

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
МУРМАНСКИЙ МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

С.В. Слав

На правах рукописи

УДК: 581.5:582.272+632.153

Малавенда Светлана Владимировна

**ВЛИЯНИЕ СОЛЕННОСТИ НА ФУКУСОВЫЕ
ВОДОРОСЛИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

Специальность 25.00.28 – «океанология»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Мурманск

2007

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

Научный руководитель: доктор биологических наук
Г.М. Воскобойников

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
В.В. Громов
кандидат биологических наук
Т.С. Пельтихина

Ведущая организация: Биологический факультет Мурманского
государственного технического университета

Защита состоится "30" октября 2007 г. в 14 час. 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 "2" сентября 2007 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат географических наук  **Е.Э. Кириллова**

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность

На литорали Баренцева моря макроводоросли испытывают воздействие комплекса абиотических факторов: смены освещенности от полярного дня до полярной ночи, отрицательных и положительных температур, осушения во время отливов, изменения солености и гидродинамики.

Несмотря на многолетние исследования по экологии макрофитов, в том числе по влиянию факторов внешней среды на распределение, биомассу, морфофункциональные характеристики водорослей, до настоящего времени остаются малоизученными изменения, происходящие под влиянием снижения солености. Во многом это обусловлено сложностью выделения данного фактора в природных исследованиях и необходимостью постановки многофакторных лабораторных экспериментов. Вместе с тем, на побережье Баренцева моря широко распространены зоны смешения морских и пресных вод, где литоральные организмы подвержены регулярным колебаниям солености. К таким организмам относятся фукусовые водоросли, широко распространенные на побережье макрофиты, играющие важную экосистемную роль и имеющие промысловое значение.

Цель данной работы – исследовать влияние солености на фукусовые водоросли Баренцева моря в комплексе океанологических факторов.

Задачи работы:

- а) определить диапазоны толерантности фукусовых водорослей Баренцева моря к солености;
- б) оценить устойчивость фукоидов Баренцева моря к колебаниям солености;
- в) исследовать влияние движения воды на устойчивость фукоидов к распреснению;
- г) выявить влияние солености и интенсивности движения воды на структуру популяции фукусов на побережье Баренцева моря.

Практическая значимость:

Данная работа вносит вклад в понимание закономерностей распределения и воспроизводства фукоидов, восстановления литоральных фитоценозов на побережье Баренцева моря, что способствует правильному определению допустимого объема изъятия водорослей.

Научная новизна:

Впервые проведено исследование устойчивости фукусовых водорослей Баренцева моря к изменениям солености воды на разных уровнях организации: клеточном и тканевом, организменном, популяционном. Описано влияние солености и интенсивности движения

воды на репродуктивную и возрастную структуру популяций фукусов Баренцева моря. Выявлена роль интенсивности движения воды в толерантности фукоидов к гипогалинным условиям. Определен диапазон устойчивости фукусовых водорослей Баренцева моря к постоянной солености, и ее колебаниям.

Основные защищаемые положения

1. *Fucus vesiculosus* может ограниченное время (до двух-трех недель) существовать при солености - 2-10‰, *F. distichus* и *Ascophyllum nodosum* – 5-10‰, *F. serratus* – 5-15‰. Указанные диапазоны солености можно считать нижней границей устойчивости видов.

2. Колебания солености стимулируют рост *F. vesiculosus*, не влияют на рост *F. distichus*, и *A. nodosum* и снижают скорость роста *F. serratus*.

3. Движение воды является необходимым условием для формирования адаптаций к низкой солености у исследованных видов.

4. Распреснение снижает среднюю продолжительность жизни фукусов.

5. Интенсивность движения воды и соленость влияют на соотношение полов *F. vesiculosus*: при распреснении до критических величин и в условиях максимальной интенсивности движения воды, преобладают женские особи.

Апробация работы

Материалы диссертационной работы были представлены на Международной конференции “Наука и образование 2005”, Международной школе молодых ученых “Адаптации гидробионтов”, XXIII - XXV конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН, Всероссийской школе молодых ученых “Адаптации гидробионтов”, III школе молодых ученых “Состояние и перспективы развития промышленного комплекса на Кольском Севере” и других региональных конференциях и семинарах.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 13 работ, в том числе 1 статья в Докл. Академии наук.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения и выводов, списка литературы. Рукопись содержит 108 страниц текста, 18 рисунков и 7 таблиц. Список литературы включает 136 названий, в том числе 57 на иностранных языках.

Автор благодарит за помощь и ценные советы в период подготовки диссертации академика Геннадия Григорьевича Матишова, а также коллег и соавторов из Мурманского морского биологического института КНЦ РАН: научного руководителя Григория Михайловича Воскобойникова, М.В. Макарова, И.В. Ръжик, Е.Д. Облущинскую, А.А.

Метельского и С.Ф. Тимофеева, сотрудников кафедры биологии МГТУ Е.В. Шошину и С.С. Малавенда, сотрудников кафедры биологии МГПУ М.Н. Харламову и С.А. Прохорову.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

Обзор литературы посвящен роли солёности в распределении и физиологическом состоянии фукоидов, главным образом рода *Fucus*. Обобщены данные об изменении популяционных характеристик фукоидов при различной степени распреснения.

Глава 2. Материалы, методы и район исследования

Район исследования охватывает значительную часть Мурманского побережья Баренцева моря: губы Печенга, Тюва, Дальнезеленецкая и Ярнышная, а также бухты Прибойная и Большие Чевры. Экспериментальные изыскания проводились на базе Дальнезеленецкой биологической станции ММБИ КНЦ РАН

Объектами исследования послужили четыре вида фукоидов, широко распространенных на побережье северных морей: *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis - аскофиллум узловатый, *Fucus vesiculosus* L. - фукус пузырчатый, *Fucus distichus* L. - фукус двусторонний, *Fucus serratus* L. - фукус зубчатый.

Всего было проведено десять серий лабораторных экспериментов и обработано более 70 проб макрофитов (примерно 15000 растений).

2.1. Определение устойчивости фукоидов Баренцева моря к различной солёности

Для исследования галотолерантности фукоидов использовался метод культивации интактных элементов талломов в среде с постоянной солёностью (Дробышев, 1970, 1971; Rietema, 1991). В нашей работе культивировались апикальные элементы талломов и последние годовые приросты (рис. 1).

Для устранения последствий раневого стресса АЭ и ГП талломов сут. акклиматизировали к лабораторным условиям при воздушной барботации среды и солёности 32-34‰. Смена воды производилась раз в сутки. На протяжении всех экспериментов образцы содержались в термостатируемом помещении при температуре 7-8°C и освещённости 10 Вт/м². Среды для культивирования готовили по стандартной схеме. Морскую воду предварительно фильтровали через ватно-марлевый фильтр. При подготовке к работе с апексами воду дополнительно нагревали в термостате при температуре 60°C в течение трех суток. Такая среда считается альгологически чистой, поскольку в ней погибают все простейшие и споры водорослей. Морскую воду для эксперимента отбирали в бухте Оскара. Солёность измеряли до и после фильтрации и нагревания. Среды с пониженной солёностью получали разбавлением дистиллированной водой, повышенной – медленным выпариванием.

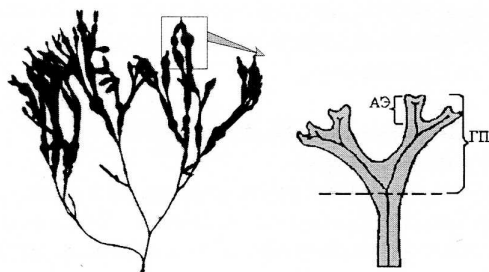


Рис. 1. Схема деления таллома фукоидов. АЭ - апикальные элементы, ГП – годовые приросты.

В нашей работе были использованы три схемы экспериментов (табл. 1).

Во всех схемах контрольными служили варианты с морской соленостью (33-34‰). Колебания солености имитировали сменой воды каждые 6 часов (режимы солености обозначены в данной работе как 33/5‰ и т.п.). Анализ результатов показал, что АЭ менее устойчивы к условиям культивирования чем ГП и через 4 недели снижение скорости роста было отмечено даже в контрольных вариантах. В то же время это делает АЭ более удобными объектами при проведении острых экспериментов.

Таблица 1.

Схемы проведения экспериментов

№	Соленость, ‰	Перемешивание среды	Культивируемые элементы	Число повторных остей	Длительность культивирования, сут.	виды
1	1.7; 8.5; 17.0; 25.5; 34.0 ; 42.5	нет	АЭ	30	28	<i>F. vesiculosus</i> (из 4 мест обитания)
2	1; 5; 15; 20; 25; 33 ; 33/5; 33/15; 33/25	нет	АЭ	30	28	<i>A. nodosum</i> <i>F. vesiculosus</i> <i>F. distichus</i> <i>F. serratus</i>
3	5; 15; 25; 33	Есть; нет	ГП	30	16	<i>F. vesiculosus</i> <i>F. distichus</i>

О функциональном состоянии водорослей судили по изменениям таких физиологических характеристик как масса, площадь и содержание сухого вещества. Массу и площадь измеряли после акклиматизации апексов и четыре раза в ходе эксперимента. При проведении двухфакторного эксперимента (схема 3) после культивирования дополнительно проводили гистологические исследования ГП и измерения видимого фотосинтеза (ВФ) и темнового дыхания (ТД).

2.2. Исследование структуры популяции *F. vesiculosus* и *F. distichus* Мурманского побережья Баренцева моря

Структура популяции исследовалась в губах Ярнышная, Дальнезеленецкая, Тюва и Печенга (рис. 2). Вдоль заливов закладывались по 3-4 пробные площади, на каждой из которых отбиралось по 4 пробы с площади 0.25 м². Пробы водорослей отбирались на среднем горизонте литорали (1.8-2.6 м н. у. м.), что позволило считать интенсивность освещения и температурный режим одинаковыми во всех участках отбора проб.

Участки отбора проб были разбиты на 5 групп в зависимости от ИДВ и солёности:

1. открытый берег - бухта Прибойная, п-ов Немецкий - максимальная интенсивность движения воды, морская солёность.

2. устьевые части губ - устье губы Печенга, мыс Красная скала, мыс Пробный - высокая, но не максимальная ИДВ, морская солёность

3. средние части губ - портопункт, Девкина Заводь, бухта Оскара - низкая ИДВ и солёность примерно от 20 до 34‰, преобладающая 25-30‰

4. кутовые зоны - кут губы Ярнышная, Дальний пляж, внутренний котел губы Ярнышная - сниженная ИДВ и солёность колеблется от 2-10 до 34‰

5. губа Тюва - средняя ИДВ (как во второй группе), но низкая солёность (как в четвертой).

Распределение фукоидов. При исследовании плотности зарослей (биомассы (B , кг/м²) и численности (N , экз./м²)) также оценивали проективное покрытие (ПП, %) (Руководство..., 1980). Дополнительно рассчитывали ожидаемую биомассу (B_0) и численность (N_0), что позволило учесть особенности субстрата в каждой точке отбора проб:

$$B_0 = B / \text{ПП} \cdot 100\% ; N_0 = N / \text{ПП} \cdot 100\%$$

Также для анализа распределения фукусов был применен интегральный индекс плотности популяции BN (Дедю, 1990):

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

Данный индекс в комбинированной содержательной форме учитывает оба показателя (численность и биомассу), которые, по мнению ряда авторов, "конкурируют" между собой (Шитиков, Розенберг, 2002).

Возрастная структура популяций. В качестве возрастного признака использовали количество дихотомических ветвлений. Физиологический возраст особей указан в ветвлениях, в некоторых случаях произведен пересчет в календарный (два ветвления в год) (Кузнецов, 1960; Максимова, 1980). Определяли средний возраст в пробе, выживаемость особей каждой возрастной группы.

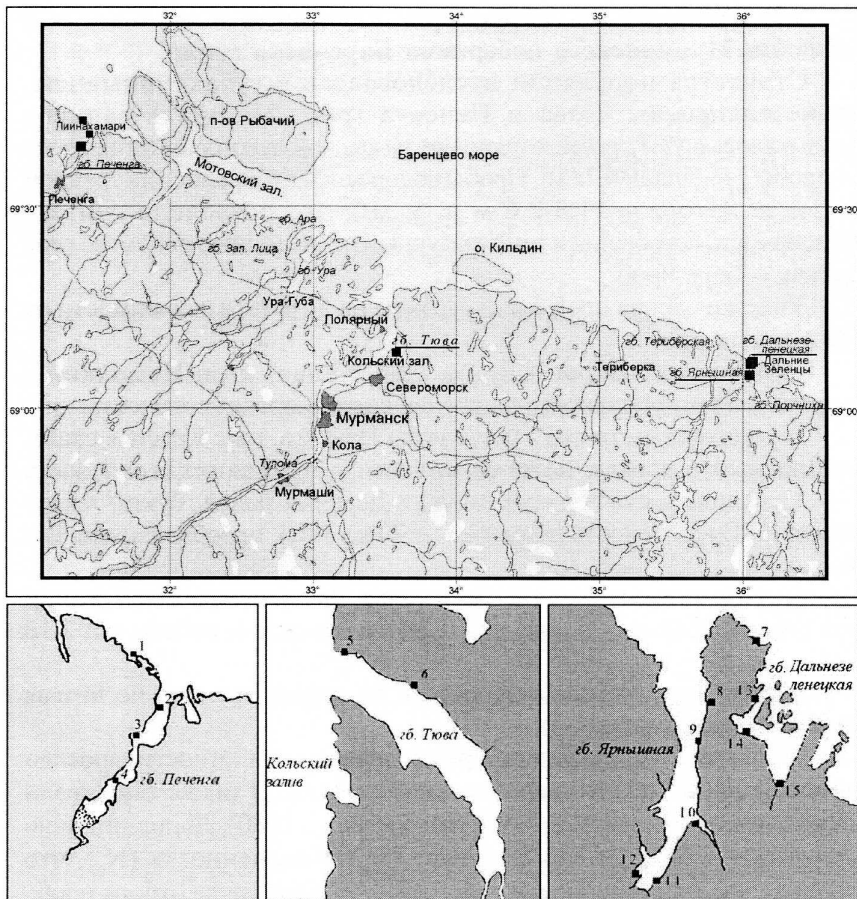


Рис. 2. Участки отбора проб:

1-п-ов Немецкий, 2- устье губы Печенга, 3- б.Девкина заводь, 4 - средняя часть губы Печенга, 5 - устье губы Тюва, 6 - средняя часть губы Тюва, 7 - б. Прибойная, 8 - м. Красная скала, 9- портопункт, 10- б. Бобровая, 11- кут губы Ярнышная, 12- внутренний котел губы Ярнышная, 13 - м. Пробный, 14 - б. Оскара, 15 - Дальний пляж.

Размерно-массовая структура популяции. Измеряли длину и массу талломов, у фертильных дополнительно - массу и количество рецептакулов (Руководство, 1980). У годовых приростов талломов *Fucus distichus* губы Ярнышная определяли относительные морфологические показатели: удельную длину и удельную поверхность.

Половую структуру популяции определяли у двудомного вида *F. vesiculosus* на Восточном Мурмане. Для определения соотношения полов помимо анализа отобранных проб дополнительно с площади 5 м² в поясе вида на литорали отбирали фертильные растения 4-10 ветвлений по 50 из каждой возрастной группы. Пол определяли путем микроскопических исследований.

Статистическую обработку данных проводили с использованием дисперсионного анализа и вычисления коэффициентов корреляции. Доверительная вероятность принималась 95%.

2.3. Характеристика района исследования

В данном разделе описаны географические, климатические, гидрологические и гидрохимические особенности района исследования.

Глава 3. Результаты

3.1. Устойчивость к солености *F. vesiculosus* из различных мест обитания

Морские местообитания - м. Пробный, б. Оскара, б. Прибойная

При пониженной солености (1.7-8.5‰) наблюдался интенсивный рост массы в первую неделю, и его последующий спад. Содержание сухого вещества за время эксперимента снизилось. У апикальных элементов, содержащихся при 17-34 ‰, на всем протяжении эксперимента увеличивались как линейные размеры, так и масса, наибольшая скорость роста была отмечена при 17-25 ‰. Содержание сухого вещества не изменилось. При повышенной солености (45 ‰) содержание сухого вещества увеличилось, но роста массы, длины и площади образцов не происходило. Напротив, в первую неделю культивирования масса АЭ снизилась.

Солоноватоводное местообитание - б. Бобровая губы Ярнышная

При солености 25.5‰ и выше для АЭ водорослей из бухты Бобровой отмечены реакции, сходные с таковыми у водорослей из других местообитаний при повышенной солености. А именно снижение массы в первую неделю опыта при постоянной площади. Затем восстановление массы к концу второй недели и последующее ее постепенное уменьшение. Относительный прирост сухого вещества у водорослей, содержащихся при 34‰, составил 21%, а при 42.5‰ - 10.6%. При культивации в разбавленных средах содержание сухого вещества уменьшилось. При 1.7‰ - на 28%, при 8.5‰ - на 2.4%, при 25.5‰ - на 12%. У апексов, культивировавшихся при 17‰, содержание сухого вещества не изменилось.

3.2. Определение устойчивости фукусовых водорослей к солености

1. *F. vesiculosus*

В среднем за 28 сут. культивирования при 5‰ рост массы АЭ был выше контрольного, а площади ниже. К концу эксперимента отмечалось осклизвание и изменение окраски образцов. Скорость роста АЭ при переменной солености была выше контрольной (рис. 3). Наибольшее увеличение массы апикальных приростов отмечено при режиме 15/33‰ на 2 и 3 неделях опыта. Высока была скорость роста и при солености 25/33‰, несмотря на минимум в первую неделю. Наименьшее увеличение массы наблюдалось при 33‰. Наибольшее увеличение площади зафиксировано при переменной солености в первой половине эксперимента, а максимум линейного роста - во второй. Накопление сухого вещества отмечено во всех вариантах, но максимальное при режимах 25/33 и 15/33‰.

2. *F. distichus*

При 33 и 25‰ за первую неделю эксперимента масса образцов снизилась, а площадь и длина не изменились. За последующие 21 день содержания при данной солености все параметры возросли. При 20, 15 и 10‰ и при переменной солености масса, длина и площадь увеличивались на протяжении всего эксперимента. Апексы, помещенные в среду с соленостью 1‰, разрушились на второй, а при 5‰ - на третьей неделе эксперимента.

В целом за 28 дней эксперимента увеличение всех параметров отмечено при переменной солености и при 10-25‰, а в контрольном варианте значительного роста не отмечено (рис. 3). Накопление сухого вещества выявлено в вариантах с переменной соленостью и при 15‰.

3. *A. nodosum*

Увеличение массы апикальных элементов *A. nodosum* было наибольшим при переменной солености 5/33‰ и при 33‰ на второй и третьей неделях эксперимента, причем при колебаниях солености в первую неделю прироста массы не наблюдалось. Высокая скорость увеличения массы наблюдалась и при 15‰. У культивировавшихся при 10‰ образцов минимум скорости роста отмечен в первую неделю. Стабильно высокая скорость увеличения площади наблюдалась при 33, 25 и 20‰ и колебательном режиме 15/33‰. Линейный рост также был максимальным при 33‰ и 20‰. Некоторое накопление сухого вещества наблюдалось во всех вариантах, кроме постоянной низкой солености. В вариантах с пониженной соленостью (5 и 1‰) отмечены низкие средние скорости роста длины, массы и площади апикальных элементов *A. nodosum* (рис.3) и разрушение апексов во второй половине эксперимента.

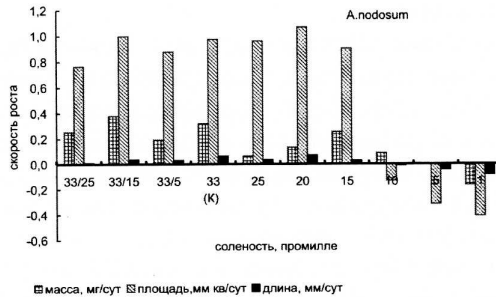
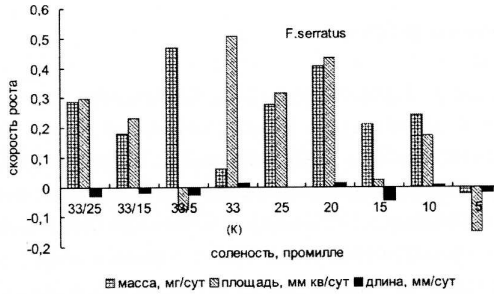
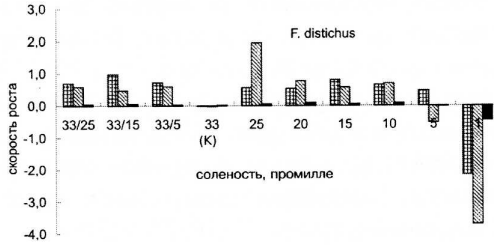
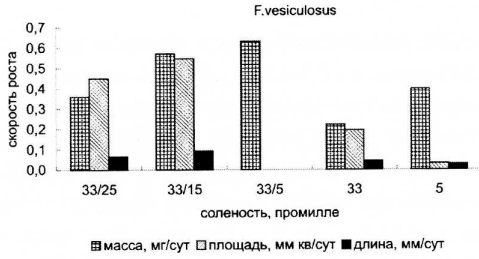


Рис. 3. Средняя за эксперимент абсолютная скорость роста АЭ (К - контрольный вариант)

4. *F. serratus*

В первую неделю увеличение массы апексов наблюдалось только при режиме 5/33% примерно на 0.5 мг/сут. Наиболее резкое (на 2.5 мг/сут) снижение массы происходило при колебаниях солености 15/33 и 25/33%. На второй и третьей неделях эксперимента наибольшая скорость роста наблюдалась при постоянно высокой солености (33, 25 и 20‰). В конце эксперимента максимальная скорость роста была отмечена при 33% (1.7 мг/сут), минимальная при 5/33%. Наибольшее увеличение массы образцов за эксперимент наблюдалось при 25, 20 и 5/33%.

Площадь апексов увеличилась за первые две недели во всех вариантах, максимально при 33%, 20 и ниже. Во вторые две недели увеличение площади произошло только при 25 и 20%. Наибольший прирост площади был отмечен в вариантах с постоянной соленостью от 20 до 33%, наименьший при 5/33% (рис. 3). Увеличение длины образцов происходило в основном во второй половине эксперимента при постоянной солености. Снижение содержания сухого вещества выявлено во всех вариантах, кроме 25/33, 25 и 20%.

3.3. Влияние движения воды на устойчивость фукоидов к солености

3.3.1. Скорость роста

F. vesiculosus

32‰ (контроль) При отсутствии движения воды увеличение массы апикальных элементов отмечалось на всем протяжении эксперимента. Интенсивность роста площади образцов увеличивалась с 5 до 20%/нед. При перемешивании среды масса апикальных элементов за первые 8 сут. увеличилась (5%/нед), а площадь снизилась (3%/нед.). На второй неделе культивирования наблюдалась обратная картина. Скорость роста апикальных элементов в неподвижной среде была выше, чем при перемешивании. Содержание сухого вещества и удельная поверхность не изменились.

25‰ При отсутствии движения воды масса апикальных элементов увеличилась только за первую неделю эксперимента (11%/нед.), площадь - за вторую (10%/нед.). При перемешивании среды масса экспериментальных образцов практически не изменялась, площадь снижалась в первую половину эксперимента (-5%/нед.) и увеличивалась во вторую (12%/нед.). Содержание сухого вещества не изменилось.

15‰ При отсутствии движения воды увеличение массы наблюдалось на протяжении всего эксперимента (8%/нед.) Рост площади апикальных элементов наблюдался только во второй половине эксперимента (30%/нед.). При перемешивании среды масса

увеличивалась в первую половину эксперимента (6%/нед.) и снижалась во вторую (-5%/нед.). Скорость увеличения площади поверхности была постоянна на протяжении всего эксперимента - 20%/нед. Содержание сухого вещества не изменилось.

5‰ При отсутствии движения воды масса образцов увеличилась за первые 8 и последние 4 суток, за 9-12 сут. - снизилась. Скорость увеличения площади на протяжении эксперимента была постоянна - 15%/нед. При перемешивании среды масса апикальных элементов снижалась в первую и увеличивалась во вторую половину эксперимента. Площадь увеличивалась с большой скоростью (20-40%/нед). Содержание сухого вещества снижалось.

F. distichus

32‰ При отсутствии движения воды масса апикальных элементов увеличивалась с небольшой скоростью (3-8%/нед). Площадь экспериментальных образцов практически не изменялась. При перемешивании среды масса увеличивалась в ходе всего эксперимента с небольшой скоростью (6%/нед). Средняя скорость роста была выше в условиях неподвижной среды. Содержание сухого вещества и удельная поверхность не изменились.

25‰ При отсутствии перемешивания среды масса апикальных элементов увеличилась в первую неделю (15%/нед.) и снизилась во вторую (20%/нед.). Некоторое увеличение площади (5%/нед.) было отмечено только за первые 8 суток. В условиях движения воды масса образцов увеличивалась на протяжении всего эксперимента с небольшой скоростью (5-10%/нед.). Площадь, содержание сухого вещества и удельная поверхность не изменились.

15‰ При отсутствии движения воды наблюдалось максимальное увеличение массы и площади апикальных элементов *F. distichus*. Отмечено снижение массы в середине эксперимента и увеличение в начале и конце, а также постепенное снижение скорости роста площади. Значительное увеличение площади в начале культивирования (30%/нед.) обусловило увеличение удельной поверхности экспериментальных образцов за время культивирования на 25%. При перемешивании масса образцов практически не изменялась, а площадь увеличилась во второй половине эксперимента. Удельная поверхность увеличилась на 17%. Содержание сухого вещества не изменилось.

5‰ При отсутствии движения воды увеличение массы и площади отмечалось только за первую неделю культивирования (10 и 7%/нед. соответственно). Затем указанные параметры не изменялись. При перемешивании среды также наблюдался рост массы и площади

апикальных элементов только за первые 8 сут. Но за 12-16 сут. площадь вновь возросла, а масса сильно снизилась (-31%/нед.). Визуально наблюдалось осклизнение образцов, разрушение, появление на них некротических пятен. Удельная поверхность апикальных элементов не изменилась. Содержание сухого вещества снизилось.

3.3.2. Интенсивность фотосинтеза и дыхания

F. vesiculosus

Интенсивность фотосинтеза при перемешивании среды с уменьшением солёности снижается. Исключение составляет солёность 15‰, где ВФ выше, чем при 25‰. У *F. vesiculosus* в динамичных условиях во всех вариантах, кроме 5‰, превалирует фотосинтез. В статичных условиях со снижением солёности ВФ уменьшается, за исключением варианта с 25‰, где он почти в 2 раза выше, чем в контрольном. При 25‰ превалирует фотосинтез, при 32, 15 и 5‰ - дыхание (табл. 2).

F. distichus

У данного вида отмечается прямая зависимость ВФ от солёности: уменьшение солёности вызывает снижение фотосинтеза и увеличение интенсивности дыхания. В условиях перемешивания во всех вариантах, кроме 5‰, фотосинтез преобладает над дыханием, а при 5‰ превалирует дыхание (табл. 2). При отсутствии движения воды в контроле интенсивность фотосинтеза выше, чем дыхания, при 25‰ уровень фотосинтеза равен дыханию, а в остальных вариантах дыхание превалирует над фотосинтезом.

У обоих исследованных видов ВФ зависит от интенсивности перемешивания воды: в условиях перемешивания среды в 1,5-2 раз выше.

Таблица 2.

Видимый фотосинтез и темновое дыхание ГП

Солёность	<i>F. vesiculosus</i>				<i>F. distichus</i>			
	Перемешивание		Неподвижная среда		Перемешивание		Неподвижная среда	
	ТД	ВФ	ТД	ВФ	ТД	ВФ	ТД	ВФ
33 ‰	0,46	6,81	2,24	0,95	0,3	0,8	0,28	0,20
25 ‰	0,79	3,26	1,17	1,61	0,44	0,21	0,34	0,01
15 ‰	1,00	3,87	3,56	-0,33	0,80	0,11	0,76	-0,23
5 ‰	0,81	0,65	2,41	-0,61	0,56	-0,02	0,64	-0,19

3.3.3. Изменения на клеточном и тканевом уровнях

33‰ (контроль)

В обоих вариантах (с перемешиванием и отсутствием перемешивания воды) у фукусовых не выявлены изменения в структуре тканей и клеток.

25%о Как при перемешивании среды, так и его отсутствии у *F. vesiculosus* и *F. distichus* деградационные изменения не выявляются. Во всех вариантах отмечается целостность кутикулярного слоя, содержимое клеток структурировано.

15%о У *F. vesiculosus* и *F. distichus* при отсутствии перемешивания среды кутикулярный слой становится более тонким, по сравнению с условиями перемешивания. В клетках отмечается увеличение числа физодов и вакуолей. В условиях перемешивания среды у обоих видов отмечается большее количество вакуолей, физоды крупнее. Содержимое клеток структурировано.

5%о В обоих вариантах (*F. vesiculosus*, *F. distichus*) независимо от интенсивности перемешивания воды отмечаются признаки деградации клеток. Нарушается целостность кутикулярного слоя, отмечается деформация клеточных стенок, отсутствует четкая структурированность содержимого клеток. Наибольшая степень разрушения отмечается в клетках корового слоя. Во всех клетках наблюдается большое количество гранул белого цвета. Отмечается значительное накопление воды в срединных слоях, что вызывает деформацию апексов.

3.4. Морфологические изменения фукоидов в солоноватоводных условиях (на примере *F. distichus*)

Длина, площадь поверхности и масса годовых приростов достоверно снижаются от открытой к средней части губы Ярнышная, а в кутовой части увеличиваются (рис. 4).

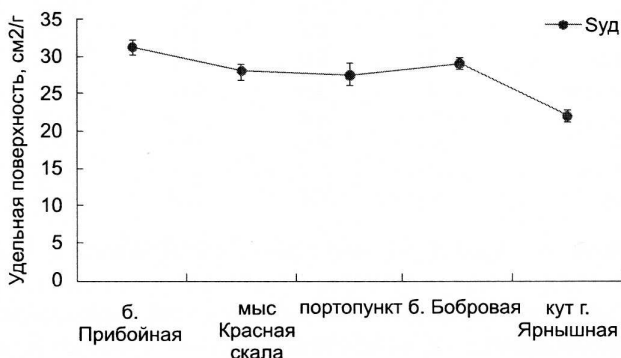


Рис. 4. Удельная поверхность годовых приростов одновозрастных растений *F. distichus*.

Значения коэффициента корреляции между абсолютными морфологическими показателями и интенсивностью движения воды в диапазоне 0.92-0.45 свидетельствует о прямом влиянии данного фактора

на ростовые параметры водорослей. Результаты дисперсионного анализа показали, что влияние интенсивности движения воды на абсолютные морфологические показатели достаточно высоко (57-25%). Наиболее изменяемым морфологическим параметром является длина годовых приростов.

3.5. Влияние солености на структуру популяции фукоидов Баренцева моря

Распределение фукоидов на Мурмане

Наиболее детально нами описано распределение *F. vesiculosus* и *F. distichus*. (табл. 3).

Таблица 3.

Распределение *F. vesiculosus* и *F. distichus* на Мурманском побережье

Место отбора проб	В, кг/м ²	N, экз./м ²	В ₀ , экз./м ²	N ₀ , экз./м ²	ПП, %
<i>F. vesiculosus</i>					
б. Прибойная	6,3	2900	6,3	2900	100
М. Пробный	5,7	1800	6,3	2000	90
м. Красная скала	2,1	800	5,3	2000	40
портопункт	2,9	1000	7,3	2500	40
б. Оскара	9,7	1100	10,8	1222	90
Дальний пляж	15,4	800	19,3	1000	80
кут губы Ярнышная	10,3	600	14,7	857	70
внутр. котел Ярнышной	6,7	1300	8,4	1625	80
<i>F. distichus</i>					
б. Прибойная	10,8	664	10,8	664	100
м. Красная скала	4,2	810	8,4	1620	50
портопункт	2,8	380	9,3	1267	30
б. Бобровая	2,6	530	6,5	1325	40
устье губы Тюва	2	800	5,0	2000	40
середина губы Тюва	5	1200	7,1	1714	70
Открытое побережье	8,3	1040	13,8	1733	60
устье Печенги	8,5	800	14,2	1333	60
Середина Печенги	2,5	330	8,3	1100	30
Девкина заводь	5,3	400	15,3	1143	35

Возрастная структура популяции F. vesiculosus и F. distichus

Анализ возрастной структуры популяции *F. vesiculosus* показал, что наибольший средний возраст (3 года) и максимальная выживаемость растений наблюдается на слабозащищенном участке берега при распреснении воды в период отлива до 24-25‰ (табл. 3, рис. 5). При аналогичной интенсивности движения воды, но постоянной солености 33-34‰ (средний котел губы Ярнышная) средний возраст макрофитов несколько ниже. У фукусов с открытого берега и внутреннего котла губы Ярнышная выживаемость низкая, а средний возраст на год ниже, чем на слабо защищенных участках.

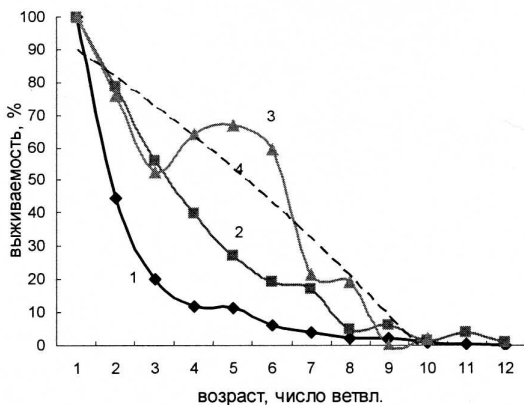


Рис. 5. Кривые выживаемости *F. vesiculosus* из различных мест произрастания.

1 - открытый берег и эстуарий, 2 - защищенный берег, 3 - слабо защищенный берег, 4 - линия тренда для кривой 3.

На открытом побережье и в эстуарной зоне (внутренний котел губы Ярнышная) очень низка выживаемость особей 0-2 ветвлений (менее 50%). В кутовых и средних частях губ выживаемость в среднем около 25-30%. В бухте Оскара отмечены значительные колебания численности в разных возрастных группах, но большая часть растений доживает до 6 ветвлений. Во всех местообитаниях растения старше 8-9 ветвлений встречаются в единичных экземплярах.

Средний возраст *F. distichus* в исследованных районах изменяется в очень небольшом диапазоне - 2.3-3.0 ветвлений. Наибольшая выживаемость отмечена в устьевых частях губ. В зонах смешения морских и пресных вод (губа Тюва, б. Бобровая) средний возраст почти на одно ветвление ниже.

Половая структура популяции *F. vesiculosus*

Во всех биотопах первые фертильные растения *F. vesiculosus* появляются в возрасте 2 лет и изначально соотношение полов равное. С возрастом процент фертильных растений и соотношение полов изменяются в зависимости от места обитания (рис. 6). На открытом берегу достоверно преобладают женские растения (65-70%), а на слабозащищенном - мужские (58-72%). Равное соотношение полов сохраняется во всех возрастных группах в кутовых зонах при умеренном распреснении. При снижении солёности до критических величин (внутренний котел губы Ярнышная), равное соотношение полов наблюдается только среди двухлетних растений, а среди 3-5 летних женские особи составляют около 70% .

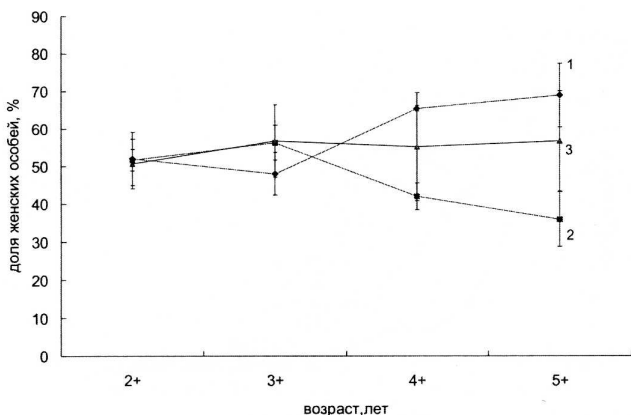


Рис. 6. Доля женских особей *F. vesiculosus* от общего числа фертильных растений из различных мест произрастания.

1 - открытый берег и эстуарий, 2 - слабо защищенный берег, 3 - защищенный берег.

Размерно-массовая структура популяции F. vesiculosus.

В средней части губы Ярнышная при сниженной интенсивности движения воды и постоянной морской солености длина растений достоверно меньше, чем из других местообитаний (рис. 7 а). Масса особей из кутовой зоны и из бухты Оскара (защищенные участки берега с колебаниями солености 5-34‰) с возрастом постоянно увеличивалась, в то время как в других биотопах масса талломов после 5-6 лет (10-12 ветвлений) практически не изменялась (рис. 7 б).

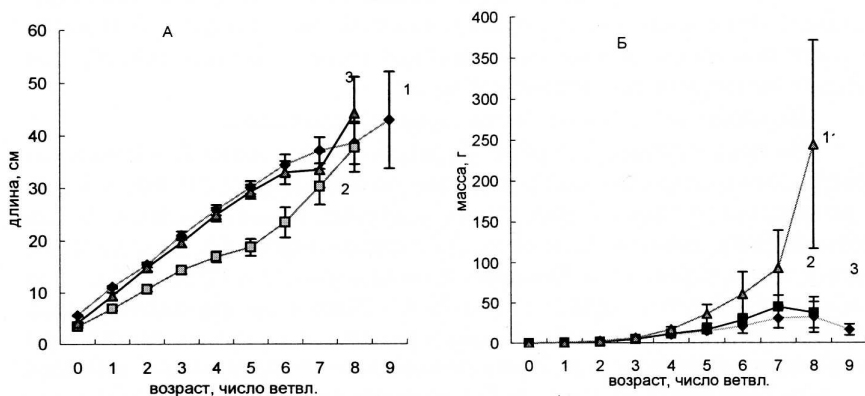


Рис. 7. Размерно-массовые характеристики *F. vesiculosus*.

А - длина растений, Б - вес: 1 - слабо защищенный берег, 2 - защищенный берег, 3 - открытый берег и эстуарий.

Глава 4. Обсуждение

4.1. Нижняя граница толерантности фукоидов

Во всех экспериментах при нахождении в фукоидов солености 1 и 5‰ наблюдалось разрушение тканей. Увеличение массы значительно опережало темпы линейного роста по сравнению с контролем, содержание сухого вещества снижалось. Выявленные деградиационные изменения на клеточном и тканевом уровнях организации свидетельствуют о том, что увеличение массы происходило в следствии поступления воды в таллом, а не в результате ростовых процессов. Поскольку за создание ОД в клетках водорослей, как и высших растений, отвечают вакуоли, в которых находится основная часть воды, то при содержании в сильно пониженной солености происходит набухание вакуолей, цитоплазма прижимается к клеточной стенке. Т.о. масса увеличивается, а площадь практически не изменяется, что и наблюдалось в ходе экспериментов.

15‰ - соленость, при которой происходит подавление фотосинтеза у фукусов Баренцева моря (Дробышев, 1974). В данных экспериментах пониженные солености получали разбавлением дистиллятом, поэтому основным повреждающим фактором для водорослей являлось снижение концентраций ионов. При этом может нарушаться минеральное питание растений (Радченко, Ильяш, 2006) и осмотический баланс между средой и клеткой (Библь, 1965). Однако деградиационных изменений в клетках водорослей не было выявлено, напротив, наблюдались перестройки, которые можно охарактеризовать как адаптивные (увеличение числа вакуолей и физодов). Поэтому *F. distichus* и *F. vesiculosus* при 15‰ могут существовать длительное время. Уменьшение площади при увеличении массы экспериментальных образцов *F. serratus* при 15‰ свидетельствовало о гибели клеток на второй-третьей неделях экспериментов.

В гипергалинных условиях (42.5‰) наблюдалось уменьшение массы апексов *F. vesiculosus* при сохранении площади. Это может быть обусловлено потерей воды клетками.

4.2. Устойчивость к солености фукоидов из различных местообитаний

При сильно пониженной солености (1.7-8.5‰) у апикальных элементов из бухты Бобровая, наблюдались реакции, сходные с таковыми у апексов из других мест произрастания: прирост массы в первую неделю и последующее ее постоянное снижение, связанное с разрушением тканей. Отличие в том, что масса увеличивалась только на 15%. Отсюда следует вывод, что существование в условиях регулярного распреснения до этих соленостей сделало водоросли более устойчивыми к ним.

При солености 25.5‰ и выше для апексов из бухты Бобровая отмечены реакции, сходные с таковыми у водорослей из других местообитаний при повышенной солености. А именно снижение массы в первую неделю опыта при постоянной площади. Затем восстановление

массы к концу второй недели и последующее ее постепенное уменьшение. Интерес представляет тот факт, что уже при 25.5‰ замедляется или прекращается поступление воды в клетки, что и приводит к уменьшению массы.

Сравнивая полученные результаты для *F. vesiculosus* из различных районов, можно разделить водоросли на две группы по природному диапазону солёности. Морские местообитания характеризуются солёностью не ниже 25‰ (так называемый барьер Книповича, Нешиба, 1991). Солёностный оптимум для *F. vesiculosus* составляет здесь 25-34‰. В солоноватоводных условиях оптимум солёности в условиях эксперимента ниже - 17‰. Мы можем предположить, что эти растения различаются прежде всего внутриклеточным ОД. У морских оно намного выше. Это согласуется с данными Расселла (Russell, 1985) о том, что при понижении солёности воды снижается интенсивность фотосинтеза и накопление маннита, который и является основным органическим осмотиком.

Чтобы понять, какие механизмы позволяют фукоидам приспособиться к низким солёностям, стоит обратиться к исследованиям, выполненным на балтийской популяции *F. vesiculosus* (Russell 1985, Raven and Samuelsson 1988, Bäck et al 1991, 1992a, б). Балтийская популяция - сублиторальная и простирается к северу от 65 параллели к Финскому побережью Ботнического залива, где солёность понижена до 2-4‰. Г. Расселл (Russell, 1985) считает, что макрофиты испытывают влияние распреснения уже 3000 лет и должны были адаптироваться за столь продолжительное время к пониженной солёности, причем часть этих адаптаций - генетические. С. Бек с соавт. (Bäck et al, 1992a) предполагают, что экотипическая дифференциация идет через изменения фотосинтеза и осморегуляции. Балтийская и атлантические популяции различаются оптимальной солёностью для фотосинтеза: 6‰ для балтийских растений и 12-34‰ для атлантических. При резком снижении солёности в экспериментах содержание внутриклеточной воды быстрее уменьшалось в балтийских, чем в атлантических растениях и сопровождалось изменением соотношения ионов. Отмечено снижение содержания ионов хлора и калия при увеличении солёности по сравнению с атлантическими. Т.о. осмотический потенциал клеток выше у балтийских растений и это будет приводить к увеличению потерь воды при высокой солёности. Осмотический маннит накапливался в большей степени при увеличении солёности в атлантических растениях.

Анализируя все вышесказанное, можно сделать вывод, что *F. vesiculosus* способен изменять свой метаболизм, приспособляясь к определенному режиму солёности. При этом основные изменения затрагивают накопление маннита (органического осмотика) и обмен хлора и калия (неорганических осмотиков).

4.3. Устойчивость к периодическим колебаниям солености

При содержании в условиях колебаний солености у *F. vesiculosus* отмечены наибольшие скорости роста, у *F. distichus* и *A. nodosum* увеличивался диапазон устойчивости (выдерживали 5‰), а *F. serratus* не изменял физиологических параметров по сравнению с условиями постоянной солености (при колебаниях 5/33‰ апикальные элементы разрушались). Можно сделать вывод о крайней неустойчивости *F. serratus* к распреснению до критических величин, в то время как другие три исследованных вида при непродолжительном (6 часов) нахождении за барьерной соленостью скорость роста не снижают, а на *F. vesiculosus* колебания солености даже оказывают стимулирующее воздействие.

Можно предположить, что рост водорослей на литорали возможен в условиях распреснения благодаря постоянным колебаниям солености, так называемым "приливным окнам" (Тропин и др., 2003).

4.4. Природная изменчивость удельной поверхности ГП

Величину удельной поверхности считают морфологической основой потенциального фотосинтеза или показателем метаболизма фукоидов (Хайлов, Парчевский, 1983). Удельная поверхность годовых приростов *F. distichus* значительно отличается только у растений, произрастающих в кутовой части губы Ярнышная. Однако результаты дисперсионного анализа выявляют только достаточно слабое влияние интенсивности движения воды (17%). Можно сделать вывод, что уровень обмена веществ у *F. distichus* примерно одинаков на всем исследуемом участке берега, кроме зон значительного распреснения. Снижение удельной поверхности и, вероятно, интенсивности метаболизма, может быть связано с тем, что соленость 5-8 ‰ критична для морских видов (Хлебович, 1974). Уменьшение удельной поверхности в данном случае может служить приспособлением к неблагоприятному воздействию окружающей среды. Поддержание уровня метаболизма водорослями в широком диапазоне интенсивности движения воды, вероятно, наблюдается благодаря высокому содержанию биогенов в водах кутовых зон (Петров, 1974).

4.5. Влияние движения воды на солеустойчивость фукоидов

У апикальных элементов *F. vesiculosus* и *F. distichus*, культивировавшихся при 25 и 32‰ в структуре клеток и тканей нами изменений не обнаружено, содержание сухого вещества не изменилось. Полученные результаты согласуются с литературными данными об оптимуме данного диапазона солености для исследуемых видов (Дробышев, 1974, Колбеева, 2003, Малавенда, 2006). Отметим, что видимый фотосинтез и темновое дыхание были выше при движении воды. Экспериментально обосновано, что движение воды обеспечивает клеткам водорослей высокую скорость обмена веществами со средой (Хайлов, Парчевский, 1984). В данном эксперименте ВФ выше при

движении воды во всех вариантах солёности. В ранее проведенных исследованиях было показано, что в местах с высокой интенсивностью движения воды отмечается более высокий уровень ВФ и ТД, что может быть связано с высокой скоростью обмена со средой (скоростью поступления газов и оттока метаболитов). (Wheeler, 1980).

В условиях подвижной среды при 15 ‰ наблюдались более высокие уровни ВФ и ТД, чем при отсутствии движения воды, более высокая скорость роста и изменения структуры клеток водорослей, которые можно охарактеризовать как адаптивные: увеличение числа вакуолей и физод. Стимуляция образования физод была выявлена при воздействии таких повреждающих факторов как УФ-радиация, повышение концентрации металлов (Schoenwaelder, Clayton, 1999).

Ранее было показано, что у растений, обитающих в малоподвижной среде, недостаток трофообеспечения восполняется увеличением удельной поверхности (Хайлов, Парчевский, 1983). В данном эксперименте наблюдалось увеличение удельной поверхности апикальных элементов при 15‰. Нами было выявлено, что удельная площадь апексов *F. vesiculosus* из прибойного места достоверно ниже, чем из затишного, а соотношение объема и площади поверхности *F. vesiculosus* из прибойных мест оказывается выше. В то же время в солоноватоводных условиях удельная поверхность талломов *F. distichus* снижается, что может являться адаптацией к пониженной солёности (Малавенда, Малавенда, 2005). Можно предположить, что и пониженная солёность, и низкая интенсивность движения воды приводят к нарушению минерального питания фукусов.

Проведенные цитологические исследования (Тропин и др., 2003) показали, что на ультраструктурном уровне основные изменения происходят при солёности 10‰ и ниже: уменьшается число хлоропластов и митохондрий, практически отсутствуют контакты между этими органеллами, нарушается белоксинтезирующий аппарат. При более низкой солёности изменения затрагивают структуры ядра, хлоропластов, отмечаются автолитические процессы. Известно, что причиной отрицательного влияния солёности менее 5-8‰ на клетку является изменение физико-химических свойств воды, в частности нарушение постоянства Кнудсена (Хлебович, 1974). В данной работе также были выявлены деградационные изменения в клетках апикальных элементов, содержащихся при солёности 5‰. Но в условиях перемешивания среды ВФ был выше, наблюдались изменения скорости роста, свидетельствующие о временной адаптации апикальных элементов *F. vesiculosus* к данной солёности (Колбеева, 2003). Таким образом, 5‰ - летальная для данных видов солёность, но время переживания при отсутствии движения воды снижается.

Обобщая вышеизложенное, можно сделать вывод, что движение воды не влияет на диапазон солёностной толерантности *F. vesiculosus* и *F. distichus*, но увеличивает время переживания в неблагоприятных условиях и способствует развитию адаптивных изменений.

4.6. Влияние солености на распределение фукоидов на Мурмане

Анализ полученных данных показывает, что учет проективного покрытия и расчет ожидаемых биомассы и численности позволяет сделать первую приближенную оценку особенностей размерно-массовых характеристик растений, что немаловажно при проведении различного рода инженерно-экологических изысканий. Данная методика была апробирована при описании структуры популяции *F. distichus* Кольского залива.

На литорали Баренцева моря фукусовые водоросли распределены неравномерно как вдоль береговой линии, так и вертикально. Причем в зонах смешения морских и пресных вод *F. serratus* произрастает в сублиторали, оказываясь ниже распресненного слоя, что согласуется с его неустойчивостью к колебаниям солености и снижению солености в целом.

Еще в начале прошлого века отмечалось, что вертикальная поясность фукусов связана с условиями местообитания (Гурьянова, Зак, Ушакова, 1924). Впоследствии было показано, что вертикальное распределение соответствует устойчивости к солености (Дробышев, 1971, 1974), замерзанию, высушиванию (Библь, 1965). Кроме того, исследователями неоднократно отмечалось, что интенсивность фотосинтеза также увеличивается от *F. serratus* к *F. vesiculosus*. Понимание механизмов устойчивости к перечисленным неблагоприятным факторам позволяет рассматривать такие органические вещества, как маннит и пролин, в качестве универсальных осмолитиков-криопротекторов (Титов и др., 2003). Эти соединения увеличивают вязкость цитоплазмы, предотвращая потери воды и льдообразование. Синтез этих веществ зависит от активности фотосинтетических процессов.

На интенсивность фотосинтеза влияет скорость поступления веществ в таллом, то есть такие факторы как интенсивность движения воды и температура (Хайлов, Парчевский, 1983). В кутовых зонах формируются менее благоприятные для фукусов условия: для компенсации низкой ИДВ удельная поверхность таллома должна увеличиваться (Хайлов, Парчевский, 1983), а пониженной солености - уменьшаться (Малавенда, Малавенда, 2005). Подобное противоречие снижает скорость минерального питания водорослей, следовательно, замедляет рост, увеличивает смертность, что и было отмечено в ходе исследований. Поэтому те кутовые зоны на Мурмане, где распреснению сопутствует снижение ИДВ до минимальных величин, можно считать менее благоприятными для фукусовых водорослей. В таких условиях выше вероятность выживания зигот, попавших ниже распресненного слоя литорали. Это проявляется в снижении высоты произрастания менее устойчивых видов. Например, *F. serratus* в кутовых зонах исследованных губ встречается только в сублиторали при наличии подходящего субстрата.

Размерно-массовые показатели *F. distichus* в губе Печенга выше, чем в губе Ярнышная, что также может быть обусловлено более высокой средней температурой воды. Ранее было определено (Хайлов, Парчевский, 1983), что при сниженной ИДВ рост массы талломов *F. vesiculosus* описывается экспоненциальным уравнением. На открытом берегу волноприбойная активность вызывает обрывы частей талломов и, как следствие, увеличение массы в онтогенезе описывается линейной функцией (Хайлов, Парчевский, 1983). Как показывают результаты данного исследования, не только ИДВ, но и значительное распреснение оказывает негативное воздействие на развитие вида (снижение линейных размеров слоевища). Нами было высказано предположение, что снижение удельной поверхности таллома является адаптацией к распреснению. Поддержание скорости роста при этом возможно благодаря повышенному содержанию биогенных элементов в водах кутовых зон. Вероятно, что у *F. vesiculosus* имеет место подобная адаптация.

4.7. Влияние солености на продолжительность жизни фукуидов

В ходе работы было выявлено, что для достоверной оценки возрастной структуры фукусов необходимо произвести измерения около тысячи особей (3 рамки 0.25 м² *F. vesiculosus* и *F. distichus* и не менее 4 рамок *F. serratus*). В этом случае флуктуации численности разновозрастных групп сглаживаются, а величина средней продолжительности жизни определяется с высокой точностью.

Средний возраст *F. distichus* и *F. vesiculosus* составляет около 2.3-3.0 ветвлений. Но в местах с максимальной ИДВ или распреснением у *F. vesiculosus* и распреснением у *F. distichus* продолжительность жизни сокращается примерно на одно ветвление. Особи фукусов могут конкурировать между собой за свет, пространство. В более "жестких" условиях плотность фертильных особей ниже, т.к. смертность в целом выше, что позволяет прикрепиться и начать рост большему числу зигот. Можно предположить, что большая их часть погибнет под влиянием отрицательных температур, длительной воздушной экспозиции, колебаний солености и механического действия волн. Фертильности достигнут лишь наиболее приспособленные к данным условиям обитания особи. Жизнеспособность популяции в целом повышается.

4.8. Половая структура популяции *F. vesiculosus*

Соотношение мужских и женских растений в популяции *F. vesiculosus* зависит от условий обитания. На нижнем этаже верхнего горизонта литорали при плотном поселении женских растений в 1.5 раза больше, чем мужских. На верхнем этаже, где вид образует разреженные заросли, женские растения преобладают (93%) (Кузнецов, Шошина, 2003). В Северном море женских растений в 2 раза больше, чем мужских, а в балтийской популяции соотношение полов примерно равное (Kalvas, Kautsky, 1993).

Доминирование женских особей возможно обусловлено большей их устойчивостью к стрессовым факторам (распреснению, волноприбойной активности, дегидратации во время отлива) по сравнению с мужскими. Показано, что при распреснении выживаемость сперматозоидов и проростков *F. vesiculosus* снижается (Write & Reed 1990, Berger, 2003). Для нормального воспроизводства популяции на 1 яйцеклетку фукусовых должно приходиться около 400 сперматозоидов (Vernet & Harper, 1980). Часть энергетических затрат у мужских растений, которые могли бы быть использованы для роста тканей и адаптивных процессов, тратятся на продуцирование гамет. Т.к. снижение солёности среды в месте произрастания является стрессом, то возрастает скорость старения мужского организма (Полевой, Саламатова, 2004) и продолжительность его жизни сокращается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Традиционно считается, что между оптимальным значением фактора и летальной его дозой расположена зона пессимума - такой диапазон фактора, при котором функционирование организма нарушается, а время его существования резко ограничено. Причем чем ближе к летальной границе, тем короче время существования. Нам удалось определить подобные диапазоны солёности для фукоидов Баренцева моря: для *F. vesiculosus* - 2-10‰, *F. distichus* и *A. nodosum* - 5-10‰, *F. serratus* - 5-15‰. Полученные данные согласуются с выявленным ранее рядом относительной солеустойчивости некоторых бурых водорослей (Дробышев, 1970).

На побережье Баренцева моря благодаря развитым приливно-отливным явлениям в кутовых зонах губ и эстуариях рек наблюдаются колебания солёности, которые на наш взгляд и позволяют фукусам произрастать в данных местообитаниях. Солёностная стратификация, главным образом, толщина верхнего распресненного слоя определяет высоту произрастания каждого вида, поскольку по нашим данным для фукоидов важно не только время нахождения при той или иной солёности, но и сам факт колебаний солёности. Колебания солёности не ниже границы устойчивости вида стимулируют рост *F. vesiculosus*, не влияют на рост *F. distichus* и *A. nodosum* и снижают скорость роста *F. serratus*.

Существует связь между устойчивостью к колебаниям солёности и интенсивностью фотосинтеза. Известно, что ряды устойчивости фукоидов к распреснению, замораживанию и высушиванию совпадают. Толерантность к этим неблагоприятным воздействиям обусловлена в том числе содержанием веществ, являющихся одновременно осмолитиками и криопротекторами - маннитом, пролином и некоторыми другими. Маннит - основной запасной полисахарид фукоидов и его содержание, соответственно, зависит во многом от интенсивности фотосинтеза. Поэтому неудивительно, что максимальной интенсивностью фотосинтеза обладает и наиболее устойчивый вид - *F. vesiculosus*.

ИДВ, определяя скорость поступления веществ в таллом фукоидов, влияет и на устойчивость к солености. Поэтому в распределении фукоидов на побережье играет роль не только соленость, но и сочетание солености и ИДВ. Движение воды, увеличивая интенсивность фотосинтеза, позволяет фукоидам синтезировать достаточное количество осмолитиков и обеспечить энергией структурные изменения адаптивного характера на клеточном, тканевом и организменном уровнях.

ВЫВОДЫ

1 Нижняя граница устойчивости к солености, при которой время существования ограничено, для *Fucus vesiculosus* - 2-10‰, *F. distichus* и *A. nodosum* - 5-10‰, *F. serratus* - 5-15‰.

2 Колебания солености не ниже границы устойчивости вида стимулируют рост *F. vesiculosus*, не влияют на рост *F. distichus* и *A. nodosum* и снижают скорость роста *F. serratus*.

3 Движение воды является необходимым условием для развития адаптаций к низкой солености у исследованных видов.

4 Распреснение до границы устойчивости вида снижает среднюю продолжительность жизни *Fucus vesiculosus* и *F. distichus*.

5 У *F. vesiculosus* соотношение полов зависит от сочетания интенсивности движения воды и солености: в более благоприятных условиях соотношение полов равное или преобладают мужские особи, в менее благоприятных - женские.

Список опубликованных работ по теме диссертации:

1. Рыжик И.В., Колбеева С.В. Влияние солености на морфофункциональные показатели *Fucus vesiculosus* и *F. serratus*. // Материалы XX юбил. конф. Молодых ученых ММБИ. Мурманск, апрель 2002 г. - Мурманск ММБИ КНЦ РАН, 2002. - С. 140-141.

2. Колбеева С.В. Сравнение диапазонов соленостной толерантности *Fucus vesiculosus* L. (фукуса пузырчатого) из различных мест обитания. // Естественнонаучные проблемы Арктического региона. Тез. докл. четвертой региональной научной студенческой конференции. Мурманск, 22-24 апреля 2003. - ПГИ КНЦ РАН, 2003. - С. 43-44.

3. Малавенда С.В., Малавенда С.С. Морфологические адаптации *Fucus distichus* L. (Phaeophyta) к распреснению и интенсивности движения воды. // Материалы XXIII конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН, посвященной 70-летию ММБИ. Мурманск, май 2005. - С. 56 - 61.

4. Малавенда С.С., Малавенда С.В. Изменение морфологических параметров *Fucus distichus* L. (Phaeophyta) в градиентных условиях среды / Материалы международной научно-технической конференции "Наука и образование 2005": в 7 частях. - Мурманск: МГТУ, 2005. Ч. 6. - С. 201-204

5. Малавенда С.В., Прохорова С.А. Изменение половозрастной структуры *Fucus vesiculosus* L. в градиенте солености и интенсивности

движения воды. // Материалы III международной конференции "Актуальные проблемы современной альгологии". Харьков, 20-23 апреля 2005. - Харьков, 2005. - С. 89-90.

6. Малавенда С.В., Метельский А.А. Структура литоральных фитоценозов Западного Мурмана // Материалы III школы молодых ученых "Состояние и перспективы развития промышленного комплекса на Кольском Севере", Апатиты (ноябрь 2005). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2006. С.

7. Малавенда С.В. Влияние солености на скорость роста фукоидов Восточного Мурмана / Материалы XXIV конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (май 2006 г.). - Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2006. - С. 73-78.

8. Метельский А.А., Малавенда С.В. Структура литоральных фитоценозов губ Печенга и Малая Волоковая (Западный Мурман) / Материалы XXIV конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (май 2006 г.). - Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2006. - С. 78-81.

9. Пойдунов Д.Н., Малавенда С.В. Структура популяций *Fucus vesiculosus* L. и *Fucus distichus* L. из различных биотопов Баренцева моря / Материалы XXIV конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (май 2006 г.). - Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2006. - С. 102-107.

10. Малавенда С.В., Малавенда С.С. Морфологические адаптации *Fucus distichus* L (Phaeophyta) к солености и интенсивности движения воды / Материалы международной школы молодых ученых "Адаптации гидробионтов" 12-16 октября 2005, Ростов-на-Дону.

11. Малавенда С.С., Малавенда С.В. Морфологическая изменчивость бурой водоросли *Fucus distichus* L Мурманского побережья Баренцева моря / Материалы всероссийской научно-практической конференции "Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее" (16-18 ноября 2006). - Уфа, Изд-во БГПУ, 2006. 77-79.

12. Малавенда С.В., Воскобойников Г.М., Матишов Г.Г. Роль интенсивности движения воды и солености в формировании структуры популяции *Fucus vesiculosus* L. Баренцева моря // Докл. Академии наук. 2007. Т. 413. №.3. С. 434-437.

13. Малавенда С.В., Рыжик И.В., Малавенда С.С. Влияние движения воды на солеустойчивость *Fucus vesiculosus* и *F. distichus* Баренцева моря // Материалы XXV юбилейной конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (май 2007). Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2007. С. 140-146.

14. Малавенда С.В., Воскобойников Г.М. Влияние абиотических факторов на структуру популяции *Fucus vesiculosus* Linnaeus (Phaeophyta) Восточного Мурмана (Баренцево море) // Биология моря (в печати).

Отпечатано в издательском центре ММБИ КНЦ РАН.
Заказ № 05-07. Тираж 100 экз. Тел. 25-29-81