростков, в то время как на закрытом участке за сходное время сохраняется 68-83%; одна волна высотой 20-50 см на открытом берегу может удалить до 99% осевших гамет (Vadas et al., 1990). Кроме этого, возможно, в районе Красной скалы происходит эндозоогенетическая сукцессия, усиливающаяся воздействием факторов внешней среды (например, формированием тонких грунтов поверх каменистых). Следствием этого может быть массовое развитие мидий и снижение биомассы, сокращение возрастного ряда, изменение соотношения видов-макрофитов в фитоценозах.

3.3. Влияние солености воды на морфо-физиологические показатели бурых водорослей

Нами было экспериментально показано, что *F. vesiculosus*, являясь эвригалинным видом, способен в течение 28 суток выдерживать постоянное

воздействие как низкой, так и высокой солености морской воды (от 2 до 50‰). Оптимальным для данного вида является диапазон солености воды 17 — 33‰. Количество сухого вещества в течение эксперимента у контрольного варианта *F. vesiculosus* возросло в среднем на 70%, в вариантах с соленостью 17, 40, 50‰ – на 40% (между ними достоверных отличий нет), 8,5‰ – около 30%. На протяжении эксперимента у *F. vesiculosus* только в первые 14 дней в диапазоне солености воды 2 — 8,5‰ наблюдалось увеличение площади апексов при незначительном накоплении сухого вещества. Это позволяет предположить, что увеличение площади апексов происходило за счет интенсивного поступления воды в талломы (накопление ее в клетках и межклеточном пространстве), а не за счет роста тканей.

Возможно, что период быстрого увеличения размеров является первой реакцией организма на резкое понижение солености (стадия подавления). Ранее было показано, что при солености воды 10‰ и ниже в клетках водорослей наблюдается ряд изменений, которые затрагивают аппарат Гольджи, структуру хлоропластов, митохондрий и ядра. При солености воды 2‰ отмечена полная деградация клеток апексов (разрушение энергетического и белоксинтезирующего аппарата клеток) (Тропин и др., 2003).

L. saccharina выдерживает более узкий диапазон солености воды. Ниже 17,5‰ наблюдается быстрая гибель образцов. Максимальное содержание сухого вещества (18%) отмечалось у растений, находившихся при солености воды 33‰. У талломов водорослей, содержащихся при солености воды 25 и 17,5‰, происходило уменьшение сухого вещества (9%). Анализ пигментного состава показал, что талломы ламинарии, культивировавшиеся в условиях солености воды 33‰ и 25‰, содержали сходное количество пигментов. При дальнейшем снижении солености воды уменьшается соотношение суммы каротиноидов и хлорофиллов от 0,54 в контрольном варианте до 0,44 при солености воды 17,5‰ (рис. 10).

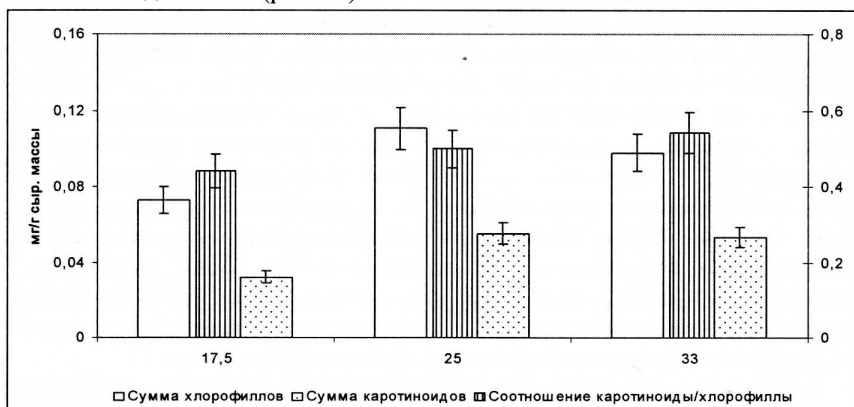


Рис. 10. Изменение содержания фотосинтетических пигментов у *L. saccharina* в условиях различной солености воды.

Количество Хл А, бетта-каротина, виолаксантина и фукоксантина в растениях, произраставших в условиях 17.5‰, снижается в среднем в два раза, что можно объяснить разрушением хлоропластов.

Степень устойчивости к опреснению уменьшается в ряду *F. vesiculosus* > *F. serratus* > *L. saccharina*. *F. vesiculosus* является типичным литоральным видом, который периодически подвергается воздействию значительных колебаний абиотических факторов. В отличие от него *F. serratus* и *L. saccharina* произрастают в нижнем горизонте литорали и в сублиторали, где условия отличаются большей стабильностью. Возможно, что два последних вида способны выдерживать только постепенное изменение солености (например, сезонные колебания).

При помещении растений в гиперосмотическую среду поступление воды в клетку уменьшается или прекращается. Наблюдаемый рост при солености воды 40 и 50‰ можно объяснить тем, что на начальных этапах эксперимента внутренних резервов организма хватает для поддержания и роста (о чем свидетельствует относительная скорость роста, сходная с контрольной) и, возможно, синтеза веществ, способствующих удержанию воды в клетке. Ранее было показано, что у водорослей существует генетически закрепленная устойчивость к изменению солености (Библь, 1965; Russell, 1985).

Можно предположить, что степень устойчивости зависит от вида водорослей и наличия у вида экотипов, способных обитать в условиях пониженной солености. *F. vesiculosus* является эвригалинным видом. У *F. serratus* и *L. saccharina* преобладают стеногалинные черты. Соленость в значительной мере оказывает влияние на состав фитоценозов. В зависимости от типа грунта и наличия распреснения изменяется соотношение зеленых, красных и бурых водорослей.

3.4. Влияние длительного отсутствия освещения

В условиях отсутствия освещения у фукусовых отмечается нарушение целостности кутикулярного слоя и развитие на нем эпифитов и бактерий. Количество рядов, соотношение слоев клеток не меняется. Анализ ультраструктуры клеток выявил отсутствие деградиционных изменений в фотосинтетическом аппарате фукусовых, содержавшихся в условиях полной темноты. Число и удельная доля хлоропластов, которые обнаруживаются только в клетках корового слоя, остались без изменений. В клетках промежуточных и центральных рядов растений, содержавшихся в условиях отсутствия освещения, увеличилось количество митохондрий (до 4-5 на срез). Статистически достоверно отмечено увеличение количества крист митохондрий до 4-5 на срезе клетки, что свидетельствует об их активной работе (преобладании дыхания). Митохондрии локализируются в основном около плазмодесм, содержащее каналы плазмодесм электронно-плотное, что указывает на активно идущий транспорт веществ. В клетках фукусовых водорослей, находившихся в эксперименте, по сравнению с растениями из природных

зарослей, отмечено уменьшение размеров и изменение электронной плотности фазод, содержащих танины и полифлорглоуканы. Также исчезают вакуоли с запасным веществом полисахаридной природы, которые у контрольных растений располагались в клетках промежуточного слоя и сердцевины.

В содержании сухого вещества у фукусовых водорослей за время нахождения в темноте отсутствуют достоверные изменения. У *L. saccharina*, у которой анализировались разные участки пластины показано, что в центральной зоне таллома содержание сухого вещества уменьшилось на 40%. В зоне роста и волане снижение сырой и сухой массы находилось в пределах ошибки.

При изучении состава фотосинтетических пигментов было отмечено, что у *F. vesiculosus* во всех вариантах опыта происходит их увеличение в 1.5-2 раза (рис. 11), а у *F. serratus* - только в светлом контейнере.

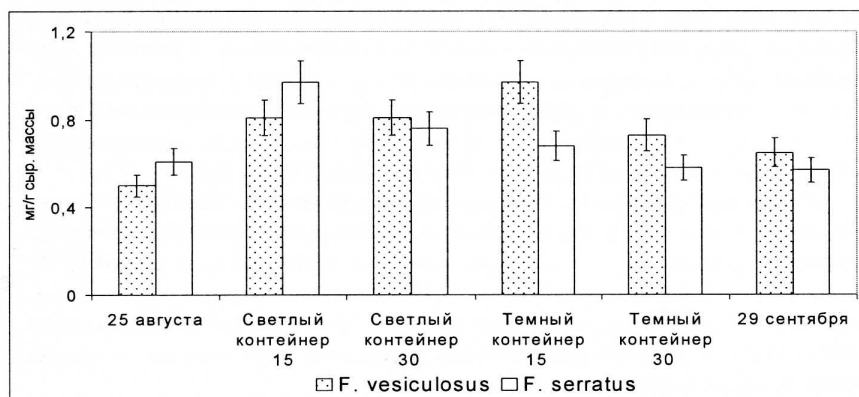


Рис. 11. Изменение суммы фотосинтетических пигментов за период эксперимента у *F. vesiculosus* и *F. serratus*

У *L. saccharina* общая сумма фотосинтетических пигментов снижается на 30%, по сравнению с контролем. В центральной части таллома и в зоне роста сумма пигментов не изменилась. Содержание остальных пигментов сходно с контрольными растениями.

Возможно, в период полярной ночи действуют несколько механизмов, направленных на поддержание жизнедеятельности водорослей и переживание ими неблагоприятных условий. Во-первых, переход на использование запасных веществ. Об этом свидетельствует уменьшение доли вакуолей, содержащих запасные вещества, показанное у фукусовых, а также значительное снижение сухого вещества, отмечаемое для центральной части талломов ламинариевых. К.М. Хайловым с соавт. (1992) было обнаружено, что в период окончания полярной ночи и начале вегетации максимумы фотосинтеза отмечаются в точках, морфологически соответствующих центральной зоне. Быстрое формирование новой пластины начинается за счет того, что в зоне роста фотосинтетический аппарат находится в интактном состоянии.

Второй причиной может быть то, что в условиях полярной ночи на Мурмане присутствует минимальное освещение, благодаря чему макрофиты сохраняют способность к фотосинтезу и темновой фиксации CO_2 . О возможности этого механизма говорят данные других исследователей (Быков, 2003; Воскобойников и др, 2004). Ранее было показано, что в период длительного отсутствия освещения отмечается увеличение содержания фотосинтетических пигментов, причем это происходит, вероятно, лишь в начальной фазе полярной ночи, и является адаптивной реакцией на постепенное снижение освещенности. В дальнейшем увеличения содержания пигментов скорее всего не происходит, а достигнутый уровень может сохраняться до конца полярной ночи (Макаров, 2001, Тропин и др., 2004). В пользу этого свидетельствует увеличение количества пигментов, наблюдаемое в частности у *F. vesiculosus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности каждого биотопа определяются комплексом абиотических и биотических факторов, под действием которых формируется специфическая для данного биотопа структура фитоценоза.

Наши многолетние наблюдения и литературные данные свидетельствуют о неоспоримой значимости для водорослей таких океанологических факторов, как субстрат, интенсивность движения воды (степень прибойности) и соленость воды. Наше исследование показало взаимосвязь данных факторов в условиях Баренцева моря.

Особенно это выражено в Баренцевом море, имеющем специфическое строение побережья с его изрезанностью, многочисленными пресноводными стоками. Относительно низкая интенсивность движения воды, по сравнению с открытым побережьем, характерна для кутовых участков губ, которые, как правило, являются местом впадения рек и ручьев. Сток речной воды, во многих случаях достаточно мощный, кроме опресняющего действия, переносит массы осадочного вещества, что приводит к уменьшению площади твердого субстрата, подходящего для произрастания зарослеобразующих макроводорослей. В кутовых участках губ, особенно в местах впадения ручьев, четкие границы между литоральными зонами отсутствуют, зачастую происходит частичная смена видового состава и нарушение нормальной стратификации водорослей. Преобладающими группами наряду с многолетними формами становятся однолетние, сезонные водоросли, относящиеся к отд. Chlorophyta, в массе развиваются эвригалитные виды, обладающие широким диапазоном толерантности к низкой солености. Изменение субстрата с каменистого на илисто-песчаный, усиление речного стока приводят к увеличению концентрации взвеси и, соответственно, к уменьшению освещенности, что неизбежно вызывает снижение фотосинтеза и скорости роста макрофитов.

Для открытого побережья характерна сильная прибойность, преобладание каменистых типов грунта и постоянная морская соленость. Здесь формируются более четкие границы между поясами растительности, развивается супралиторальная зона. В литоральной зоне биомасса фитоценозов снижается, водоросли в основном концентрируются в литоральных ваннах, расщелинах между скалами. В мористых участках доминирующие виды фитоценозов представлены многолетними формами.

Вышеуказанные факторы, оказывая комплексное воздействие, определяют не только структуру фитоценозов, но и морфофункциональные характеристики водорослей, обуславливая развитие организмов в процессе онтогенеза. У сеголетних растений, произрастающих в разных биотопах, не имеется существенных морфологических различий, что было нами показано на примере ламинарии и фукусовых водорослей.

В ходе онтогенеза под влиянием факторов внешней среды в каждом биотопе развиваются формы, внешне значительно отличающиеся друг от друга. Различия наблюдаются на разных уровнях организации: от морфологии таллома до тканевого строения - каждый участок преобразуется таким образом, чтобы максимально соответствовать в данных условиях выполняемой им функциональной нагрузке.

Исследование растений из мест, различающихся по интенсивности движения воды и типу субстрата, показало, что для многих видов макрофитов, даже принадлежащих к разным систематическим группам, имеются сходные тенденции морфологических и функциональных изменений. С увеличением интенсивности движения воды происходит увеличение количества фотосинтетических пигментов и сухого вещества, уменьшение УП таллома.

Изменения проявляются и в структуре тканей. У *L. saccharina*, произрастающей в местах с высокой интенсивностью движения воды, обнаружено увеличение доли промежуточного и сердцевинного слоев с преобладанием структурных элементов. Значительные изменения затрагивают ассимиляционные ткани, которые у растений, обитающих в прибойных местах, приобретают черты гелиофитов (хорошо развитая палисадная ткань, образованная узкими и тонкими клетками).

Процессы развития или восстановления фитоценозов после нарушений, явившихся результатом внешних воздействий, также зависят от сочетания вышеперечисленных факторов. Воспроизводство популяций происходит быстрее в районах со средней интенсивностью движения воды (степень прибойности II-III), на фации каменистых россыпей и при отсутствии значительных колебаний солености воды. В мористых участках, несмотря на наличие подходящих типов субстрата (каменистые россыпи или скалы)

и

постоянной морской солености воды, проявляется отрицательное действие сильного волно-прибойного движения водных масс, которое препятствует оседанию вышедших спор и гамет, вызывает обрыв частей талломов. В таких условиях у фукусовых водорослей превалирует вегетативное размножение. В кутовых районах из-за отсутствия доступного субстрата (в результате заиления) и опресняющего действия общая биомасса водорослей снижается и процессы восстановления фитоценозов также идут медленно.

Фотопериод, независимо от остальных условий обитания, определяет жизнедеятельность макрофитов, регулируя рост растений. Нами показано, что водоросли в условиях длительного отсутствия освещения (полярная ночь в высоких широтах), изменяют метаболизм, частично переходя на использование запасенных ранее питательных веществ. Реагируют виды на полярную ночь по-разному, и это зависит от условий произрастания на литорали: у верхнелиторальных видов (*F. vesiculosus*) возможно накопление фотосинтетических пигментов, у сублиторальных количество пигментов не изменяется. Характерно отсутствие каких-либо деградиционных изменений фотосинтетического аппарата в условиях длительного отсутствия освещения.

Выполненная работа продемонстрировала необходимость комплексного (на разных уровнях организации) анализа изменений, происходящих у морских промысловых макрофитов под влиянием абиотических факторов, а также учета всех действующих факторов для понимания основных закономерностей формирования и восстановления морских прибрежных фитоценозов.

ВЫВОДЫ:

1. Степень прибойности, уровень солености воды и тип субстрата являются факторами, совместно определяющими структуру литоральных фитоценозов в прибрежной зоне Баренцева моря.
2. Морфология и тканевая организация таллома у исследованных ламинариевых и фукусовых водорослей зависят от интенсивности движения воды в месте произрастания.
3. Структура и скорость восстановления нарушенных фитоценозов зависят от характеристик биотопа. Наиболее интенсивно восстановление происходит в участках губ со II-III степенью прибойности, незначительными колебаниями солености воды и каменистым субстратом.
4. Величина удельной поверхности макрофитов обратно пропорциональна интенсивности движения воды в местах обитания.

У фукоидов, произрастающих в средних участках губ (степень прибойности II-III), в процессе онтогенеза величина удельная поверхность снижается, а у произрастающих в кутовом и мористом участках не изменяется. У ламинариевых данный показатель снижается независимо от степени прибойности.

5. У ламинариевых водорослей содержание сухого вещества прямо пропорционально интенсивности движения воды в местах произрастания. У фукусовых не выявлено зависимости содержания сухого вещества от интенсивности движения воды.

6. Количество фотосинтетических пигментов в клетках *L. saccharina* прямо пропорционально интенсивности движения воды в местах произрастания.
7. Толерантность к изменениям солености снижается в ряду *F. vesiculosus* > *F. serratus* > *L. saccharina*. *F. vesiculosus* является эвригалинным видом и способен в течение длительного времени выдерживать опреснение до 2.5‰ без значительных физиологических нарушений.
8. В условиях отсутствия освещения у исследованных видов, произрастающих на литорали, происходит накопление пигментов, у сублиторальных количество пигментов не изменяется. Фотосинтетический аппарат макрофитов в период полярной ночи находится в интактном состоянии, а переживание неблагоприятных условий может идти за счет запасенных ранее питательных веществ.

Список работ по теме диссертации:

1. Рыжик И.В. Кариологические исследования представителей Laminariales / Мат. XX юбил. конф. Мол. Ученых ММБИ. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2002. С. 136.

2. Рыжик И.В., Колбеева С.В. Влияние солености на морфо-функциональные показатели *Fucus vesiculosus* и *F. serratus* // Мат. XX юбил. конф. Мол. Ученых ММБИ. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2002. С. 140.

3. Рыжик И.В., Воскобойников Г.М. Видовой состав и размерно-весовые характеристики морских макрофитов Западного Шпицбергена // Сб. мат. 3 междунар. конф. "Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген". Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. С.173-177.

4. Рыжик И.В., Воскобойников Г.М. Особенности морфологии и ультраструктуры клеток ризоидов *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. при выращивании на искусственном субстрате // Тез. докладов междунар. конф. (г. Азов, 15-18.06.2003) Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны. Ростов-на-Дону, 2003. С.28-29

5. Рыжик И.В., Тимофеева В.А. Ризоиды *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. из различных мест обитания: морфология и ультраструктура // Мат. XXI конф. Мол. Ученых ММБИ. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2003. С.136-141.

6. Макаров М.В., Облучинская Е.Д., Воскобойников Г.М., Рыжик И.В. Биологически активные вещества макрофитов Баренцева моря: содержание, механизмы накопления, технологии получения и перспективы использования // Север-2003. Проблемы и решения. Апатиты, 2004, С. 218-229.

7. Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Рыжик И.В. Распределение, биомасса и видовой состав бурых водорослей Грен-фьорда (Западный Шпицберген) // Сб. мат. 4 междунар. конф. "Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген". Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. С.237-240.

8. Рыжик И.В. Структура клеток *Fucus vesiculosus* L. и *F. serratus* L. Баренцева моря после пребывания в полной темноте // Мат. XXII конф. Мол. Ученых ММБИ. Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2004. С. 132-138.

9. Рыжик И.В., Воскобойников Г.М., Тимофеева В.А. Размерно-весовые характеристики *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. (Phaeophyta) из разных биотопов Баренцева моря // Бот. журнал, 2004. Т. 89, № 11, С. 75-79.

10. Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Рыжик И.В., Степаньян О.В. Изменения у макрофитов литорали Баренцева моря под влиянием нефтепродуктов // Сб. мат. междунар. конф. Нефть и газ арктического шельфа. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. С. 67-69.

11. Макаров М.В., Рыжик И.В. Морфофизиологические изменения у *Laminaria saccharina* при длительном нахождении в темноте // Тез. докл. междунар. науч-практ. конф. (г. Мурманск, 15-17 марта 2005). Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2005. С. 89-90.

Подписано в печать 21.04.2005. Формат 60x90/16
Объем 1 п.л. Тираж 100 экз.
Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН
183010, Мурманск, ул. Владимирская, 17