

На правах рукописи

УДК 576.311.342+581.1+582.561

ВОСКОБОЙНИКОВ
Григорий Михайлович

Механизмы адаптации, регуляции роста и
перспективы использования макрофитов
Баренцева моря

Специальность 25.00.28 - "океанология"

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Мурманск
2006

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

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук К.Л. Виноградова

доктор биологических наук, член.-кор. РАН В.К. Жиров

доктор биологических наук В.В. Громов

Ведущая организация:

Институт океанологии РАН им. П.П. Ширшова

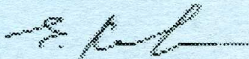
Защита состоится 25 декабря 2006 г. в 13.30. час на заседании
диссертационного совета Д 002.140.01 при Мурманском морском
Биологическом институте по адресу:
183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17

факс: (8152) 25-39-94

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

Автореферат разослан " 24 " ноября 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат географических наук



Е.Э. Кириллова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования

К настоящему времени в Баренцевом море описано 197 видов водорослей - макрофитов представителей отделов Chlorophyta, Phaeophyta, Rhodophyta. Макрофиты - источники органического вещества, средообразующие компоненты экосистем, могут служить местом обитания и размножения для многих гидробионтов. Морские водоросли - продуценты большого количества биологически активных веществ: моно- и полисахаридов, пигментов, липидов, витаминов, широко используемых в пищевой промышленности, биотехнологии, медицине, сельском хозяйстве.

Ведущим фактором внешней среды, оказывающим влияние на водоросли, как на представителей царства растений, является свет: интенсивность, фотопериод, спектральный состав. Важное значение для роста и размножения макрофитов имеют температура, соленость, гидродинамика, субстрат, а также биотические факторы: конкуренция, влияние фитофагов, обрастателей. На фоне экзогенного влияния на рост и размножение макроводорослей, ярко проявляется эндогенная регуляция данных процессов.

Несмотря на более чем двухвековой период исследования макрофитов Баренцева моря, многие аспекты биологии водорослей, произрастающих в условиях уникального природного эксперимента со сменой полярного дня и полярной ночи, перепадами температуры, длительным осушением в период сизигийных отливов, остаются слабо изученными. Решение проблем рационального природопользования невозможно без досконального изучения биологических особенностей водорослей на разных уровнях организации: от молекулярного до популяционного, раскрывающих механизмы адаптации, регуляции роста, размножения организмов, определяющих возможность восстановления природных зарослей и развитие аквакультуры. Таким образом, расширение знаний о биологии водорослей северных морей, перспективе их промыслового использования весьма актуально для фундаментальной и прикладной биологической науки.

Цель и задачи исследования

Цель настоящей работы - выявление биологических особенностей макрофитов Баренцева моря, определяющих их существование в высоких широтах и возможность промышленного

использования.

Для достижения данной цели решались следующие задачи:

- 1) Определение механизмов адаптации, регуляции роста и репродукции у макроводорослей Баренцева моря на разных уровнях организации в онтогенезе и под влиянием факторов внешней среды.
- 2) Анализ структуры фитоценозов, биомассы, запасов доминантных видов бурых водорослей из различных биотопов побережья Баренцева моря.
- 3) Определение химического состава водорослей.
- 4) Оценка перспективы промышленного использования макрофитов Баренцева моря.

Научная новизна

Диссертация является первым обобщающим исследованием механизмов адаптации, регуляции роста, накопления биологически активных веществ у макрофитов Баренцева моря.

Впервые показано, что для роста литоральных водорослей Баренцева моря оптимальная интенсивность света находится в диапазоне 150-500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ сек, фотопериод: 16:8 (свет:темнота). Фотопериод может выполнять компенсаторную роль, обеспечивая высокую скорость роста растений весной при низких температурах воды. Высказывается предположение о наличии у водорослей высоких широт двух механизмов адаптации к полярной ночи: а) при минимальном освещении на Мурманском побережье адаптация происходит по "ульва-типу" преобразований фотосинтетического аппарата, показанного для теневыносливых водных растений; б) при полном отсутствии света у макрофитов возможен переход с автотрофного на гетеротрофный способ питания.

Показано, что природные дозы ультрафиолета-Б оказывают влияние на все стадии жизненного цикла водорослей: замедляют развитие спор и гаметофитов, снижают скорость роста взрослых растений.

Экспериментально определена зависимость диапазона температурной толерантности от места происхождения водорослей. Выдвинута гипотеза, что жизнеспособность литоральных водорослей при отрицательных температурах во время отливов обеспечивается наличием в клетках большого процента "связанной" воды в сочетании с синтезом у ряда видов природных криопротекторов.

Продемонстрирована возможность создания криобанка вегетативного и репродуктивного материала макрофитов.

Выявлено, что интенсивность движения и соленость воды являются факторами, совместно определяющими структуру фитоценозов на литорали Мурманского побережья Баренцева моря. Под их воздействием изменяется химический состав, морфология талломов и структура популяции водорослей. Предполагается, что существование водорослей в зонах сильного распреснения обеспечивается созданием во время приливов условий с нормальной соленостью (приливных окон).

Впервые показана высокая устойчивость *Fucus vesiculosus* к нефтяному загрязнению, которая возможно обеспечивается включением нефтяных углеводородов в метаболизм растения, а также присутствием на поверхности таллома нефтеокисляющих микроорганизмов.

В ходе онтогенеза макрофитов направленность генеральной жизненной функции определяет изменения в морфологии, ультраструктуре, химическом составе. Описаны два пути старения хлоропластов макрофитов: первый по аналогии с хлоропластами листопадных растений, а второй - вечнозеленых.

Теоретическое значение работы

Настоящее исследование вносит существенный вклад в понимание биологических особенностей макрофитов Баренцева моря, значительно расширяет представления о механизмах адаптации, регуляции роста, размножения, накопления биологически активных веществ у водорослей в условиях высоких широт.

Практическое значение работы

Полученные данные о репродукции, раннем онтогенезе, развитии и старении водорослей позволяют прогнозировать изменения и возможности восстановления прибрежных фитоценозов под воздействием биотических и абиотических факторов, служат основой для развития аквакультуры водорослей. Показана перспективность промышленного использования, разработаны основы плантационного выращивания макрофитов Баренцева моря. Отдельные положения диссертационной работы могут быть включены в учебный процесс при подготовке бакалавров, специалистов, магистров по

специальностям "биология моря", "океанология", "экология" и специализациям "морская ботаника", "физиология и биотехнология водорослей", "теоретические основы аквакультуры".

Основные защищаемые положения

1. В ходе онтогенеза макрофитов направленность генеральной жизненной функции определяет изменения в морфологии, ультраструктуре, химическом составе. Описаны два пути старения хлоропластов у макрофитов: первый для однолетних водорослей и с примитивным строением таллома по аналогии с хлоропластами листопадных; второй для водорослей с высоко организованным строением таллома по аналогии с хлоропластами вечнозеленых растений.

2. Скорость роста слоевища водорослей зависит от дозы освещения: интенсивности света и фотопериода, который может выполнять компенсаторную роль, обеспечивая высокую скорость роста макрофитов в весенний период при низких температурах воды.

3. Адаптация водорослей к условиям полярной ночи осуществляется: а) при минимальном освещении на Мурманском побережье по "ульва-типу" преобразований фотосинтетического аппарата, показанного для теневыносливых водных растений; б) при полном отсутствии света в высоких широтах через переход макрофитов с фотоавтотрофного на гетеротрофный способ питания.

4. Показано, что природные дозы ультрафиолета-В оказывают влияние на все стадии жизненного цикла водорослей: замедляют развитие спор и гаметофитов, снижают скорость роста взрослых растений.

5. Диапазон температурной толерантности водорослей закреплен генетически. Сохранение жизнеспособности литоральных водорослей при отрицательных температурах зимой обеспечивается наличием в клетках большого процента "связанной" воды в сочетании с синтезом у ряда видов криопротекторов.

6. Интенсивность движения и соленость воды являются факторами, совместно определяющими структуру фитоценозов на литорали Мурманского побережья Баренцева моря. Под влиянием этих факторов у макрофитов могут происходить изменения от химического состава, морфологии организма до структуры популяции. Предполагается, что существование водорослей в зонах сильного

распреснения обеспечивается периодическими приливами (приливными окнами), создающими им временные, но необходимые условия для выживания.

7. Предполагается, что выявленная высокая устойчивость *F. vesiculosus* к нефтяному загрязнению, обеспечивается включением нефтяных углеводородов в метаболизм растения, а также присутствием на поверхности таллома нефтеоксиляющих микроорганизмов.

8. Содержание уникальных биологически активных веществ, наличие комплексной технологии переработки и возможность быстрого восстановления зарослей фукусовых водорослей позволяют рекомендовать активизацию их промысла на побережье Баренцева моря.

Апробация работы

Основные положения диссертации представлялись на заседаниях Ученого совета Мурманского морского биологического института КНЦ РАН (1986-2004). Результаты работ включались в число важнейших достижений научных исследований Российской Академии наук. Материалы диссертационной работы докладывались на международных конгрессах и симпозиумах: XIV International Seeweed Symposium (Брест, Франция, 1992), II Intern. confer. on ecological engineering for wastreatment (Ваденсвил, Швейцария, 1993), Symposium on ecology of fjords and coastal waters (Тромсе, Норвегия, 1994), YI International Phycological Congress (Лейден, Нидерланды, 1997), YI International Congress on History of Oceanography (Циндао, Китай, 1999). Результаты исследований были представлены в нашей стране на международных конференциях (Голицыно, 2002; Москва, 2002; Мурманск, 1995, 1998-2004; Санкт-Петербург, 1996-2000; Черноголовка, 2002); всесоюзных, региональных конференциях и семинарах.

Публикации

По теме диссертации опубликовано более ста работ, наиболее значимые из которых приведены в автореферате, в том числе 25 статей в отечественных и зарубежных журналах.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, 5 глав, основных положений

и выводов, списка литературы. Рукопись содержит 465 страниц текста, 30 рисунков и 22 таблицы. Список литературы включает 671 название, в том числе 252 на иностранных языках.

Автор благодарит за помощь и ценные советы в период подготовки диссертации академика Г.Г. Матишова, а также коллег и соавторов, с которыми автору исследования довелось работать в течение долгих лет, из Мурманского морского биологического института КНЦ РАН, Института цитологии РАН, Института биологии ДВО РАН, Ботанического института РАН, Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Особую признательность хочу выразить сотрудникам лаборатории альгологии ММБИ: М. Макарову, И. Рыжик, Е. Облучинской, С. Малавенда, А. Метельскому, О. Степаньяну, Е. Шошиной.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

Приведены сведения об истории и направлении исследований водорослей-макрофитов Баренцева моря, проведен анализ современных данных. Если первые годы изучения водорослей характеризовались преимущественно флористическим и гидробиологическим направлениями, то последующие годы, особенно конец прошлого и начало нынешнего века, были отмечены получением новых данных по морфо-физиологии, биохимии макрофитов, создавших основу для понимания механизмов адаптации и регуляции роста в условиях высоких широт, новых направлений их промышленного использования.

Глава 2. Материалы и методы исследования

В основу работы легли результаты многолетних круглогодичных натуральных и лабораторных исследований, проведенных на побережье Баренцева моря (1985-2004). Всего в ходе работы было проанализировано более 2000 проб, проведено более 200 экспериментов по изучению онтогенеза, адаптации к факторам внешней среды, химического состава макрофитов. Анализ фитоценозов осуществлялся на литорали и сублиторали побережья Баренцева моря (рис. 1). Опыты по влиянию температуры, фотопериода на скорость роста и размножение водорослей проводились на Дальнезеленецкой биостанции ММБИ, биостанции

"Картеш" ЗИН РАН и в отделе морских исследований Биологического центра Гронингенского Университета (Нидерланды).

Основными объектами исследования были представители трех отделов водорослей: Chlorophyta - *Chaetomorpha melagonium* (Weber et Mohr) Kutzing, *Cladophora rupestris* (L.) Kutzing, *Ulvaria obscura* (Kutzing) Gayral; Rhodophyta - *Palmaria palmata* (L.) Kuntze, *Phycodrys rubens* (L.) Batt., *Porphyra umbilicalis* (L.) Kutzing; Phaeophyta: *Laminaria saccharina* (L.) Lamour, *L. digitata* (Huds.) Lamour., *L. hyperborea* (Gunnerus) Foslie, *Alaria esculenta* (L.) Grev., *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis, *Fucus vesiculosus* L., *F. distichus* L., *F. serratus* L., *Stictyosiphon tortilis* (Rupr.) Reinke

При экспериментальных исследованиях использовали общепринятые и оригинальные, разработанные автором, методы. Изучение влияния факторов внешней среды на морфо-функциональное состояние макрофитов проводили в лаборатории с дополнительным контролем в природных условиях. В большинстве опытов использовали молодые части растений и альгологически чистые культуры водорослей.

Исследование фитоценозов проводили по стандартным методам геоботанических исследований (Петров, 1964; Работнов, 1992).

Качественный и количественный состав липидов, пигментов и углеводов осуществляли по модифицированным для водорослей методам (Ли, 1978; Маслова и др., 1986; Усов и др., 2001; Котлова, Шадрин, 2003; Хотимченко, 2003; Облuchинская, 2004;).

Содержание сухого вещества рассчитывали в процентах от сырой массы по стандартной методике (Баславская, Трубецкова, 1964).

Для определения удельной поверхности (S/W , $\text{мм}^2/\text{мг}$) сверлом диаметром 5 и 10 мм (с точностью до 0.1 мм) вырезались диски, которые взвешивались для определения сырой массы (с точностью 0.001 г).

Содержание тяжелых металлов определяли с использованием методов приближенно-количественного спектрального, рентгеноспектрального, флуоресцентного и атомно-абсорбционного анализов. Для определения изотопов использовали гамма-спектрометрический анализ (Современные методы исследований..., 1997).

Интенсивность фотосинтеза измеряли методами анализа

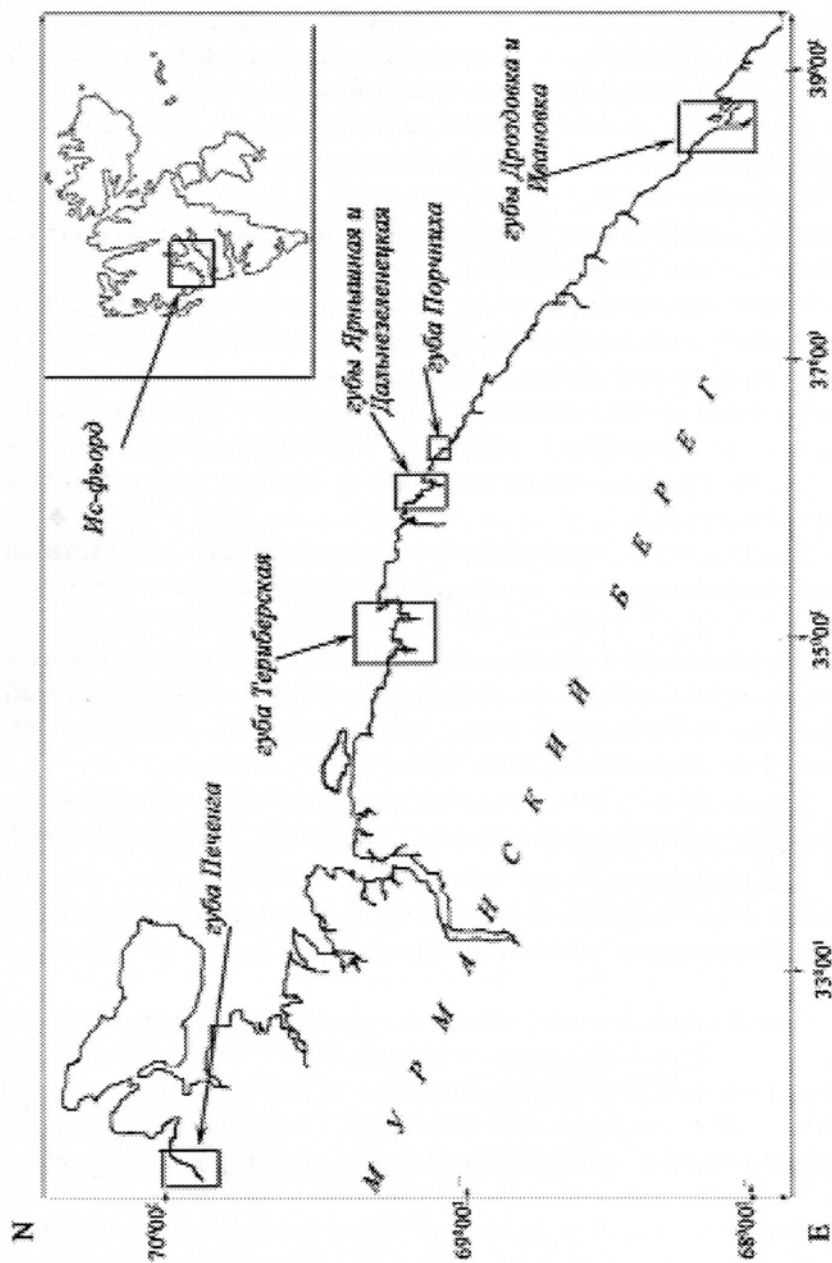


Рис. 1. Карта-схема района исследований

растворенного кислорода, с использованием радиоактивного углерода и методом полярографии с некоторыми модификациями для макрофитов (Заленский и др., 1955; Кузнецов, 2003).

Подготовку материала для светооптического и электронно-микроскопического исследования структуры клеток проводили по стандартным и разработанным автором методам (Воскобойников, Титлянов, 1978; Уикли, 1975).

Результаты экспериментов обрабатывались с использованием стандартных статистических методов.

Глава 3. Характеристика района исследования

На основании оригинальных данных и литературных источников описаны условия обитания макрофитов в ряде губ Мурманского побережья, побережья Шпицбергена: световые и температурные режимы, содержание биогенов, соленость, гидродинамика, субстрат.

Глава 4. Результаты и обсуждение

4.1. Морфо-функциональные перестройки у макрофитов Баренцева моря в онтогенезе и под влиянием факторов внешней среды

4.1.1. Онтогенетические изменения фотосинтетического аппарата водорослей.

У большого числа видов бурых и зеленых водорослей развитие начинается с одноклеточной подвижной стадии: споры или гаметы. Анализ микрофотографий спор и гамет после их выхода в окружающую среду показал, что внутренняя мембранная система хлоропластов находится в стадии формирования: происходит увеличение числа тилакоидов, у зеленых водорослей образуется пиреноид. В клетках отмечается высокий парциальный объем митохондрий, у ряда митохондрий выявлена смена крист с трубчатой формы на "более активную" пластинчатую, что связано с большим потреблением энергии клеткой-спорой на движение при поиске субстрата. После закрепления спор на субстрате, прорастания и в ходе дальнейшего развития организма парциальный объем митохондрий в клетках уменьшается, а хлоропластов увеличивается.

В клетках меристемы хлоропласты имеют небольшие размеры со слабо развитой ламеллярной системой. По мере роста клеток размеры и количество хлоропластов увеличиваются, происходит

наращивание внутренних мембран. У ламинариевых водорослей парциальный объем пластидома достигает максимума в закончивших рост клетках, которые находятся в средней части пластины. Размеры хлоропластов до $6.0 \times 0.3 \text{ мкм}^2$, а их количество достигает 8 на срез клетки. При старении, а также в разрушающихся частях пластины размеры и количество хлоропластов значительно уменьшаются. Морфологические преобразования при старении клеток сопровождаются изменением (разрушением при старении) пигментного аппарата и снижением интенсивности фотосинтеза.

Размеры хлоропластов у фукоидов увеличиваются в течение всей жизни клетки в противоположность клеткам высших растений, в которых они с возрастом постепенно уменьшаются (Гамалей, Куликов, 1978; Мокроносов, 1981, 1983). Максимальных величин хлоропласты у *F. vesiculosus*, *F. distichus* достигают в тканях талломов, соответствующих возрасту 5-6 лет.

У водорослей с талломом незначительной толщины родов: *Ulva*, *Ulvaria*, *Phycodrys*, *Porphyra* активную ассимиляционную функцию выполняет подавляющее большинство клеток. У талломов, имеющих значительную толщину, клетки в глубоко расположенных слоях практически не обеспечиваются световой энергией, хлоропласты в них обнаруживаются редко. Таким образом, общий фотосинтез, рассчитанный на единицу объема или на клетку, оказывается относительно низким. Ассимилирующие клетки водорослей, находящиеся в разных слоях ткани, различаются по уровню функциональной активности, которая снижается по мере удаления клеток от поверхности таллома, что морфологически проявляется в уменьшении количества и размеров хлоропластов, парциального объема тилакоидов.

Возникает вопрос о целесообразности значительного развития ассимиляционного слоя клеток в базальных частях осевых структур крупных водорослей. Для многолетних морских макрофитов прочность прикрепления к субстрату не может быть обеспечена формированием жестких структур типа древесины, обладающих высокой прочностью, но низкой интенсивностью метаболизма. При снижении уровня метаболической активности клетки бурых водорослей быстро утилизируются гидробионтами и микроорганизмами. Можно предположить, что вся фотосинтетическая активность клеток осевых структур водорослей (особенно его многолетних частей) направлена на

генерирование энергии для поддержания основного обмена этих клеток. По-видимому, базальные части водорослей лишены возможности получать энергетические субстраты из активно ассимилирующих более молодых участков талломов. Таким образом, для поддержания жизнедеятельности клетки базальной части таллома должны сами обеспечивать себя энергией, что и приводит к развитию фотосинтетических структур, способных утилизировать минимальное количество света. Эта гипотеза подтверждается полученными нами данными о присутствии фотосинтетического аппарата даже в ризоидах, - органах прикрепления таллома к субстрату (Рыжик и др., 2004).

Таким образом, функционирование фотосинтетического аппарата водорослей необходимо рассматривать не только на клеточном, а и на тканевом уровнях с учетом фотосинтетической компоненты всего организма, направленности основной жизненной функции растения.

4.1.2. Возможность гормональной регуляции роста и размножения и культура клеток

Нами у макрофитов были обнаружены в природе и получены экспериментально такие формы неорганизованного роста, как каллусы (Воскобойников и др., 1989; Родова, Воскобойников, 1993). В отличие от высших растений, большинство видов бурых и красных водорослей, наряду с макроскопической формой, имеют в цикле развития свободноживущие фототрофные микроскопические формы. Отсутствие стабильной морфологии и упорядоченного анатомического строения позволяет также отнести эти образования к формам неорганизованного роста. Было установлено, что у водорослей, в случае перехода к неорганизованному росту, не происходит потери фотосинтетического аппарата, что наблюдается у цветковых растений. Новую направленность работы по культурам клеток, тканей приобретают в связи с полученными данными о возможности выполнения регенеративных и репродуктивных функций сформированными *in vitro* протопластами ряда систематических групп водорослей (Kim et al., 2001; Matsumura, 2002; Клочкова, 2003).

Полученные с Н.А. Родовой (Родова и др., 1987) результаты позволяют сделать вывод, что фитогормоны присутствуют в макроводорослях и выполняют в основном те же функции, что и в тканях высших растений и, по-видимому, гормональный статус

является одним из важных факторов регулирующих функциональную активность водорослей, что подтверждается работами по эндогенной регуляции жизненных процессов у водорослей (Luning, 1982, 1990; Шошина, 2002), в том числе о регуляции спорообразования у ламинариевых и ульвовых (Stratmann et al., 1996; Скрипцова, Титлянов, 2003).

4.1.3. Влияние абиотических факторов

4.1.3.1. Интенсивность света

Основным фактором, изменяющимся с глубиной, является свет. Для исследованных литоральных видов оптимальная для роста интенсивность света выше, чем для сублиторальных. Для литоральных *Palmaria palmata* и *Fucus vesiculosus* она составляет 500-700 $\text{mmol/m}^2\text{сек}$, для *Ulvaria obscura* и *Porphyra umbilicalis* 150-400 $\text{mmol/m}^2\text{сек}$. При более высоких значениях интенсивности света скорость роста снижалась, а через 5-10 дней у водорослей обнаруживались признаки гибели: обесцвечивание таллома, некротические пятна. Разница в оптимуме интенсивности света для роста, по-видимому, обусловлена морфологией таллома: несколько слоев клеток у *P. palmata* и *F. vesiculosus* и один или два слоя клеток в талломе у *U. obscura* и *P. umbilicalis*. У сублиторальных видов: представителей ламинариевых, *Phycodrys rubens*, *Cladophora rupestris* - оптимум роста находился при значительно более низких интенсивностях света, чем у литоральных видов.

Е.В. Шошиной, В.Н. и М.В. Макаровыми экспериментально показано (частное сообщение), что для большинства литоральных водорослей, максимальная интенсивность роста наблюдается у поверхности воды, а при незначительном увеличении глубины произрастания происходит ее резкое уменьшение. Характер снижения скорости роста зависит от возможности водорослей развиваться в сублиторальной зоне. *Fucus distichus*, *Porphyra umbilicalis* не опускаются в сублиторальную зону, и у них четко выражено снижение скорости роста с глубиной. У *Ulvaria obscura* - обитателя литорали и верхнего горизонта сублиторали, отмечены близкие значения относительной скорости роста на глубинах от 0 до 14 м. Наши эксперименты по определению скорости роста сублиторальных водорослей на разных глубинах позволили выделить две группы растений: первая - ламинариевые водоросли (*Laminaria saccharina*, *L.*

digitata), с относительно высокой скоростью роста на глубинах от 0.5 до 14 м, вторая группа водорослей включает виды: *Phycodryis rubens*, *Odontalia dentata*, которые после непродолжительного (5-6 дней) пребывания у поверхности воды разрушаются. Таким образом, показана возможность разделения сублиторальных макрофитов на светолюбивых и теневыносливых. Опыты последних лет по влиянию затенения и отсутствия освещения на макрофиты (Воскобойников, 2004; Воскобойников и др., 2004; Макаров, Матишов, 2004; Тропин, Макаров, 2004; Воскобойников и др., 2006) и сохранение жизнеспособности водорослей в условиях полярной ночи показывают, что низкая интенсивность света не является основным фактором, ограничивающим возможность проникновения этих видов на глубину. Известно (Кузнецов, 1960; Возжинская, Камнев, 1994), что фукусы на Белом море произрастают до глубины 10 м. Мы считаем, что более существенной причиной нераспространения многих литоральных макрофитов на глубину является конкуренция с другими видами за субстрат и пространство, что находится в соответствии с данными других исследователей (Гапочка, 1981; Титлянов, 1983, 1985; Титлянов и др., 1987; Dring, 1988; Luning, 1990).

4.1.3.2. Температура и возможность создания криобанка водорослей

Для многих водорослей, встречающихся в Баренцевом море, оптимальной для вегетативного роста является температура воды около 10-15⁰С, реже 5-10⁰С (Luning, 1990; Shoshina et al., 1996; Voskoboinikov et al., 1996; 1997). По нашим и литературным данным среди водорослей северных морей имеются эвритермные виды, способные переносить большие колебания температур, к которым относится большинство фукоидов, и stenотермные, способные к существованию в узком температурном диапазоне.

В зимний период температура воздуха на Мурманском побережье, воздействующая на литоральные водоросли во время в период отливов, опускается до -18-20⁰С. Наиболее низкая температура воды: до -1.5⁰С отмечается на глубине более 10 метров в конце февраля - начале марта. Максимальная температура у поверхности воды в губах Баренцева моря достигает 12⁰С (в отдельные годы до 15⁰С) в сентябре месяце, а на глубине 10 метров не поднимается выше 5⁰С.

В проведенных кратковременных экспериментах на побережье Баренцева моря и длительных на базе отдела морских исследований Гронингенского Университета (Voskoboinikov et al., 1996) у водорослей при температуре воды до -1.5°C в течение месяца не происходило потери жизнеспособности. Первые повреждения апексов у *Ph. rubens* и фрагментов меристемы *L. saccharina* отмечались при -1.5°C - -2.0°C , однако часть из них была обратима. Можно представить, что у морских водорослей, имеющих гипертонический внутриклеточный раствор, внутреннее осмотическое давление значительно выше внешнего (Библь, 1965; Гапочка, 1981), и образование кристаллов начинается при температуре ниже -1.8°C (точка замерзания морской воды). При дальнейшем понижении температуры (данные получены в экспериментах на установке программного замораживания) число поврежденных изолятов растет, достигая максимума при -2.5°C для *Ph. rubens* и при -5°C для *L. saccharina*. Наибольшая устойчивость к низким температурам была обнаружена у *F. vesiculosus*: необратимые повреждения начинают проявляться при кратковременном (до 2 часов) охлаждении до -20°C , а уже при -25°C наблюдается резкое падение жизнеспособности. *P. palmata* и *P. umbilicalis* проявили меньшую толерантность к отрицательным температурам. При понижении температуры до -20°C лишь единичные фрагменты сохраняют жизнеспособность.

Полученные результаты свидетельствуют об устойчивости водорослей в течение короткого времени к отрицательной температуре. Увеличение продолжительности воздействия может оказаться летальным (Александров, 1975; Библь, 1965; Dudgeon et al., 1989).

Одной из гипотез, объясняющей повышение устойчивости к замерзанию у водорослей после их экспозиции в течение нескольких дней при температуре 0°C , является способность к синтезу криопротекторов. Однако это допустимо лишь для ограниченного числа видов, способных к синтезу данных веществ, в частности бурых водорослей. Вместе с тем, ламинария сахаристая, содержание природного протектора маннита у которой значительно выше по сравнению со многими литоральными водорослями, сильно уступает им по устойчивости к отрицательным температурам. Бурые водоросли обладают способностью при отрицательных температурах образовывать на поверхности таллома пленку, по-видимому,

полисахаридной природы, которая, по мнению ряда авторов, также может предохранять макрофиты от гибели.

В период отливов литоральные водоросли теряют до 40-70% воды. Не исключено, что именно способность к дегидратации без потери жизнеспособности обеспечивает сохранность тканей некоторых видов литоральных водорослей зимой. Эта гипотеза укладывается в представления Дэвисона и Даджона с коллегами (Davison et al., 1989; Dudgeon et al., 1989) о формировании кристаллов льда в клетках водорослей и имеет аналогии с сохранением жизнеспособности при образовании кристаллов льда у высокогорных растений. Эксперименты последних лет, проведенные с помощью высокочастотной диэлектromетрии, ядерного парамагнитного резонанса, и показавшие наличие у фукуса пузырчатого большого процента связанной воды в клетках, также свидетельствуют в пользу данного предположения (Паршикова и др., 2000; Николаев и др., 2002). Не исключается наличие и других механизмов, способствующих переживанию литоральных водорослей в условиях холода (Гапочка, 1981).

Макрофиты, близкие по систематической принадлежности, морфологии и месту произрастания, могут различаться по диапазону толерантности к отрицательным и положительным температурам, и температурным оптимумам роста, что было показано на двух видах зеленых водорослей *Cl. rupestris* и *Acrosiphonia arcta* с нижнего горизонта литорали Баренцева моря (Voskoboinikov et al., 1997). У *A. arcta* максимальная относительная скорость роста наблюдается при температуре воды $+8-10^{\circ}\text{C}$, а температура $+18-20^{\circ}\text{C}$ губительна для водорослей. У *Cl. rupestris* скорость роста максимальна при $20-22^{\circ}\text{C}$, а предел устойчивости около 30°C . По-видимому, объяснение этому феномену лежит в происхождении водорослей: арктическое у *A. arcta* и тропическое у *Cl. rupestris*.

Эксперименты по влиянию отрицательных температур на баренцевоморские фукусы, выполненные на программной установке с регулируемой скоростью охлаждения, позволили построить ряд убывающей холодоустойчивости: *F. vesiculosus* > *F. distichus* > *F. serratus*, что совпадает с вертикальным расположением фукусов в море, и находит аналогию с выявленной температурной устойчивостью у беломорских фукусов (Фельдман и др., 1963).

Сведения о толерантности макрофитов к отрицательным

температурам актуальны не только в связи с развитием исследований по биогеографии водорослей, но и для создания криобанка морских макрофитов. Нами было показано, что наилучший эффект сохранения жизнеспособности (до 1 года в жидком азоте) у большинства макрофитов при криозаморозке обеспечивается многоступенчатым режимом охлаждения, с предварительным введением в ткань водорослей криопротектора 5-10% ДМСО (Воскобойников и др., 1991).

4.1.3.3. Фотопериод

У большинства исследованных многолетних водорослей Баренцева моря относительная скорость роста площади таллома в начале февраля увеличивается, достигая максимума весной, и постепенно снижается к середине лета. В декабре при средней температуре воды $+2.5^{\circ}\text{C}$ и в январе при -0.5°C рост макрофитов минимален, а у большинства водорослей отсутствует. В феврале - марте, с увеличением фотопериода, несмотря на самую низкую в течение года температуру воды ($-0.5 - -1.2^{\circ}\text{C}$) у многих видов водорослей появляются проростки. Исходя из этого, можно говорить о компенсаторной роли фотопериода в регуляции роста макрофитов.

Результаты лабораторных и натуральных круглогодичных наблюдений за морфо-функциональным состоянием водорослей на Мурманском побережье Баренцева моря показывают, что фотопериод 16:8 (свет-темнота) является оптимальным для роста большинства водорослей (Shoshina et al., 1996; Voskoboinikov et al., 1996, 1997).

При фотопериоде 24:0 (свет-темнота) в июне-июле месяце наблюдается снижение скорости роста, что может быть связано с уменьшением содержания биогенов в морской воде. Это предположение подтверждается экспериментами, проведенными при плантационном выращивании ламинариевых водорослей: добавление азотных и фосфорных удобрений в окружающую среду в июле месяце вызвало усиление скорости роста водорослей.

При анализе биологических особенностей макрофитов северных морей возникает вопрос о механизмах, обеспечивающих их существование в период полярной ночи. Нами показано наибольшее содержание углеводов в летне-осенний период и наименьшее в ранне-весенний. Проведенный электронномикроскопический анализ выявил присутствие запасных веществ и отсутствие признаков деградационных изменений в клетках водорослей на Мурманском

побережье Баренцева моря даже в середине января (Воскобойников и др., 2004). С помощью изотопного метода было выявлено, что в период полярной ночи в клетках водорослей идут реакции фотосинтеза (Быков, 2003). Учитывая, что даже в декабре-январе освещение на Мурманском побережье в течение 2-3 часов составляет 4-5 $\text{mmol/m}^2\text{сек}$, можно сделать вывод, что этого минимального света достаточно для прохождения процесса фотосинтеза, хотя, несомненно, в этот период превалирует дыхание.

Если в зимний период на Мурманском побережье присутствует минимальное освещение, то в более высоких широтах, в частности, у берегов Шпицбергена оно отсутствует. Однако и в этих условиях водоросли сохраняют жизнеспособность. Модельные эксперименты, показали, что после 30-ти суточного отсутствия освещения в клетках фукоидов не отмечается деградиационных изменений. Несмотря на незначительное снижение парциального объема хлоропластов в клетке, их ультраструктура не изменяется. Количество и соотношение пигментов остается близким к контрольному. В цитоплазме клеток исчезают гранулы запасного вещества, увеличивается удельная доля митохондрий в клетке и удельная доля крист в митохондриях, что свидетельствует об усилении процессов дыхания. Однако, признаков автолиза в клетках не наблюдается.

Можно предположить, что процесс адаптации фотосинтетического аппарата к полярной ночи у водорослей Мурманского побережья аналогичен адаптации к затенению, описанному Э.А. Титляновым с коллегами для гротовых растений Японского моря (Титлянов и др., 1987). Не исключен переход в темноте у ряда водорослей в состояние мезабиоза, в котором могут находиться длительное время микроводоросли при содержании в темноте на минеральной среде (Воскобойников и др., 1980). Учитывая результаты последних экспериментов по влиянию отсутствия света на макрофиты (Воскобойников, 2005; Рыжик, 2005; Воскобойников и др., 2006) мы пришли к выводу о возможности перехода макрофитов в зимний период в темноте на гетеротрофный тип обмена, что находится в соответствии с представлениями К.М. Хайлова, Ю.К. Фирсова (1976) о возможности экзогенной органотрофии, У. Людера с коллегами (Luder et al., 2002), показавших возможность смены энергетического метаболизма у макрофитов в темноте, И.В. Тропина и М.В. Макарова (2004), отметившими факт поглощения HCO_3 в процессе темного

дыхания у водорослей.

4.1.3.4. Ультрафиолетовая радиация

Уровень природной ультрафиолетовой радиации (УФ-Б, 320-360 нм) на побережье Баренцева моря, снижает скорость роста многих водорослей (Макаров, 2001). Наибольшая устойчивость к действию УФ проявлялась у литоральных водорослей *P. palmata* и *F. vesiculosus*. Впервые показана способность высоких доз УФ-Б стимулировать у ламинариевых водорослей выход спор путем разрушения парафиз и подавлять развитие эмбриоспор, гаметофитов, молодых спорофитов (Макаров, Воскобойников, 1999, Makarov, Voskoboynikov, 2001). Воздействие этого фактора позволяет объяснить весенний пик спороношения у ламинариевых при низких температурах воды и может быть одной из причин гибели проростков этих водорослей в литоральной зоне.

4.1.3.5. Соленость

Заливы Баренцева моря, особенно кутовые части, характеризуются наличием большого числа ручьев, сток из которых, особенно в весенне-летний период, приводит к значительному опреснению зоны обитания макрофитов. В наших исследованиях (Воскобойников, Макаров, 1999; Тропин и др., 2003; Малавенда и др., 2006) определены перестройки при изменении солености, происходящие у бурых водорослей на разных уровнях организации: от клеточного до популяционного. Экспериментально показано, что наиболее устойчивым к изменению солености является *F. vesiculosus* (выдерживает опреснение до 2.5 ‰) и наименее устойчивым *L. saccharina* (погибает при опреснении 17 ‰). *A. nodosum*, *F. distichus* и *F. serratus* занимают промежуточное место по уровню резистентности к опреснению.

Мы предполагаем, что постоянное присутствие многолетних талломов *F. vesiculosus* и *A. nodosum* в зонах сильного распреснения является невозможным. Существование же водорослей в этих зонах можно объяснить наличием периодических приливов, так называемых "приливных окон", обеспечивающих макрофитам временные, но необходимые условия для выживания. Более того, можно утверждать, что взрослые талломы водорослей, находящиеся в местах распреснения, выросли при данном уровне солености, и запуск (или

развитие "de nova") механизмов биохимической адаптации к солености у них начинается со стадии зиготы.

Анализ природных фитоценозов показал, что популяция *F. vesiculosus* Восточного Мурмана адаптируется к солоноватоводным условиям путем изменения репродуктивной структуры. Выявлено, что равное соотношение полов наблюдается в кутовых зонах при умеренном распреснении. Соленость ниже критических величин уменьшает продолжительность жизни растений до 5-6 лет и приводит к значительному преобладанию женских особей.

4.1.3.6. Интенсивности движения воды и тип субстрата

Значительные изменения в биомассе и видовом составе фитоценозов, особенно литоральных, обусловлены гидродинамической активностью и типом субстрата. Фации каменистых россыпей и скал характеризуются большим видоразнообразием: наиболее массово представлены водоросли отдела Rhodophyta (насчитывается более 17 видов) и отдела Phaeophyta (12 видов). В то же время на фации мягких грунтов, особенно в районах впадения водотоков наиболее богато представлен отдел Chlorophyta. Для дифференцированных, крупных талломов, которыми обладают многолетние виды красных и бурых водорослей, необходим твердый субстрат. На участках, лишенных такого субстрата, доминируют однолетние водоросли. Биомасса макрофитов на мягких грунтах не превышает 3.5 кг/м^2 , в то время как для фации каменистых россыпей биомасса доминирующих видов до 9.5 кг/м^2 .

Гидродинамический фактор играет важную роль в распространении спор. Наши экспериментальные наблюдения и данные зарубежных исследователей (Brian, 2002) показали, что большинство спор оседают на дно от нескольких до сотен метров от родительской особи, отдельные фракции спор могут разноситься волнами и течениями на несколько километров. Наблюдения, проведенные на фукоидах (Vadas et al., 1990), выявили, что после воздействия одной волны высотой 20-50 см на открытом берегу остается не более 1% только что осевших зигот.

Нами выявлена зависимость формы таллома от гидродинамических условий мест произрастания водорослей. Эксперименты показали, что при переносе талломов в другие гидродинамические условия изменяется отношение длины пластины к

ширине. Узкая, более плотная и толстая пластина позволяет эффективнее противостоять разрушительному действию волн (Рыжик и др., 2004). От гидродинамических условий зависят морфология, размерно-весовые показатели стволика и ризоида. В затишных местах, благодаря более длинным стволикам, талломы распределяются мозаично, в связи с чем достигается их равномерное освещение. Диаметр черешка у талломов из мест с интенсивным движением воды превышает таковой у одновозрастных растений из затишных мест обитания. Также значительно выше в прибойных местах и доля стволика в общей массе таллома по сравнению с аналогичной характеристикой в затишных местах обитания водорослей.

Морфометрические показатели ризоидов также определяются гидродинамическим режимом места обитания и типом субстрата. В прибойных местах, где субстратом являются выходы скальных пород и крупные валуны, ризоиды короткие, большого диаметра и формируют мощную подошвообразную структуру, способствующую повышению прочности прикрепления растений к субстрату. В затишных местах на одиночных мелких и средних камнях ризоиды мелкие (Рыжик и др., 2004).

Влияние гидродинамических условий места обитания проявляется и на показателях физиологического состояния растительного организма. Удельная поверхность пластины ламинарии сахаристой находится в обратной зависимости от интенсивности движения воды.

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. Независимо от места произрастания максимальное количество сухого вещества содержится в центральной части и зоне роста. 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 (Воскобойников и др., 2005; Облучинская, Воскобойников, 2005).

Анализ тканевой структуры двухлетних растений *L. saccharina* также показал направленность морфологических изменений на приспособление к гидродинамической активности района обитания. У

водорослей из мест с интенсивным волно-прибойным движением воды клетки корового слоя располагаются плотнее и имеют сильно вытянутую форму, у растений из затишных мест клетки округлые, межклеточное пространство более развито.

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.

У ламинарии из мест с интенсивным движением воды, особенно у молодых растений, показано увеличение количества рядов ассимиляционных клеток и фотосинтетических пигментов. Нами высказано предположение, что в прибойных местах, за счет турбулентной активности, толщина пограничного слоя воды около таллома уменьшается и, следовательно, доступность газов повышается, что влечет за собой развитие мезоструктуры фотосинтетического аппарата (Рыжик и др., 2004; Рыжик, 2005).

Таким образом, субстрат и гидродинамические условия в местах обитания макрофитов влияют на их распределение, видовой состав, морфологию.

4.1.3.7. Поллютанты

Биота Баренцева моря, в частности Мурманского побережья испытывает мощный антропогенный пресс, что обусловлено присутствием на побережье военно-промышленного комплекса. В ближайшие годы в прибрежной зоне ожидается увеличение объемов транспортировки и перегрузки нефти и газового конденсата, что может повлечь за собой загрязнение акватории нефтепродуктами. Поэтому большую значимость приобретают работы по изучению влияния поллютантов на фитоценозы литорали и сублиторали.

Тяжелые металлы и радионуклиды

В процессе эволюции у бурых водорослей выработалась способность накапливать некоторые металлы в 1000-10000 раз больше по сравнению с их содержанием в воде, благодаря чему они являются общепризнанными объектами-мониторами (Bailey, Stokes, 1985; Бурдин и др., 1993; Саенко, 1992; Христофорова, 1989). Для каждого

вида водорослей существует предел накопления микроэлементов, превышение которого вызывает угнетение физиологических процессов, в том числе механизмов регулирования содержания металлов и может являться причиной гибели организма (Бурдин и др., 1990). Отрицательное воздействие высоких концентраций металлов может проявляться на разных стадиях онтогенеза водорослей. Отмечено, что избыточное количество меди в среде на 95% снижает количество созревших цистокарпов (Thursby, 1986). Нами показано (Воскобойников и др., 1997) что высокие концентрации меди и кадмия подавляют движение, а в дальнейшем и развитие спор ламинарии сахаристой.

У фукусовых водорослей Баренцева моря максимальное содержание тяжелых металлов наблюдается в зимний период, минимальное - в летний. Большое влияние на интенсивность накопления металлов оказывает освещенность. С глубиной у многих водорослей увеличивается содержание Ni, Cr, Zn, Co и уменьшается Fe и Mo (Саенко, 1992). Аккумуляция многих металлов зависит от фотосинтетической активности организма в течение суток (Тропин, 1992).

У *L. saccharina* и *L. digitata*, взятых из разных мест обитания, самые высокие концентрации металлов были обнаружены в ризоидах, самые низкие - в молодых частях пластины таллома. У водорослей из кутовой части губ различия по содержанию металлов в разных частях таллома были более значительными, чем у водорослей из открытой части. Концентрации металлов могут различаться даже у близкородственных видов, обитающих в одном месте. Ламинариевые водоросли накапливают большее количество тяжелых металлов по сравнению с фукоидами, что вероятно связано с более высоким содержанием альгината в ламинариевых водорослях. Многолетние наблюдения (Воскобойников и др., 1992, Воскобойников, 1998, Облущинская и др., 2003) показали значительное снижение содержания металлов в ламинариевых и фукусовых водорослях из губ Баренцева моря, что можно объяснить улучшением экологической обстановки в прибрежной части.

Нефтяное загрязнение

Попадание нефти и нефтепродуктов в прибрежную экосистему часто приводит к элиминации значительного количества видов.

Сравнительный анализ фитоценозов Мурманского морского порта с постоянным загрязнением нефтепродуктами и губы Дальнезеленецкой - чистого места обитания, показал их значительные различия. В экологически чистом месте обитания обнаружено 12 доминирующих видов с проективным покрытием 85-90%, а в загрязненном - 4 вида с проективным покрытием 15%. Морфо-функциональные показатели (масса, размеры, возрастной ряд) растений из чистых мест в два раза выше, чем у водорослей из загрязненных местообитаний.

При малых концентрациях нефти и нефтепродуктов у водорослей отмечается усиление фотосинтеза, дальнейшее увеличение концентрации приводит к снижению фотосинтетической активности (Shiels et al., 1973; Прохорова, 1982; Патин, 1997).

Наиболее чувствительными к нефтяному загрязнению являются водоросли в репродуктивный период и на ранних стадиях развития. Выявлено, что спорофиты ламинарии обладают более высоким уровнем толерантности к нефти, по сравнению с зооспорами и гаметофитами, а мужские гаметофиты ламинарии более чувствительны к нефти, чем женские. Проведя анализ изменений нуклеиновых кислот у бурых водорослей Баренцева моря при нефтяной интоксикации И.А. Диванин и В.Е. Ерохин (1977) пришли к заключению, что нефть не является специфическим токсикантом, поражающим какую-либо одну систему синтеза белков, а вызывает несогласованные изменения в содержании белка, свободных нуклеотидов и нуклеиновых кислот.

Нефтяные углеводороды способны накапливаться в клетке до определенного предела без видимых следов повреждения растения в целом. Такой эффект наблюдается преимущественно у тех макроводорослей, которые длительный период находятся в среде, загрязненной нефтепродуктами (Миронов, 1985; Миронов, Щекатурина, 1976; Воскобойников и др., 2004). В норме для морских макроводорослей отмечено наличие целого спектра углеводородов, количество которых связано с морфологией талломов водорослей и имеет четкую сезонную динамику (Youngblood, Blumer, 1973).

Прежде, чем попасть внутрь клетки, нефть сорбируется на клеточной стенке, в этот период происходит наиболее быстрое разрушение нефти, причем, появление продуктов фотоокисления повышает степень ее токсичности (Heldal, 1984; Ivanov, 2001; Lacaze et al., 1982; Pengerud et al., 1984). Замечено, что разрушение нефти

происходит быстрее именно тогда, когда она сорбирована на поверхности клеток водорослей (Zeppa, Schlotzhauer, 1983).

Среди нескольких сотен штаммов бактерий, выделенных с пластины ламинарии, большинство представлено гетеротрофными формами, а также бактериями, расщепляющими широкий спектр органических соединений, в том числе и нефтепродукты (Дмитриева, Дмитриев, 1996). Известна способность микробиологического сообщества, в частности на *F. vesiculosus*, в присутствии соединений азота и фосфора максимально утилизировать нефтепродукты, снижая в несколько раз токсический эффект (Wrabel, Peckol, 2000). У ряда макрофитов возможно включение нефтяных углеводородов в собственный метаболизм. Именно этим можно объяснить произрастание *F. vesiculosus* в зонах постоянного нефтяного загрязнения без значительных изменений уровня фотосинтеза, пигментного и полисахаридного составов, ультраструктуры (Воскобойников, 2003; Воскобойников и др., 2004).

Таким образом, нефть является комплексным неспецифическим токсикантом, воздействующим на все уровни организации водорослей, от субклеточного до популяционного уровня, и она вызывает ряд изменений, которые могут быть положительными для одних водорослей и иметь отрицательное значение для других.

Мы предполагаем, что высокая устойчивость *F. vesiculosus* к нефтяному загрязнению обеспечивается включением нефтяных углеводородов в собственный метаболизм, а также присутствием на поверхности таллома нефтеокисляющих микроорганизмов.

4.1.4. Биотические факторы

Наряду с абиотическими факторами большое влияние на водоросли-макрофиты оказывает и биотическая составляющая окружающей среды.

Характер взаимоотношений между макрофитами в процессе онтогенеза может изменяться от конкурентного до взаимовыгодного. Еще на стадии зооспоры водоросли вступают в конкурентные взаимоотношения за субстрат, а при дальнейшем развитии за свет и питательные вещества. Важным механизмом в конкурентной борьбе является аллелопатическое влияние. Известны вещества, продуцируемые и выделяемые в воду некоторыми макроводорослями, которые ингибируют рост и фотосинтез других макрофитов (Fletcher,

1975; Ferrer, 1997; Suzuki et al., 1998). Некоторые экстракты водорослей могут негативно влиять на прорастание спор фукоидов, разрушать зооспоры, гаметофиты, молодые спорофиты ламинариевых (Denboeh et al., 1997; Nelson et al., 2003).

Наряду с конкуренцией групповое произрастание дает преимущество перед одиночными особями в виде снижения волновых воздействий и осушения (Schoenbeck, Norton, 1978; Vadas et al., 1990). На примере ламинарии (Макаров, 1987) и фукуса (Worm, Chapman, 1996) показаны лучшее закрепление, прорастание спор, большая выживаемость проростков в зарослях, по сравнению с развитием на свободном субстрате.

По нашему мнению, именно межвидовая конкуренция является фактором во многом определяющим нижнюю границу распространения макрофитов.

Несомненный интерес представляют взаимоотношения макрофитов с животными организмами. В литературе имеются многочисленные данные об активном прессинге водорослевых сообществ популяцией морских ежей у берегов Мурмана, Норвегии (Пропп, 1971; 1977; Холодов, 1981; Голиков и др., 1983; Hagen, 1983), который выражается в уменьшении проективного покрытия, ширины водорослевого пояса, видового разнообразия. Все чаще фрагменты растений обнаруживаются в пищеварительной системе камчатских крабов, интродуцированных в Баренцевом море. Наш опыт плантационного выращивания ламинарии в 1985 году в губе Дальнезеленецкой показал, что вследствие действия фитофагов теряется до 20% урожая (около 12 тонн на 1 га плантации). Довольно часто плотные кладки беспозвоночных на поверхности талломов снижают до 50% поступление света к фотосинтезирующим клеткам. Наличие или отсутствие обрастателей является одним из основных факторов, влияющих на товарные качества конечной продукции.

Детальное изучение обрастания основного объекта промысла и культивирования *L. saccharina* животными и растительными организмами было проведено совместно с Н.Н. Пантелеевой (Воскобойников и др., 2005). Всего в сообществе обрастания *L. saccharina* отмечено более 30 видов беспозвоночных следующих групп: Polychaeta, Bryozoa, Hydroidea, Bivalvia, Gastropoda, Amphipoda, Ostracoda, Echinodermata, Infusoria, Foraminifera, Kamptozoa.

Водоросли-эпифиты на талломах *L. saccharina* в основном

обнаруживаются в нижней части стволика и на ризоидах. Это может объясняться более тонким и гладким стволиком ламинарии сахаристой по сравнению с другими видами ламинариевых водорослей, которые подвержены присутствию эпифитов в большей степени. К незначительному количеству видов водорослей, способных произрастать на ламинарии сахаристой, в основном относятся багрянки, которые не являются облигатными эпифитами: *P. palmata*, *Ptilota plumosa*, *Polysiphonia urceolata*, *Ph. rubens*, *O. dentata*.

В отличие от ламинарии, на талломах *F. vesiculosus* водоросли-эпифиты и животные-обрастатели встречаются крайне редко и приурочены к нижней, более старой его части. Редкое присутствие обрастателей у данного вида может объясняться его произрастанием в верхнем горизонте литорали, где водоросли испытывают осушение при отливах, сильный нагрев летом и промерзание зимой, что может приводить к гибели эпибионтов.

Помимо представителей зоо- и фитобентоса в состав обрастателей ламинарии и фукуса входят многочисленные бактерии, микроводоросли и гетеротрофы различного таксономического ранга. Установлено, что количество бактерий на поверхности таллома ламинарии составляет в среднем 125 тыс. кл/см² (Рубан, 1961). Сообщество бактерий, живущих на водорослях видоспецифично. Многолетние водоросли, образуя симбиотические ассоциации с различными группами организмов, приобретают некоторую независимость от воздействия факторов внешней среды: азотфиксирующие бактерии увеличивают доступность азота (Москвина, 1991), нефтеокисляющие бактерии в определенной мере нейтрализуют воздействие нефти и нефтепродуктов (Гусев и др., 1978; Гусев, Коронелли, 1982). У однолетних водорослей, по-видимому, такие комплексы сформироваться не успевают.

4.2. Химический состав макрофитов

Изучение химического состава макрофитов важно для понимания процессов жизнедеятельности водорослей, адаптации и регуляции роста и в то же время для оценки перспективности их использования в медицинской, микробиологической, пищевой и других отраслях народного хозяйства.

4.2.1 Сухое вещество

По результатам наших анализов макрофиты в зависимости от систематической принадлежности, возраста, участка слоевища, условий произрастания и сезона содержат от 7 до 40% сухого вещества, которое представляет собой смесь органического и минерального компонентов. (Макаров и др., 2004). Практически у всех исследованных видов водорослей содержание сухого вещества увеличивается в течение летнего периода. Исключение составляют только *L. saccharina*, *A. nodosum* и *F. distichus*, у которых количество сухих веществ изменялось незначительно.

К концу летнего периода скорость роста водорослей значительно снижается. Если в течение весны - начала лета преобладают ростовые процессы, то к концу лета в клетках начинают накапливаться запасные вещества. Максимум их содержания наблюдается в августе, а в случае ламинарии и отдельных фукоидов несколько раньше.

4.2.2 Углеводы

У водорослей, как и у высших растений, основными органическими веществами являются углеводы (моно- и полисахариды). Наибольшую значимость для существования бурых водорослей и для их товарного качества имеют структурные углеводы: целлюлоза, сульфатированные фукогликаны (фукоиданы), альгиновые кислоты и альгинаты.

Среднее содержание альгиновой кислоты в ламинарии сахаристой с побережья Баренцева моря достигает 27% к концу лета и уменьшается до 13% зимой. В зимние месяцы наибольшее содержание альгинатов было отмечено в центре пластины - на 17-20% выше, чем в краевых частях, а минимальное - в зоне роста. В летние месяцы распределение альгиновой кислоты по пластине ламинарии также неравномерно, наибольшее ее содержание обнаружено в волане и зоне роста. Полученные данные подтверждают зависимость накопления альгиновой кислоты у бурых водорослей от фотосинтетической активности. Вероятно, она может выполнять функцию запасного вещества водорослей, поскольку накапливается в летне-осенний период и расходуется в зимне-весенний. В прибойных местах у *L. saccharina* содержание альгиновой кислоты выше, что связано с выполняемой ею функцией структурного полисахарида, входящего в состав клеточной стенки бурых водорослей. У растений младших

возрастных групп содержание альгиновой кислоты меньше, чем у взрослых растений.

Максимум накопления маннита у ламинарии, как и альгиновой кислоты, наблюдается в летне-осенний период. Содержание маннита в январе не превышало 5%, а в среднем составляло 2.5%, тогда как в летних пробах оно достигало 14.5%. Накопление маннита у *L. saccharina* зависит от степени прибойности в местах произрастания, с увеличением которой содержание маннита резко снижается. У фукусовых водорослей содержание альгиновой кислоты ниже, чем у ламинариевых. Сезонные изменения количества альгиновой кислоты наиболее выражены у *F. vesiculosus* и аналогичны таковым у *L. saccharina*.

Содержание фукоидана в фукусовых водорослях в течение года почти постоянно и составляет 10-15% от сухого веса. Наименьшее его количество отмечено у *A. nodosum*, что, возможно, обусловлено замещением ряда функций, выполняемых фукоиданом, полисахаридом аскофилланом, присутствующим у данной систематической группы.

Содержание ламинарана в фукусовых водорослях незначительно и даже в летний период не превышает 4%. Повидимому, низкое содержание ламинарана у фукусовых объясняется тем, что функцию запасного вещества у этих бурых водорослей выполняют другие полисахариды (альгиновая кислота и фукоидан), а не ламинаран.

Углеводы у красных и зеленых водорослей Баренцева моря изучены в меньшей степени, чем у бурых, что связано с отсутствием их промысловых скоплений. *Ahmfeltia plicata*, содержащая агар, которая долгие годы была одним из главных объектов промысла на Дальнем Востоке и Белом море, встречается в единичных экземплярах в губе Ивановской. Также очень незначительно присутствие в Баренцевом море *Chondrus crispus*, вида, который используется для получения каррагенанов в ряде азиатских стран.

4.2.3 Пигменты

При изучении фотосинтетических пигментов в клетках водорослей различных систематических групп с побережья Баренцева моря нами (Макаров и др., 2004) выявлена сезонная зависимость в их содержании. В начале лета, при наступлении полярного дня, количество всех фотосинтетических пигментов снижено, что связано с

высокой интенсивностью освещения. Общей тенденцией сезонных изменений у всех водорослей является увеличение содержания пигментов (хлорофиллов, каротиноидов, фикобилинов) с уменьшением уровня освещенности. Показано, что у видов с тонкопластинчатым талломом (*U. obscura*, *P. umbilicalis*) содержание фотосинтетических пигментов в большей степени зависит от интенсивности освещения, по сравнению с водорослями со сложной организацией таллома. В зимний период пигментный аппарат у многолетних водорослей изменяется незначительно.

4.2.4. Липиды

Липиды выполняют жизненные функции, связанные с синтезом физиологически активных компонентов и энергообеспечением клетки, чрезвычайно велика их роль в адаптивных реакциях водорослей к факторам внешней среды.

Содержание липидов в ламинариевых и фукусовых водорослях зависит от стадии онтогенеза и условий среды обитания. Под воздействием нефтяного загрязнения общее содержание липидов у *F. vesiculosus* увеличилось с 3.6 до 9.8%. (Воскобойников и др., 2004). У ламинариевых наибольшее содержание липидов наблюдается в начале спорогенеза. Отмечена сезонная изменчивость в содержании липидов: в декабре у *L. saccharina* - 64.6 мг/г сухого веса, у *F. vesiculosus* 17.6 мг/г, *F. distichus* 19.4 мг/г, а в апреле 16.8 мг/г, 2.8 мг/г, 3.2 мг/г соответственно. В зависимости от видовой принадлежности соотношение отдельных жирных кислот варьирует. У фукусовых преобладают пальмитиновая, олеиновая, линолевая и арахидоновая кислоты, у ламинариевых эйкозапентаеновая и октадекатетраеновая (Jamieson, Reid, 1972; Хотимченко, 2003).

4.2.5. Витамины и микроэлементы

Макро- и микроэлементный состав водорослей колеблется и зависит от видовой принадлежности, среды и условий обитания. Проведенные нами исследования фукусовых и ламинариевых водорослей из губ Дальнезеленецкая и Териберская показали количественный и качественный состав микроэлементов относительно близкий к описанному у аналогичных видов в литературе (Indergaard, Minsaas, 1991).

Микроэлементы и витамины участвуют в метаболизме

растения, в частности в процессах адаптации и регуляции роста (Luning, 1990; Hoek, 1995), не случайно данные вещества входят практически во все среды для культивирования водорослей.

Конечно же присутствие в высоких концентрациях многих витаминов и микроэлементов позволяет использовать многие виды водорослей в медицине, пищевой промышленности.

4.2.6. Вторичные метаболиты макроводорослей и экскреция

Помимо первичных метаболитов, водоросли синтезируют большое количество органических соединений, называемых вторичными метаболитами: поликетиды, стероиды, изопреноидные и фенольные соединения, регуляторы роста. Некоторые из метаболитов выделяются в окружающую среду. Среди экзометаболитов бурых водорослей встречаются самые разнообразные органические соединения: полисахариды, липиды, фенольные соединения, а также половые аттрактанты.

Экзометаболиты могут способствовать адаптации организмов к стрессовым ситуациям, в частности, к отрицательным температурам, осушению, и имеют значение во взаимоотношениях водорослей с окружающей средой. Расчеты показали, что на одном квадратном метре литорали Восточного Мурмана в сутки продуцируется до 2 г растворимых в морской воде фенольных соединений (Ерохин, 1977). Нами показано (Воскобойников и др., 2005) наличие в клетках фукусовых водорослей физодов - структур, состоящих из продуктов вторичного метаболизма (полифлорглюканов, таннинов) и участвующих в формировании клеточной стенки (Schoenwaelder, Clayton, 1999). Они могут выполнять антибактериальную функцию, защищая от поселения эпифитов и поедания животными. Активизация их синтеза происходит в условиях стресса.

4.3. Состав, распределение, промысел макрофитов в прибрежье Баренцева моря и перспективы аквакультуры

4.3.1. Состав, распределение, биомасса и проективное покрытие ламинариевых и фукусовых водорослей в типичных губах Баренцева моря

Анализ результатов изучения проективного покрытия, биомассы, распределения, видового состава, размерно-весовых параметров макрофитов наиболее типичных губ Баренцева моря

показал, что данные характеристики закономерно изменяются в соответствии с биономическим типом района (гидродинамикой, глубиной моря, субстратом). Средняя биомасса ламинариевых водорослей в губах открытого типа варьирует от 4 до 12 кг/м², а закрытого типа от 6 до 20 кг/м², достигая по данным ряда авторов 35-40 кг/м² при глубине произрастания от 3 до 10 м. Средняя биомасса фукусовых составляет 1.5 кг/м², а максимальная до 15.0 кг/м². Наши результаты имеют близкие значения с данными для Мурманского побережья, полученными в разные годы Блиновой (1964), Виноградовой (1964), Пельтихиной (2005).

4.3.2. Промысел макрофитов

Несмотря на значительные запасы промысловых водорослей (250-300 тыс. т ламинариевых и 200 тыс. т фукусовых) добыча ламинариевых на Мурманском побережье не превышает в последние годы 300 т. Промысел фукусовых, который проводился экспериментально в 2002-2003 г. составил 150 т. Основной причиной недоиспользования фиторесурсов является низкая рентабельность промысла и дальнейшей переработки.

4.3.3. Плантационное выращивание

Одним из вариантов повышения рентабельности промысла в Баренцевом море является создание береговых хозяйств, сочетающих использование природных зарослей ламинариевых и фукусовых водорослей, плантационное выращивание ламинариевых и первичную переработку макрофитов.

В разделе детализируются результаты многолетних исследований биологии ламинарии сахаристой (спорогенеза, раннего развития, формирования пластины), которые легли в основу биотехнологии плантационного выращивания ламинарии, неоднократно апробированной в губе Дальнезеленецкой (Макаров и др., 1986; Воскобойников и др., 1999). Рассматриваются теоретические и практические проблемы культивирования макрофитов, возможность создания плантации двойного назначения: получения биомассы водорослей и очистки поверхностного слоя воды от нефтяной пленки.

4.3.4. Деградация и восстановление фитоценозов.

Данные многолетних наблюдений в заливах Мурманского

побережья позволили составить представления о деградиционных изменениях в фитоценозах под влиянием антропогенных факторов: строительных работ, промысла, сброса в море бытовых отходов. Прежде всего, эти изменения проявляются в уменьшении видового разнообразия, проективного покрытия, биомассы, возрастного ряда, замещении многолетних видов на однолетние. На литорали и сублиторали данные изменения чаще всего происходят одновременно со сменой субстрата: заиление, захоронения валунов, в ряде случаев на фоне загрязнения акватории нефтепродуктами и бытовыми отходами.

Одним из способов восстановления прибрежных фитоценозов является внесение субстрата, искусственный подсев спор (Макаров, 1998; Воскобойников и др., 1999; Михайлова, 2003), очистка акватории от загрязнения.

Глава 5. Перспективы использования макрофитов

В данной главе рассмотрены вопросы первичной и тонкой переработки водорослей, оптимизации получения и использования биологически активных веществ, получившие отражение в наших публикациях (Afinogenov et al., 1995; Воскобойников, Зубова, 1998; Облучинская и др., 2002; Воскобойников, 2003; Облучинская и др., 2003; Макаров и др., 2004; Облучинская, Воскобойников, 2005)

Оценивая перспективу использования водорослей в народном хозяйстве необходимо исходить из трех критериев: 1) ценность макрофитов, как сырья для пищевой, медицинской и других направлений промышленности; 2) себестоимость добычи, переработки, технологии получения заданных веществ, продуктов; 3) состояние запасов и возможность восстановления природных ресурсов.

Анализ химического состава макрофитов показывает, что они являются источником биологически активных веществ (БАВ). По содержанию витаминов ламинариевые и фукусковые водоросли в 100-1000 раз превосходят наземные растения, ряд БАВ встречается только в водорослях.

По литературным данным в водорослях в небольших количествах присутствуют все витамины. У ламинариевых водорослей отмечается значительное содержание витамина А, а у фукусовых - витамина Е. У *F. serratus* и *F. vesiculosus* обнаруживаются большое количество аскорбиновой кислоты: 420 мг% и 500 мг% соответственно,

а у *L. saccharina* 360 мг% (по результатам шести проб, взятых для анализа в июле месяце в губе Дальнезеленецкой).

К числу доминантов среди зеленых водорослей-макрофитов Баренцева моря относятся *A. arcta*, *U. obscura*, *Cl. rupestris*. Все три вида являются продуцентами БАВ: витаминов, жирных кислот, но учитывая, что биомасса зеленых водорослей составляет не более 70 г/м², использование их природных зарослей не представляется перспективным. Как показали экономические расчеты, бесперспективным является и культивирование данных водорослей, тем более с учетом непредсказуемости начала спорогенеза у описываемых видов.

Среди красных водорослей, исходя из химического состава, в первую очередь представляют интерес виды способные к синтезу агара или каррагенана. На Баренцевом море известно два таких вида: *Ahmfeltia plicata* и *Chondrus crispus*. Анфельция в небольших количествах присутствует на границе Баренцева и Белого морей, единичные экземпляры обнаружены в губе Ивановская. Промысловые или близкие к ним запасы хондруса также отсутствуют. Интенсивное культивирование анфельции, с учетом чрезвычайно малой скорости ее роста, нерентабельно. Данные о биологии *Ch. crispus* в Баренцевом море, составляющие основу для культивирования, отсутствуют.

Из представителей Rhodophyta в Баренцевом море потенциальный интерес для промысла может представлять *P. palmata*, биомасса которой на отдельных участках литорали может достигать 3 кг/м². Е.В. Шошиной (2003) проанализированы сезонные изменения массы, скорости роста, размножение вида. Эксперименты показали возможность культивирования пальмариин на канатах. Данный вид имеет высокую скорость роста (2.3-5.5 % в сутки). Оптимальной для роста является температура 10⁰С. Пальмария может накапливать достаточно высокое количество фикобилиновых пигментов, используемых в биотехнологии, а близкий к ней вид *P. stenogona* является признанным источником эйкозапентаеновой кислоты. Пальмария широко используется в пищевой промышленности.

На схеме (рис. 2) показаны направления возможного использования биологически активных веществ бурых водорослей.

К сожалению, необходимо признать, что технологии использования баренцевоморских макрофитов для нужд биотехнологии, медицинской, пищевой, других отраслей

промышленности составляют не более 20% по сравнению с дальневосточными водорослями (Подкорытова, 2003). Несомненно перспективными являются начатые в настоящее время работы по использованию липидного комплекса, содержащего уникальные БАВ, развитие технологий по получению продукции из фукусовых водорослей на основе фукоидана, использованию пигментного



комплекса.

Рис. 2. Комплексное использование БАВ бурых водорослей

Основные положения и выводы:

На Мурманском побережье Баренцева моря 197 видов морских макроводорослей произрастают в условиях уникального природного эксперимента под воздействием биотических и абиотических факторов: сменой полярного дня и полярной ночи, низкими отрицательными температурами зимой и высокими положительными летом, осушением во время отливов, опреснением, гидродинамикой, межвидовой конкуренцией.

Анализ биологических особенностей макрофитов позволил не только описать механизмы адаптации и регуляции роста, определяющие их существование в условиях субарктики, но и оценить запасы, распределение, перспективы промышленного использования водорослей. В результате исследования нами показано следующее:

1. Ведущим фактором внешней среды, оказывающим влияние на рост макрофитов, является свет (интенсивность, фотопериод, спектральный состав):

1) Для большинства исследованных литоральных видов водорослей оптимальная интенсивность света составляет 150-500 $\text{mmol}/\text{m}^2\text{сек}$, а для сублиторальных видов значительно ниже. Интенсивность света выше оптимальной вызывает снижение скорости роста, а при продолжительном воздействии гибель организма. Для литоральных водорослей разница в оптимуме освещения обусловлена морфологией таллома: у *P. palmata* и *F. vesiculosus*, имеющих несколько слоев клеток, максимальная скорость роста наблюдается при 500-700 $\text{mmol}/\text{m}^2\text{сек}$; у *U. obscura* и *P. umbilicalis*, имеющих один или два слоя клеток в талломе, при 150-400 $\text{mmol}/\text{m}^2\text{сек}$. 2) Фотопериод может выполнять компенсаторную роль, обеспечивая высокую скорость роста водорослей весной при низких температурах воды. Оптимальным фотопериодом для роста большинства водорослей является 16:8 (свет:темнота). 3) Адаптация водорослей к условиям полярной ночи осуществляется: а) при минимальном освещении на Мурманском побережье по "ульва-типу" преобразований фотосинтетического аппарата; б) при полном отсутствии освещения через переход макрофитов с фотоавтотрофного на гетеротрофный способ питания. 3) Природные дозы ультрафиолета-Б оказывают влияние на все стадии жизненного цикла водорослей: замедляют развитие спор и гаметофитов, снижают скорость роста взрослых растений. В весенний период УФ-Б стимулирует выход спор ламинариевых.

2. Диапазон температурной толерантности водорослей зависит от их происхождения, т.е. является генетически закрепленным. Наличие в клетках большого процента "связанной" воды в сочетании с синтезом у ряда видов криопротекторов обеспечивает выживание литоральных водорослей зимой во время отливов (при температуре до -18°C). Сохранение жизнеспособности у вегетативной ткани пальмарии, порфиры, ульварии, фукусовых водорослей и спорогенной

ткани ламинарии и ульварии после 6 месяцев хранения в жидком азоте (-187⁰С) показало возможность создания криобанка вегетативного и репродуктивного материала водорослей.

3. Адаптация к изменению интенсивности движения и солености воды у макрофитов происходит на разных уровнях организации: от молекулярного до популяционного. У ламинариевых водорослей содержание сухого вещества, количество фотосинтетических пигментов, альгиновой кислоты находится в прямой зависимости, а удельная поверхность - в обратной зависимости от гидродинамической активности. Изменение формы таллома ламинарии от овальной до ремневидной позволяет противостоять усилению гидродинамического режима. Устойчивость к распреснению, наблюдаемому в кутовых зонах большинства заливов Мурманского побережья, снижается в ряду *F. vesiculosus* > *F. serratus* > *L. saccharina*, причем *F. vesiculosus*, являющийся эвригалинным видом, способен до 10 суток выдерживать постоянное опреснение до 2.5‰. Предполагается, что существование водорослей в зонах высокого распреснения обеспечивается созданием во время приливов условий с нормальной соленостью (приливных окон).

4. Верхняя граница распространения видов определяется абиотическими факторами среды: гидродинамика, свет, температура, а нижняя, наряду со светом, - биотическими: конкуренция с другими видами за пространство, субстрат.

5. Для обеспечения механической прочности таллома в базальных частях осевых структур крупных водорослей (стволика, ветвей, ризоидов) развивается ассимиляционный слой клеток.

6. В ходе онтогенеза макрофитов направленность генеральной жизненной функции определяет изменения в их морфологии, ультраструктуре, химическом составе, и что проявляется особенно ярко - изменениях фотосинтетической компоненты организма. Процесс возрастных изменений хлоропластов водорослей необходимо рассматривать с учетом изменений мезоструктуры фотосинтетического аппарата всего организма. Описаны два пути старения хлоропластов макрофитов: первый по аналогии с хлоропластами листопадных растений, а второй - вечнозеленых.

7. Предполагается, что высокая устойчивость *F. vesiculosus* к нефтяному загрязнению, обеспечивается включением нефтяных углеводородов в метаболизм растения, а также присутствием на

поверхности таллома нефтеокисляющих микроорганизмов.

8. Изучение биологии ламинариевых и фукусовых водорослей, разработка технологии аквакультуры в Баренцевом море позволяет сделать вывод о перспективности плантационного выращивания макрофитов, в том числе, создания плантаций двойного назначения: для получения биомассы водорослей и очистки поверхностного слоя воды от нефтяного загрязнения.

9. Прогнозирование развития прибрежных фитоценозов возможно только с учетом всего комплекса биологических особенностей макрофитов: диапазона толерантности, репродуктивных способностей, скорости роста, продолжительности жизни и т.д., а также локальных условий мест обитания: освещенности, температуры, гидродинамики, солености, субстрата, концентрации токсикантов, наличия фитофагов. Структура и скорость восстановления нарушенных фитоценозов зависят от характеристик биотопа. Наиболее быстрое восстановление происходит в участках губ со II-III степенью прибойности, незначительными колебаниями солености воды и каменистым субстратом.

10. Запасы и возможность быстрого восстановления зарослей фукусовых водорослей, содержание уникальных биологически активных веществ и наличие комплексной технологии переработки позволяют рекомендовать активизацию промысла фукусовых водорослей на побережье Баренцева моря.

Основные положения диссертации опубликованы в следующих работах:

Воскобойников Г.М., Титлянов Э.А. Изучение анатомии и ультраструктуры красной водоросли *Grateloupia turuturu* из различных по освещенности мест обитания // Экологические аспекты фотосинтеза морских макроводорослей. Владивосток: изд. ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 83-87.

Воскобойников Г.М. Электронно-микроскопическое исследование клеток *Ahnfeltia tobuchiensis* из различных частей таллома // Сб. работ Ин-та биологии моря ДВНЦ АН СССР. 1980. С. 21-27.

Воскобойников Г.М., Ананьева Т.И., Верзилин Н.Н. Изменение ультраструктуры хлоропластов и пигментного состава *Euglena gracilis*

при длительном углеродном голодании // Ботан. журн. 1980. Т. 65, N 1. С. 97-99.

Воскобойников Г.М., Машанский В.Ф. Ультраструктура митохондрий эвглени при длительном углеродном голодании // Цитология. 1984. Т.26, N 3. С. 24-28.

Воскобойников Г.М., Мальцев В.Н., Агоева Н.О. Ультраструктура зооспор *Laminaria japonica* (Laminariaceae) // Ботан. журн. 1986. т. 71, N 8. С. 1105-1108.

Макаров В.Н., Джус В.Е., Матишов Г.Г., Хохряков К.Б., Воскобойников Г.М., Денисенко Н.В., Шошина Е.В. Научно-практические аспекты культивирования ламинарии сахаристой в Баренцевом море: Препр. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1987. 44 с.

Родова Н.А., Воскобойников Г.М., Крестникова Е.В., Бурдин К.С. Влияние кинетина на морфологию и ультраструктуру зеленой водоросли *Codium fragile* // Физиол. раст. 1987. Т. 34, вып. 6. С. 1199-1202.

Воскобойников Г.М., Вшивцев В.С., Крестникова Е.В., Родова Н.А., Телегин Н.Л. Некоторые особенности клеток опухоли и суспензионной культуры бурой водоросли *Fucus distichus* L. // Физиол. раст.- 1989. Т. 36, вып. 1. С. 162-165

Воскобойников Г.М., Камнев А.Н. Ультраструктура хлоропластов разновозрастных филлоидов бурой водоросли *Sargassum pallidum* // Биология моря. 1989. N 4. С. 24-28.

Звалинский В.И., Беляева О.Б., Воскобойников Г.М. Принципы изменения окраски талломов ульвовых водорослей в период размножения // Биология моря. 1989. N 5. С. 49-53.

Камнев А.Н., Золотухина Е.Ю., Воскобойников Г.М., Бурдин К.С. Особенности возрастных морфофункциональных изменений филлоидов бурой водоросли *Sargassum pallidum* // Биология моря. 1989. N 2. С. 48-55.

Воскобойников Г.М. Ультраструктура спор ламинарии // Онтогенетические аспекты фотосинтеза морских макроводорослей. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 23-31.

Воскобойников Г.М. Морфофункциональные перестройки фотосинтетического аппарата в онтогенезе ульвовых водорослей // Препр. - Апатиты, 1991. 27 с.

Воскобойников Г.М., Абылгазин Б.Б., Зубова Е.Ю. Влияние отрицательных температур на жизнеспособность спорового материала

ламинарии сахаристой // Препр. - Апатиты, 1991. 7 с.

Воскобойников Г.М., Камнев А.Н. Морфофункциональные изменения хлоропластов в онтогенезе водорослей. Санкт-Петербург: Наука, 1991. 97 с.

Воскобойников Г.М., Зубова Е.Ю., Тыравска Д., Масликовска Б. Влияние тяжелых металлов на подвижность спор ламинарии и одноклеточной водоросли платимонаса // Ботан. журн. 1992. N 4. С. 331-340.

Воскобойников Г.М., Камнев А.Н. Изменение структуры и функции фотосинтетического аппарата бурых водорослей в процессе развития // Экологические аспекты фотосинтеза водорослей. Владивосток: изд. ДВНЦ АН СССР, 1992. С. 83-104.

Бурдин К.С., Воскобойников Г.М., Зубова Е.Ю., Камнев А.Н. и др. Морские водоросли - объекты мониторинга // Арктические моря: биоиндикация, состояние среды, биотестирование и технология деструкции загрязнений. Апатиты. 1993. С. 72-81.

Voskoboinikov G. M., Makarov V.N. Perspectives in the Laminarian aquaculture biomass production, recreation of marine ecosystems, and usage as biofilters // Lecture of 2. Intern. confer. on ecological engineering for wastreatment Waedenswil, Switzerland. 1993. P. 439-441.

Родова Н.А., Воскобойников Г.М. Культура клеток макроводорослей // Биология моря. 1993. N 1. с. 3-18.

Шошина Е.В., Воскобойников Г.М., Макаров В.Н. Оценка состояния пояса макрофитов губы Териберская Баренцева моря (Материалы к ОВОС проектных решений разработки Штокмановского газоконденсатного месторождения) // Препр. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 1994. 28 с.

Afinogenov G., Korzun Y., Voskoboinikov G. Seaweeds polysaccharides sanitation in the postradiation Syndrome // Proceed. Book. The Intern. Acad. of Biolog. Medicine. 1995. Israel. P. 61-64.

Shoshina E., Makarov V.N., Voskoboinikov G. M., Hoek C. Growth and Reproductive Phenology of Nine Intertidal Algae on the Murman Coast of the Barents Sea // Bot. Marina. 1996. V. 39, P. 83-93.

Voskoboinikov G. M., Breeeman A., Hoek C., Makarov V., Shoshina E. Influence of temperature and photoperiod on the growth of northeast Atlantic isolates of *Phycodrys rubens* from different latitudes // Bot. Marina. 1996. - V. 39, P. 341-346

Voskoboinikov G.M., Breeman A. M., Hoek C. Influence of temper-

ature and photoperiod on the rate of growth of algae from the Barents Sea // Tes. IY Intern.Phycological Congress. Leiden, 1997. P.

Воскобойников Г.М. Изменение структуры и функции хлоропластов в онтогенезе промысловых водорослей Баренцева и Белого морей // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 212-242.

Воскобойников Г.М. Тяжелые металлы в промысловых водорослях // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 250-256.

Воскобойников Г.М., Зубова Е.Ю. Биохимический состав промысловых бурых водорослей // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 306-321.

Воскобойников Г.М., Зубова Е.Ю. Сохранение жизнеспособности морских водорослей в условиях отрицательных температур // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 243-249.

Воскобойников Г.М., Макаров М.В. Влияние физических и химических факторов на выход, подвижность и развитие спор ламинарии сахаристой // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 68-80.

Makarov M.V., Voskoboinikov G.M. The influence of the ultraviolet radiation on the spores of *Laminaria saccharine*. Sixth International Congress on History of Oceanography. Program & Abstracts. Qingdao, China, 15-20 august, 1998. P. 69

Zubova E.Ju., Voskoboinikov G.M. Creation of the cryobank of marine algae for conservation of biodiversity and development of biotechnology of marine algae . Sixth International Congress on History of Oceanography. Program & Abstracts. Qingdao, China, 15-20 august, 1998. P. 130-131.

Воскобойников Г.М., Макаров В.Н., Макаров М.В., Шошина Е.В. Технология культивирования и перспективы рационального использования ламинариевых водорослей // Современные технологии и прогноз в полярной океанологии и биологии. Апатиты: КНЦ РАН,

1999. С. 100-128.

Макаров М.В., Воскобойников Г. М. Влияние ультрафиолетовой радиации на споры *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 10. С. 63-72.

Макаров М.В., Воскобойников Г. М., Шошина Е.В., Матишов Г.Г. Влияние ультрафиолетовой радиации на споры *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) // Доклады АН. Сер. Биологическая. 1999. Т. 367, № 2. С. 286-288.

Makarov M.V., Voskoboinikov G.M. The influence of Ultraviolet-B Radiation on Spore Release and Growth of the Kelp *Laminaria saccharina* // Botanica Marina. 2001. Vol. 44, N 1. P. 89-94.

Tropin I.V., Radzinskaya N.V., Voskoboinikov G.M. Assessment of salinity stress upon littoral fucoids: physiological and cytological approaches // Phycologia. 2001. Vol. 40 (4) Supplement. P. 193.

Voskoboinikov G., Makarov M., Maslova T., Sherstneva O. The photosynthetic apparatus of *Ulvaria obscura* during the polar day and polar night // Phycologia. 2001. Vol. 40 (4) Supplement. P. 83-84

Облучинская Е.Д., Воскобойников Г.М., Галынкин В.А. Содержание альгиновой кислоты и фукоидана в фукусовых водорослях Баренцева моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2002. Т. 38, N 2. С. 213-216

Воскобойников Г.М. Водоросли Баренцева моря - перспективы использования в медицине и лечебно-профилактической практике // Сб. докл. Межд. научной конф. "Химия, технология и медицинские аспекты природных соединений". Алматы, 2003. С. 117-122

Облучинская Е.Д., Воскобойников Г.М., Афиногенов Г.Е., Афиногенова А.Г. Изучение сорбционной активности бурых водорослей Баренцева моря // Химия и компьютерное моделирование. Бутлеровские сообщения. 2003. №7. С. 28-38.

Котлова Е.Р., Воскобойников Г.М. Роль липидного компонента мембран в устойчивости бурой водоросли *Fucus vesiculosus* L. к нефтяному загрязнению // Мат. IX Съезда Русского ботанического общества. СПб., 2003. С.111-113.

Облучинская Е.Д., Воскобойников Г.М., Афиногенов Г.Е., Афиногенова А.Г. Сравнительное исследование сорбционной активности бурых водорослей // Сб. научных трудов. Нетрадиционные природные ресурсы. Инновационные технологии и продукты. Вып. 9. М.: Изд-во РАЕН-МААНОИ, 2003. С.191-197

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-во КНЦ РАН, 2003. С.173-177.

Тропин И.В., Радзинская Н.В., Воскобойников Г.М. Влияние изменения солености на темновое дыхание и структуру клеток талломов бурых водорослей литорали Баренцева моря // Известия РАН. Серия Биологическая. 2003. N 1. С.48-56.

Воскобойников Г.М. К вопросу об адаптации и регуляции роста морских макрофитов северных широт // Матер. 2 Всерос. Школы по морской биологии. Апатиты, 2004. С.15-30.

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

Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Маслова Т.Г., Шерстнева О.А. Ультраструктура и пигментный состав фотосинтетического аппарата зеленой водоросли *Ulvaria obscura* в полярный день и полярную ночь // Доклады АН. Общая биология. 2004. Т. 394, №3. С. 423-426.

Воскобойников Г.М., Матишов Г.Г., Быков О.Д., Маслова Т.Г., Шерстнева О.А., Усов А.И. Об устойчивости морских макрофитов к нефтяному загрязнению // Доклады АН. Общая биология. 2004. Т. 397, N 6. С. 842-844.

Макаров М.В., Облущинская 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.

Матишов Г.Г., Г.М. Воскобойников, М.В. Макаров, С.Ф. Марасаев Особенности распределения водорослей и птиц залива Гренфьорд (Шпицберген) // Арктика и Антарктика. М.: Наука. 2004, №3 (37). С.85-101.

Облущинская Е.Д., Воскобойников Г.М., Минина С.А. Количественное определение полисахаридов в бурых водорослях // Фармация. 2004. № 3. С. 15-18.

Воскобойников Г.М., Макаров В.Н., Рыжик И.В., Степаньян

О.В. Изменения у макрофитов литорали Баренцева моря под влиянием нефтепродуктов // Нефть и газ Арктического шельфа. Мурманск, 2004. С.67-69.

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

Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Пантелеева Н.Н. Проблемы и перспективы биотехнологии культивирования бурых водорослей в Баренцевом море // Современные информационные и биологические технологии в освоении ресурсов шельфовых морей. М.: Наука, 2005. С. 256-273.

Облучинская Е.Д., Воскобойников Г.М. Биологически активные вещества бурых водорослей: содержание, сезонная динамика, фармакологическая активность // Современные информационные и биологические технологии в освоении ресурсов шельфовых морей. М.: Наука, 2005. С. 300-309.

Степаньян О.В., Воскобойников Г.М. Морфо-функциональное состояние макрофитов и прогноз развития фитоценозов Баренцева моря в условиях нефтяного загрязнения. М.: Наука, 2005. С. 235-255.

Воскобойников Г.М. Макаров М.В. Рыжик И.В. Изменения в составе фотосинтетических пигментов и структуре клеток *Fucus vesiculosus* L. и *F. serratus* L. Баренцева моря при длительном нахождении в темноте // Биология моря. 2006. Т. 32, № 1. С. 26-33.

Степаньян О.В., Воскобойников Г.М. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфофункциональные особенности морских макроводорослей // Биология моря. 2006. Т. 32, N 4. С. 241-248.

Помимо вышеуказанных диссертант является автором более 60 работ тезисного характера и более 20 статей по биологии водорослей, не имеющих непосредственного отношения к теме диссертации.