

Е.В. Шошина, В.И. Капков

## Экологические особенности промысловых фукусовых водорослей Мурманского побережья Баренцева моря

E.V. Shoshina, V.I. Kapkov

### Ecological features of harvesting furoid algae of the Murman coast of the Barents Sea

**Аннотация.** Проведено исследование экологических адаптационных приспособлений популяций фукусовых водорослей в составе литорального фитоценоза, которые обеспечивают целостность прибрежной экосистемы в условиях Баренцева моря.

**Abstract.** Research of ecological adaptations of populations of furoid algae in intertidal phytocenosis has been carried out. The populations provide integrity of the coastal ecosystem in the conditions of the Barents Sea.

**Ключевые слова:** фукусовые водоросли, литоральные фитоценозы, Мурманское побережье Баренцева моря  
**Key words:** Furoid seaweeds, littoral phytocenosis, Murman coast of the Barents Sea

#### 1. Введение

Бурые водоросли играют главную роль в формировании и функционировании литоральных биоценозов прибрежных экосистем Баренцева моря, характеризующихся высокими видовым разнообразием и биомассой бентосных организмов. Наибольший вклад в биомассу органического вещества здесь вносят фукусовые водоросли – эдификаторы фитоценозов, имеющие длительный цикл развития и определяющие структуру биотического сообщества. Доля литоральных водорослей в условиях открытого и скалистого Мурманского побережья, где большие осушки встречаются редко, в общей продукции бентических сообществ составляет 6 % (Кузнецов, Шошина, 2003). Существенное значение в пищевых цепях принадлежит бурым водорослям: ими (особенно проростками), питаются многочисленные беспозвоночные фитофаги, которые при этом, прореживая новые поселения, регулируют видовое разнообразие и вертикальную структуру фитоценозов (Lubchenko, Cubit, 1980). Известна роль бурых водорослей в процессах очищения вод от тяжелых металлов и нефтяных углеводородов (Капков, Беленикина, 2007; Капков, Шошина, 2011; Воскобойников, Пуговкин, 2012).

Промысловые фукусовые водоросли, которые доминируют в литоральных сообществах, характеризуются широкой экологической валентностью. Они обитают в условиях сезонных и приливно-отливных перепадов температуры и солнечной радиации, в значительном интервале солености, а также при постоянно возрастающей антропогенной нагрузке на прибрежные морские экосистемы. Бурые водоросли входят в состав многоярусных структурированных биоценозов с высокой биологической информацией, в которые интегрированы многочисленные популяции гидробионтов. Устойчивость популяций к экстремальным экологическим факторам, включая конкуренцию с партнерами по сообществу и пресс фитофагов, обеспечивается посредством мобилизации ферментативной и гуморальной регуляции, в том числе снижением обмена веществ в периоды замедленного роста. Существование сложного многолетнего фитоценоза благоприятствует развитию у популяций, входящих в растительное сообщество, приспособлений к совместному обитанию и увеличивает шансы на выживание каждого вида в условиях литорали северных морей.

Развитие промысловых фукусовых водорослей в экосистеме литорали контролируют в основном первичные экологические факторы, среди которых ведущим является наличие твердого субстрата, необходимого для прикрепления слоевища. Следующим важным фактором, определяющим распространение водорослей на литорали, оказываются прибрежные и приливно-отливные течения, которые перемещают водные массы в горизонтальном и вертикальном направлениях. Бентосные водоросли нуждаются в постоянном движении воды, которая обеспечивает водоросли необходимыми ресурсами, удаляет продукты метаболизма и создает условия для осуществления вегетативных и генеративных функций. В водных экосистемах передача информационных сигналов посредством метаболитов происходит медленно, поскольку здесь важна не столько скорость, сколько продолжительность ответных реакций, обеспечивающих развитие биотического сообщества. Функция гуморального регулирования метаболизма у литоральных водорослей направлена на сохранение состояния внутренней среды, поддерживающей оптимальный рост популяции в биотическом сообществе (Хайлов, 1971; Iken, 1996).

В северных морях фукусовые водоросли обитают на осушках и дважды в сутки значительную часть времени находятся в воздушной среде. Во время отлива слоевища водорослей обезвоживаются и подвергаются световому и температурному шоку. Поэтому клеточная стенка бурых водорослей прочная и многослойная: внутренний слой оболочки состоит из целлюлозы, а внешний (матриксный) образован сульфатированными полисахаридами, в состав которых входят альгиновая кислота, альгинаты и фукоиданы. На долю альгинатов матрикса приходится до 40 % сухого вещества; они способны к 200-300-кратному связыванию воды. Благодаря этому водоросли образуют много слизи, что и помогает клеткам удерживать воду во время отлива. Потере структурно связанной воды слоевищами препятствует также высокий осмотический потенциал клеток бурых водорослей. Способность фукусовых водорослей выдерживать значительные суточные и сезонные перепады температуры среды связана с наличием криопротекторов, к числу которых относятся ламинараны и другие низкомолекулярные полисахариды. Содержание ламинаранов у фукусовых водорослей невелико (1-4 %), но их роль в преодолении колебаний температуры окружающей среды во время отлива в зимний период весьма существенна (Облучинская, Шошина, 2008).

Во время отлива литорали, особенно в период полярного дня, фукусовые водоросли подвергаются мощному потоку солнечной радиации. Бесцветные флортаннины, содержащиеся в везикулах клеток, на воздухе окисляются, и водоросли приобретают темную окраску, что препятствует воздействию солнечных лучей во время осушки. Полагают также, что функция флортаннинов связана и с защитой талломов от поедания водорослей фитофагами (Hoek *et al.*, 1995).

В течение последнего столетия промысловые фукусовые водоросли Баренцева моря привлекали пристальное внимание многих исследователей, которые изучали видовой состав, распространение, морфологию, рост, фенологию размножения и продукционные характеристики. Однако остаются практически не исследованными многие особенности экологии фукусовых водорослей, обитающих в специфических условиях литоральной зоны арктических морей. В этой связи целью настоящей работы является анализ экологических адаптационных приспособлений популяций фукусовых водорослей в составе литорального фитоценоза, которые обеспечивают целостность прибрежной экосистемы в условиях Баренцева моря.

## 2. Регион исследования. Материал и методы

Данная работа является продолжением публикации результатов исследований биологических и экологических особенностей фукусовых водорослей в литоральных фитоценозах в условиях арктических морей (Шошина, 1998; Завалко, Шошина, 2008; Шошина и др., 2012; Гончарова, Шошина, 2013). Изучение экологических особенностей бурых промысловых водорослей проводили в акватории Мурманского побережья Баренцева моря (рис. 1). В качестве объектов исследования выбраны популяции фукусовых водорослей *Fucus vesiculosus* L., *F. distichus* L., *F. serratus* L. и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis. Материалом служили многолетние наблюдения и сборы проб водорослей в губах и бухтах моря с различными гидрологическими и гидрохимическими условиями. Пробы отбирали во время отлива в характерных для каждого вида водорослей местах обитания методом вертикальных разрезов и 3-5 пробных площадок с использованием рамок 50×50 см<sup>2</sup>. Фукусовые водоросли каждой пробы разделяли по видовому, возрастному и половому признакам. В лабораторных условиях определяли численность водорослей в каждой возрастной группе ( $N_i$ , экз./м<sup>2</sup>), биомассу популяции каждого вида ( $W_i$ , г/м<sup>2</sup>) и площадь поверхности слоевища ( $S_i$ , см<sup>2</sup>); площадь поверхности талломов измеряли стандартным весовым способом по бумажным контурам, а также помощью компьютерной системы анализа изображения (Завалко, Шошина, 2008). Возраст растений у фукусов оценивали по числу дихотомических ветвлений, считая, что в год образуется два ветвления; на слоевище аскофиллума на Мурманском побережье ежегодно формируется один порядок воздушных пузырей и одно дихотомическое ветвление (Кузнецов, 1960). Полученные результаты обрабатывали с помощью пакета программ "Microsoft Office Excel".

## 3. Результаты и их обсуждение

В районах проведения исследований на Мурманском побережье, где видовое разнообразие бурых водорослей наиболее широко представлено, фукусовые доминируют на литорали. При этом *Ascophyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus* занимают верхний горизонт, *F. distichus* – средний, а *F. serratus* предпочитает нижний горизонт литорали. В исследованных районах на литорали в ассоциациях фукусовых обитают также бурые водоросли *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Stictysiphon tortilis*, *Sphaecelaria arctica*; красные – *Dumontia incrassata*, *Polyides caprinus*; зеленые – *Cladophora sp.*, *Enteromorpha prolifera*, *Monostroma grevillii*, *Rhizoclonium riparium* и *Ulothrix pseudoflaccida* и многие другие виды, однако биомасса каждого из них на 1-3 порядка ниже, чем у популяции фукоидов. Характерно, что видовое разнообразие водорослей существенно возрастает от верхнего к нижнему горизонтам литорали и особенно в переходной зоне – на границе литорали и сублиторали.

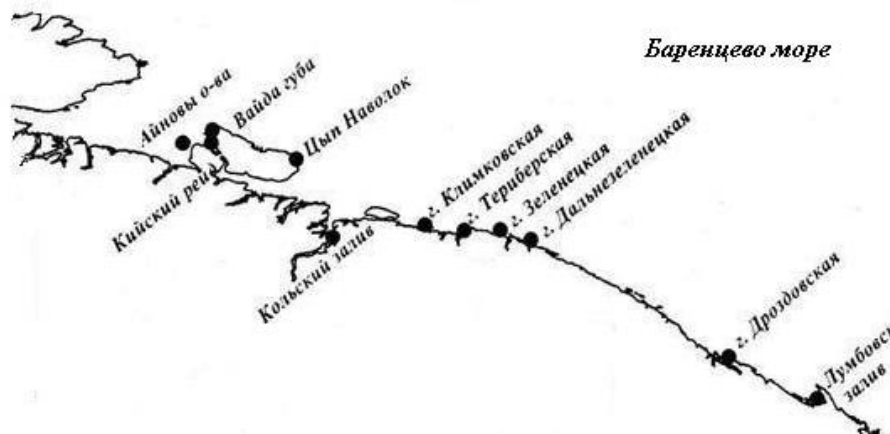


Рис. 1. Карта района исследования и отбора проб

В прибрежной зоне Баренцева моря наблюдаются выход коренных пород, скопления грубообломочного материала и валунно-галечно-гравийные отложения, которые и формируют фации донного ландшафта. В местах выхода скальных пород и на крупных валунах формируются сообщества фукусовых водорослей с максимальной биомассой, но с относительно невысоким видовым разнообразием. На валунно-галечных грунтах численность водорослей и видовое разнообразие заметно увеличиваются на фоне снижения биомассы сообщества. На гравийно-галечных грунтах произрастают в основном однолетние виды и лишь немногочисленные проростки фукусовых водорослей. Из-за штормов и перекачивания гальки взрослые формы многолетних водорослей на галечной литорали практически не встречаются.

Картина распределения фукусовых водорослей на литорали заметно меняется в зависимости от степени прилива. В губах Восточного Мурмана *F. vesiculosus* обитает как на скалистых субстратах, так и на валунно-галечных отложениях, занимая защищенные от прилива участки литорали, но практически отсутствует на открытых сильному прибою скалах. С некоторым уменьшением прибойности на скалистых участках литорали *F. vesiculosus* часто образует узкий ярус с *F. distichus*, а на валунно-галечных отложениях становится доминирующим видом, вытесняя партнеров по сообществу. Популяции *A. nodosum* в бухтах с сильным прибоем и проливах с мощным течением становятся господствующими на верхнем горизонте скалистой литорали, на валунно-галечных отложениях произрастают совместно с *F. vesiculosus*, если прибой умеренный или слабый, а на гравийных россыпях при слабом волнении уступают место *F. distichus*.

На скалистых субстратах литорали *A. nodosum* образует сплошные густые заросли, под пологом которых молодые проростки *F. vesiculosus* практически лишены солнечного света. После шторма часто происходит обрыв талломов и прореживание зарослей аскофиллума. Видимо, в это время зиготы фукуса пузырчатого, осевшие на субстрат, прорастают и затем вытесняют *A. nodosum* и другие водоросли с твердого субстрата, при этом некоторые из них становятся эпифитами фукуса.

Ослаблению конкуренции между *A. nodosum* и *F. vesiculosus* за биотоп в верхнем и среднем горизонтах литорали способствуют сопутствующие виды, включая эпифитов и симбионтов, которые повышают резистентную устойчивость водорослевого сообщества. На талломах *A. nodosum* обитает облигатный эпифит – красная водоросль *Polysiphonia lanosa*. Обычно багрянка поселяется на поврежденных участках таллома и на месте сброшенных рецептакул, используя метаболиты аскофиллума в качестве питательных веществ. Сообщалось также, что красные водоросли выделяют соединения, подавляющие рост ювенильных стадий бурых водорослей – конкурентов аскофиллума (Lining, Garbary, 1992; Denboh et al., 1997).

Очевидно, в экстремальных условиях литорали северных морей жесткая конкуренция уступает место сосуществованию партнеров, при котором каждая популяция достигает сбалансированной плотности по отношению к другим членам сообщества.

В литоральных фитоценозах популяции фукусовых водорослей характеризуются длинными возрастными рядами, в которых преобладают молодые особи и сравнительно большое количество фертильных растений. В верхнем горизонте литорали *A. nodosum* и *F. vesiculosus* растут кустами, в которых представлены особи разного возраста до 750 и 1700 экз./м<sup>2</sup> соответственно. При этом наблюдается заметное уменьшение особей старших возрастных групп. В то время как средний и нижний горизонты занимают *F. distichus* и *F. serratus*, водоросли растут группами всего по 3-10 одновозрастных растений численностью 120 и 170 экз./м<sup>2</sup>; в фитоценозе, как правило, доминируют 4-6-летние особи (рис. 2).

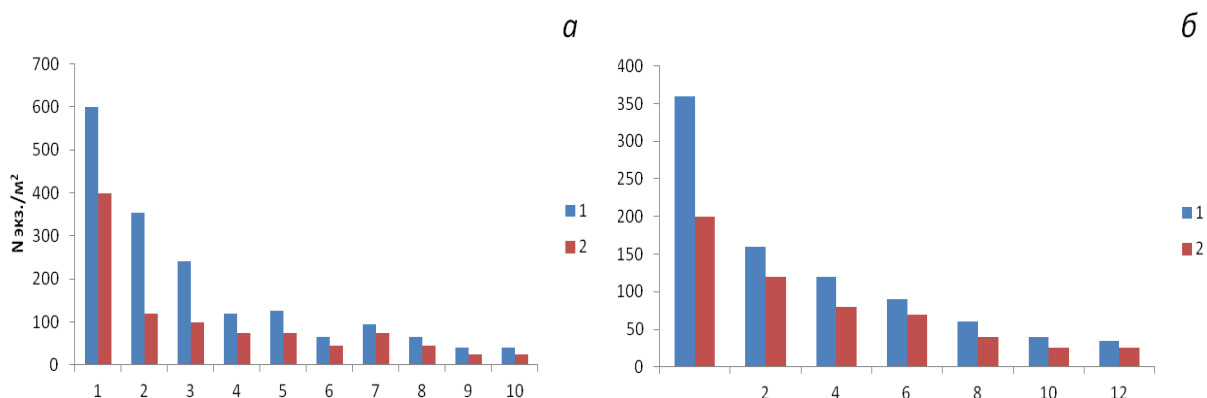


Рис. 2. Численность фукусовых водорослей разных возрастных групп в губе Зеленецкой (1) и бухте Завалишина, губа Териберская (2): а – *F. vesiculosus*; б – *A. nodosum*. По оси абсцисс – возраст (год), по оси ординат – число особей на 1 м<sup>2</sup>

У морских водорослей скорость роста таллома в значительной степени зависит от величины солнечной радиации и прежде всего от способности клеток поглощать красные и синие лучи. Анатомическое строение слоевищ фукусовых водорослей имеет специфические особенности: под слоем эпидермиса у них располагаются крупные пигментированные клетки, в которых сосредоточена основная масса хлоропластов. С возрастом количество ассимиляционных слоев и хлоропластов в клетках увеличивается как в апикальном участке таллома, так и дихотомических ответвлениях, причем объем пластидома возрастает до 50 % массы клетки. Хлоропласты бурых водорослей, которые локализованы в поверхностном слое таллома, различаются по размеру и форме; они изменяются с возрастом водоросли. Кроме хлорофиллов *a* и *c* у бурых водорослей обнаружены каротиноиды: фукоксантин, виолоксантин, зеаксантин, антраксантин, неоксантин, диатиноксантин, диатоксантин и каротины (Hoek et al., 1995). Наличие большого набора пигментов и строение слоевища обеспечивают максимальный выход фотосинтеза как в водной, так и в воздушной среде и предохраняют водоросли от солнечной радиации во время отлива (Воскобойников, Камнев, 1991).

Данные о размерно-весовой структуре популяции баренцевоморских фукусовых водорослей представлены для двух характерных мест обитания на восточном побережье: открытой для волновых явлений губы Зеленецкой и закрытой от прямого воздействия волн бухты Завалишина в губе Териберской (рис. 3). Рост слоевищ фукусовых происходит за счет деления клеток верхушечной меристемы, причем формирование таллома в результате дихотомического ветвления продолжается у разных видов с разной скоростью в течение всего жизненного цикла. У трех видов фукусов (*F. vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*) талломы растут линейно, и скорость роста существенно выше в открытых для волн бухтах как результат хорошего водообмена и обогащения среды биогенными элементами. Линейный рост талломов у *A. nodosum* происходит в течение первых шести лет, а затем скорость роста замедляется, и размеры растений старших возрастных групп остаются практически одинаковыми до конца жизни.

Масса талломов фукусов в течение жизненного цикла возрастает экспоненциально как за счет дихотомического ветвления, так и за счет структурных перестроек и дифференцировки тканей, а также в результате накопления органических веществ водорослью. Среди фукусов самые мощные слоевища характерны для *F. serratus*, который обитает в наиболее благоприятных условиях нижнего горизонта литорали. Масса слоевищ *A. nodosum* с возрастом, в отличие от других фукусовых, остается практически постоянной за счет снижения скорости роста в результате механических повреждений таллома. При внешнем морфологическом сходстве талломы фукусовых водорослей различаются: у фукусов слоевище представляет собой цельную уплощенную ветвь, рецептакулы образуются на верхушке ветвей, после их сброса ветви прекращают свой рост. У аскофиллума таллом состоит из сдавленных цилиндрических образований, которые при сильном волнении моря часто обрываются, на местах обрыва формируются боковые ветви, рецептакулы в массе образуются по краю всех ветвей, что и сказывается на массе водорослей старших возрастных групп (рис. 4).

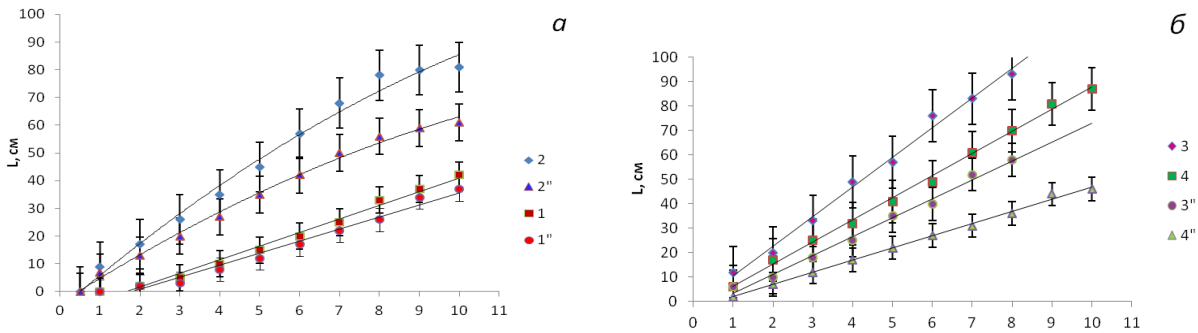


Рис. 3. Размеры слоевищ фукусовых водорослей в Зеленецкой (1-4) и Териберской (1"-4") губах Восточного Мурмана: а – *F. vesiculosus* (1), *A. nodosum* (2); б – *F. distichus* (3), *F. serratus* (4). По оси абсцисс – длина слоевища (в см), по оси ординат – возраст (год)

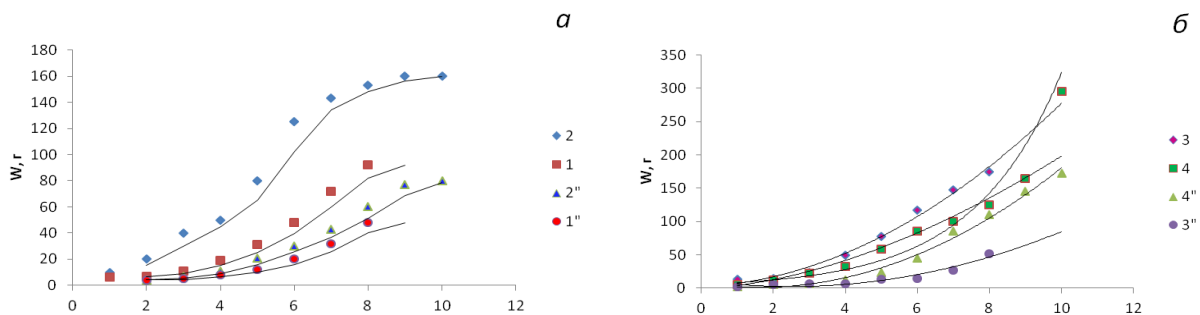


Рис. 4. Масса слоевищ фукусовых водорослей в Зеленецкой (1-4) и Териберской (1"-4") губах Восточного Мурмана. Обозначения те же, что и на рис. 3. По оси абсцисс – масса слоевища (в г), по оси ординат – возраст (год)

У фукусов (*F. distichus*, *F. serratus*) наблюдается существенное снижение скорости и интенсивности роста слоевищ от весны к осени. Установлено, что в условиях полярного дня рост талломов происходит с высокой скоростью, при этом блокируется формирование рецептакул. Осенью в условиях короткого дня, когда начинается образование и развитие рецептакул, вегетативный рост талломов снижается. Известно, что фотопериод контролирует чередование вегетативного роста и репродукционного процесса у бурых водорослей посредством синтеза аллохимических соединений, тормозящих собственный рост популяций (Luning, Dieck, 1989).

Площадь поверхности слоевищ (как и масса) у фукусовых водорослей увеличивается экспоненциально начиная с 4-летнего возраста, причем у *F. vesiculosus* (обитателя верхнего горизонта литорали) и *F. serratus* (обитателя нижнего горизонта) этот процесс происходит с более высокой скоростью, о чем свидетельствуют наклоны кривых линий изменения площади таллома (рис. 5). Существенное увеличение площади слоевищ в процессе роста популяции характерно для водоросли *F. serratus*, которая вступает в конкурентные отношения с *F. distichus* (в среднем горизонте литорали) и с ламинарией (в нижнем горизонте).

Изучение половой структуры фитоценозов фукусовых водорослей позволило установить соотношение женских и мужских особей в популяциях разных видов в зависимости от занимаемого биотопа. В популяциях двудомных видов фукусовых верхнего горизонта литорали *A. nodosum* и *F. vesiculosus*, образующих плотные заросли, количество женских особей было в 1,5 раза больше, чем мужских. В сильно разреженных зарослях *F. vesiculosus* в самом верхнем горизонте литорали женские растения составляли иногда до 90 % от общего числа особей в популяции. В популяциях *F. serratus*, который обычно занимает нижний горизонт литорали, соотношение женских и мужских особей было близким к 1 : 1. Следует подчеркнуть, что соотношение женских и мужских особей в популяциях исследованных видов фукусовых водорослей сохраняется практически у всех возрастных групп за исключением самых молодых и самых старых растений (рис. 6). Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что половая структура популяции фукусовых водорослей в значительной мере определяется конкретными условиями занимаемого водорослью биотопа. Общая тенденция заключается

в увеличении числа женских особей в стрессовых условиях в популяциях фукусовых водорослей, обитающих на литорали северных морей.

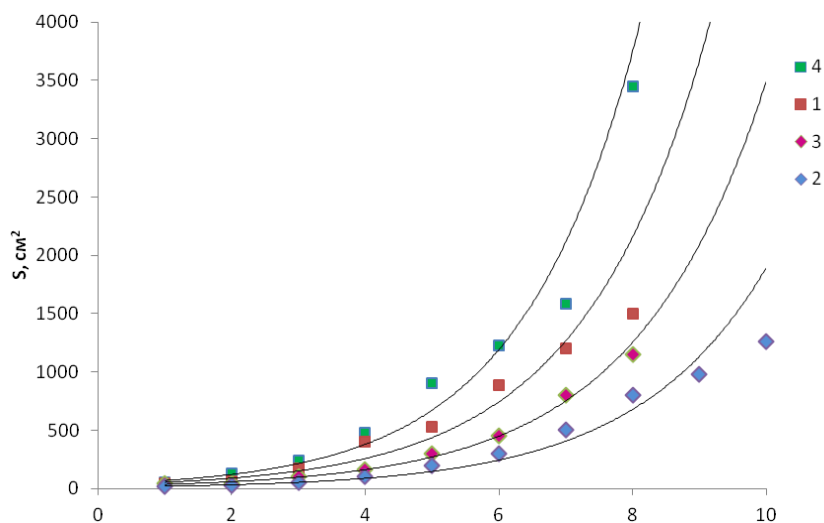


Рис. 5. Площадь поверхности слоевищ фукусовых водорослей в бухте Белокаменка (Кольский залив).  
Обозначения водорослей те же, что на рис. 3.  
По оси абсцисс – площадь слоевищ (в см<sup>2</sup>), по оси ординат – возраст (год)

Баренцевоморские фукусовые водоросли приступают к размножению в возрасте 2-4 лет, т.е. значительно позднее, чем другие многолетние виды водорослей. Количество фертильных особей в популяциях разных видов фукусовых водорослей может отличаться в зависимости от экологических факторов: от 20-30 % у *F. vesiculosus* и *F. serratus* до 50 % у *F. distichus* и *A. nodosum*. При этом основная репродуктивная нагрузка приходится на 4-5-летние особи *F. vesiculosus* и на 5-7-летние растения *A. nodosum* (Шошина, 1998).

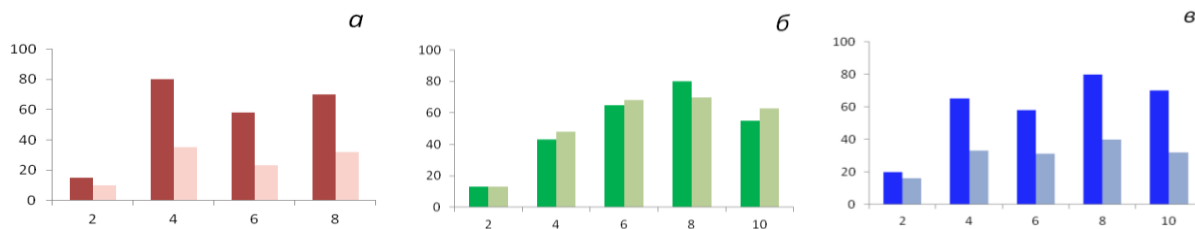


Рис. 6. Соотношение женских (темный цвет) и мужских (светлый цвет) фертильных особей двудомных фукусовых водорослей, губа Терiberская: а – *F. vesiculosus*; б – *F. serratus*; в – *A. nodosum*

Развитие органов размножения (рецептакул) и образование гамет у разных видов фукусовых водорослей происходит в течение длительного времени. У *F. vesiculosus* рецептакулы закладываются в октябре, у *F. distichus* – в августе-октябре; гаметангии формируются и медленно созревают в течение зимы и весны, и только в июне происходит массовый выход антерозоидов и яйцеклеток в воду; т.е. развитие рецептакул занимает 9-12 месяцев. Выход гамет может продолжаться до августа, после чего рецептакулы у фукусов разрушаются. Фукусовая водоросль *A. nodosum* начинает формировать новые органы размножения в июне, их развитие продолжается в течение 11-12 месяцев, массовый выход гамет происходит в июне следующего года, рецептакулы со зрелыми гаметами у отдельных особей встречаются до августа. Более короткие сроки развития (и в другое время) органов размножения наблюдаются у обитателя нижнего горизонта литорали *F. serratus*. У этого вида рецептакулы закладываются в мае-июне и созревают к концу августа – началу сентября, причем водоросль способна производить гаметы вплоть до лета следующего года. В условиях Мурманского побережья сроки выхода гамет у фукусовых водорослей сближены, но тем не менее они несколько различаются у разных видов; это требует дополнительного исследования. В целом, в северной части высокобореальной подзоны все время года в сообществах водорослей занято и рационально распределено между размножающимися видами (Кузнецов, Шошина, 2003).

Следует подчеркнуть особенности стратегии вегетативного роста и генеративного развития фукусовых водорослей, которые в том числе и позволяют этим водорослям не только произрастать, но и доминировать в такой сложной для жизни зоне, как литоральная. У фукусовых водорослей (*Ascophyllum nodosum*, виды рода *Fucus*) процессы роста и образования гамет разделены в пространстве своего слоевища: весной и начале лета (период интенсивного вегетативного роста на Мурманском побережье) одни ветви растут вегетативно, на других идет рост и созревание рецептакул (их закладка произошла в предыдущий вегетационный период). На молодых ветвях (текущего года развития) у фукусов рецептакулы начинают формироваться в конце лета или осенью. Таким образом, имеет место удлинение времени развития: образование побегов и формирование на них органов размножения захватывает два вегетационных сезона. В результате и закладка, и выход репродуктивных клеток приходится на летнее (более благоприятное) время года в условиях Арктики, что является характерной чертой фукусовых как долгоживущих видов.

У фукусовых водорослей высвобождение гамет из рецептакул синхронизировано с фотопериодом и приливно-отливными явлениями в море. Выход в воду антерозоидов и яйцеклеток происходит исключительно в дневное время суток, как правило, при сизигийных приливах. Дело в том, что во время отлива слоевище водоросли обсыхает, в результате чего происходит сдавливание рецептакул, которые защищены на время отлива от высыхания слизью. Во время последующего прилива стенки рецептакул разрушаются и гаметы выходят в воду. Мужские гаметы у фукусовых водорослей подвижны; они передвигаются в воде с помощью двух неравных жгутиков, один из которых (перистый) направлен вперед, а другой (короткий и гладкий) – в сторону и назад. При этом феромоны водорослей, выделяемые в окружающую среду с метаболитами, координируют движение гамет, а также препятствуют оплодотворению яйцеклеток другого вида (Hoek et al., 1995). Во время размножения фукусовых водорослей число антерозоидов и яйцеклеток может достигать десятков и сотен тысяч на 1 м<sup>2</sup> в год, однако количество производимых гамет оказывается на порядок больше, чем выбрасывается в воду (Chapman, 1995). Так, у *F. distichus* из рецептакул в окружающую среду одновременно выходит только 30 % зрелых яйцеклеток, из которых только десятки от общего числа производимых гамет оплодотворятся антерозоидами и только несколько процентов зигот осядут на твердый субстрат и прорастут.

Необходимо отметить, что однодомная водоросль (*F. distichus*), у которой женские и мужские гаметы образуются на одном растении, имеет преимущество перед другими фукусовыми как при оплодотворении, так и при колонизации субстрата. В данном случае небольшая разница во времени прорастания зигот (всего в несколько часов), которая вначале едва различима, повышает конкурентную способность данного вида в сообществе. Процесс оплодотворения у фукусовых водорослей занимает не более двух часов. После слияния гамет зигота развивается без стадии покоя, что предотвращает ее смыв в открытое море во время отлива. Зиготы сразу же оседают на субстрат, приклеиваясь с помощью слизи, образуют первые ризоиды спустя несколько часов после закрепления на твердом субстрате и прорастают (Chapman, 1995; Hoek et al., 1995; Максимова, 2010). Последующее выживание ювенильных стадий фукусовых водорослей в значительной степени определяется влиянием биотических и абиотических экологических факторов. Количество выживших однодневных проростков *A. nodosum* и *F. vesiculosus* было в пять раз меньше среди зарослей родительских растений, чем на свободном твердом субстрате. А в открытых волновым воздействиям бухтах прикрепленными к натуральному субстрату оставалось не более 0,5 % от числа молодых проростков, осевших на искусственный субстрат, в то время как в закрытых бухтах на естественном субстрате сохранялось почти 80 % проростков (Vadas et al., 1990).

Среди бурых водорослей северных морей встречаются виды, обладающие резистентной устойчивостью к стрессовым факторам и сохраняющие свой тип стратегии в течение всего жизненного цикла, другие виды могут переносить стресс на определенных этапах развития популяции, третьи способны менять тип жизненной стратегии в зависимости от обстоятельств и вновь возвращаться к ней при благоприятных условиях. В принципе, в литоральном биотическом сообществе положительные взаимодействия между популяциями (комменсализм, мутуализм, протокооперация) являются более важными, чем жесткая конкуренция между видами, особенно на стадии формирования структурно-функциональной организации биотического сообщества и становления целостности экосистемы (Алимов, 2000; Бурковский, 2006).

Развитие фитоценозов бурых водорослей на литорали северных морей контролируется первичными экологическими факторами: наличием твердого субстрата, величиной солнечной радиации, температурой и соленостью воды, наличием биогенных веществ и волновыми явлениями, которые выступают в качестве триггеров, запускающих вегетативные и генеративные процессы в популяциях водорослей. В то же время периодически воздействующие на литораль приливно-отливные явления приводят к существенным изменениям в фитоценозах фукусовых водорослей. Они вызывают лишь допустимые отклонения в росте отдельных популяций водорослей: фитоценоз путем структурных

перестроек устраняет негативные последствия подобных воздействий за счет упругой устойчивости, выработанной за длительный период существования на литорали. В случаях сильных штормовых воздействий возможны нарушения структурно-функциональной организации литорального фитоценоза, однако в этом случае произойдут лишь определенные изменения в соотношении популяций отдельных видов, поскольку за счет резистентной устойчивости сообщество продолжит свое существование. Устойчивость фитоценоза к экстремальным экологическим факторам обеспечивается мобилизацией ферментативных и гормональных регуляторов, которые замедляют обмен веществ водорослей в неблагоприятный для активного роста период.

Таким образом, баренцевоморские бурые водоросли являются видами-эдификаторами в сложных многоярусных фитоценозах литорали, обеспечивая функционирование бентосных сообществ. Фукусовым водорослям принадлежит главная роль в организации информационной составляющей литоральной экосистемы – в формировании трофических, топических и гуморальных связей биотического сообщества. Информационные процессы в экосистеме литорали обеспечивают структурно-функциональную организацию сообщества, направляя потоки вещества и энергии на сохранение целостности экосистемы.

#### 4. Заключение

Анализ полученных результатов свидетельствует о том, что на развитие литоральных фитоценозов бурых водорослей оказывают влияние как абиотические, так и биотические факторы, соотношение которых регулирует численность отдельных популяций в биотическом сообществе. Развитие фитоценозов фукусовых водорослей контролируют солнечная радиация, температура, соленость, биогенные элементы, а также наличие твердого субстрата и приливно-отливные явления. Регуляция плотности популяций по принципу обратной связи обеспечивается биотическими взаимоотношениями между видами в сообществе в зависимости от биотического потенциала и биоценотической емкости среды.

Очевидно, что в экстремальных условиях обитания на литорали в фитоценозе жесткая конкуренция за ресурсы уступает место существованию партнеров по сообществу, при котором каждая популяция достигает сбалансированной плотности по отношению к другим членам сообщества.

Жизненный цикл фукусовых водорослей основан на принципе регулирования вегетативных и генеративных стадий, который в основных чертах сохраняется при воздействии экологических факторов. Такая система регулирования жизненных функций представляет собой характерную для литоральных водорослей особенность, обусловленную генетической структурой популяции. В то же время в отличие от детерминированного типа регулирования, свойственного определенному виду водорослей, у отдельных особей популяции процессы регулирования жизненных функций варьируют чрезвычайно широко. Показано, что жизненные стратегии баренцевоморских фукусовых водорослей включают в себя совокупность фенотипических адаптаций популяции к периодически меняющимся экологическим факторам среды.

Так, в экстремальных условиях обитания у фукусовых водорослей наблюдаются морфологические изменения талломов и в популяциях преобладают водоросли с относительно высоким отношением площади поверхности таллома к его массе, что позволяет отдельным видам занимать определенную экологическую нишу и получать преимущество в конкурентных отношениях с партнерами по сообществу. Экологические адаптации водорослей отражают как влияние определенного вида на биотическое сообщество, так и реакцию сообщества на присутствие конкретного вида в нем. Поэтому в экосистеме литорали обитают только виды, положительно влияющие на биотическое сообщество.

Поскольку фукусовые водоросли размножаются преимущественно половым способом, то большое количество производимых ими гамет, растянутые сроки их выброса в воду, короткий период процесса оплодотворения, развитие зигот без стадии покоя, быстрое прикрепление зигот к субстрату и последующее прорастание обеспечивают существование сложного фитоценоза, который определяет структурно-функциональную организацию биотического сообщества литорали.

#### Литература

- Chapman A.R.O.** Functional ecology of fucoid algae: Twenty-three years of progress. *Phycologia*, v. 34(1), p. 1-32, 1995.
- Denboh T., Suzuki M., Mizuno Y., Ichimura T.** Suppression of *Laminaria* sporelings by allelochemicals from coralline red algae. *Botanica Marina*, v. 40, p. 249-256, 1997.
- Hoek C. van den, Mann D.G., Jahns H.M.** Algae. An introduction to phycology. *Cambridge University Press*, 620 p., 1995.



- Iken K.** Trophische Beziehungen zwischen Makroalgen und Herbivoren in der Potter Cove (King-George Insel, Antarktis). *Ber. Polarforsch.*, N 201, I-VII, S. 1-206, 1996.
- Lining T., Garbary D.J.** The *Ascophyllum/Polysiphonia/Mycosphaerella* symbiosis. III. Experimental studies on the interactions between *P. lanosa* and *A. nodosum*. *Botanica Marina*, v. 35, N 4, p. 341-349, 1992.
- Lubchenko J., Cubit J.** Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptation to variations in herbivory. *Ecology*, v. 61, N 3, p. 676-687, 1980.
- Luning K., Dieck I.** Environmental triggers in algal seasonality. *Botanica Marina*, v. 32, p. 389-397, 1989.
- Vadas R.L., Wright W.A., Miller S.L.** Recruitment of *Ascophyllum nodosum*: Wave action as a source of mortality. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, v. 61, p. 263-272, 1990.
- Алимов А.Ф.** Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб., Наука, 147 с., 2000.
- Бурковский И.В.** Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М., Тов. научн. изданий КМК, 285 с., 2006.
- Воскобойников Г.М., Камнев А.Н.** Морфофункциональные изменения хлоропластов в онтогенезе водорослей. Л., Наука, 96 с., 1991.
- Воскобойников Г.М., Пуговкин Д.В.** О возможной роли *Fucus vesiculosus* в очистке прибрежных акваторий от нефтяного загрязнения. *Вестник МГТУ*, т. 15, № 4, с. 716-720, 2012.
- Гончарова О.В., Шошина Е.В.** Морфофункциональные параметры *Fucus vesiculosus* в условиях Кольского залива. *Вестник МГТУ*, т. 16, № 3, с. 437-448, 2013.
- Завалко С.Е., Шошина Е.В.** Многоуровневая морфофизиологическая оценка состояния фукусовых водорослей в условиях антропогенного загрязнения (Кольский залив, Баренцево море). *Вестник МГТУ*, т. 11, № 3, с. 423-431, 2008.
- Капков В.И., Беленикина О.А.** Устойчивость морских водорослей к тяжёлым металлам. *Вестник Моск. ун-та, серия 16, Биология*, № 1, с. 35-38, 2007.
- Капков В.И., Шошина Е.В.** Реакции гидробионтов на загрязнение морских вод нефтью. *Матер. IV Всерос. конф. по водной токсикологии. Ч. 1, Борок*, с. 126-128, 2011.
- Кузнецов В.В.** Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.-Л., АН СССР, 322 с., 1960.
- Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В.** Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). *Апатиты, КНЦ РАН*, 308 с., 2003.
- Максимова О.Н.** Сообщество морских макрофитов. *Жизнь на дне. Биогеография и биоэкология бентоса. М., Тов. научн. изданий КМК*, с. 116-170, 2010.
- Облучинская Е.Д., Шошина Е.В.** Использование фукусовых водорослей Баренцева моря. *Рыбное хозяйство*, № 2, с. 105-107, 2008.
- Хайлов К.М.** Экологический метаболизм в море. Киев, Наукова Думка, 252 с., 1971.
- Шошина Е.В.** Фукусовые водоросли. *Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты, КНЦ РАН*, с. 174-187, 1998.
- Шошина Е.В., Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Завалко С.Е., Капков В.И.** Макроводоросли в системе биологического мониторинга морских прибрежных экосистем. *Вестник МГТУ*, т. 15, № 4, с. 851-857, 2012.

## References

- Chapman A.R.O.** Functional ecology of fucoid algae: Twenty-three years of progress. *Phycologia*, v. 34(1), p. 1-32, 1995.
- Denboh T., Suzuki M., Mizuno Y., Ichimura T.** Suppression of *Laminaria* sporelings by allelochemicals from coralline red algae. *Botanica Marina*, v. 40, p. 249-256, 1997.
- Hoek C. van den, Mann D.G., Jahns H.M.** Algae. An introduction to phycology. Cambridge University Press, 620 p., 1995.
- Iken K.** Trophische Beziehungen zwischen Makroalgen und Herbivoren in der Potter Cove (King-George Insel, Antarktis). *Ber. Polarforsch.*, N 201, I-VII, S. 1-206, 1996.
- Lining T., Garbary D.J.** The *Ascophyllum/Polysiphonia/Mycosphaerella* symbiosis. III. Experimental studies on the interactions between *P. lanosa* and *A. nodosum*. *Botanica Marina*, v. 35, N 4, p. 341-349, 1992.
- Lubchenko J., Cubit J.** Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptation to variations in herbivory. *Ecology*, v. 61, N 3, p. 676-687, 1980.
- Luning K., Dieck I.** Environmental triggers in algal seasonality. *Botanica Marina*, v. 32, p. 389-397, 1989.
- Vadas R.L., Wright W.A., Miller S.L.** Recruitment of *Ascophyllum nodosum*: Wave action as a source of mortality. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, v. 61, p. 263-272, 1990.

- Alimov A.F.** Elementy teorii funktsionirovaniya vodnykh ekosistem [Elements of the theory of functioning of water ecosystems]. SPb., Nauka, 147 p., 2000.
- Burkovskiy I.V.** Morskaya biogeotsenologiya. Organizatsiya soobshchestv i ekosistem [Marine biogeocenology. The organization of communities and ecosystems]. M., Tov. nauchn. izdaniy KMK, 285 p., 2006.
- Voskoboynikov G.M., Kamnev A.N.** Morfofunktsionalnyie izmeneniya hloroplastov v ontogeneze vodorosley [Morpho-functional variations of chloroplasts in ontogenesis of seaweeds]. L., Nauka, 96 p., 1991.
- Voskoboynikov G.M., Pugovkin D.V.** O vozmozhnoy roli *Fucus vesiculosus* v ochildke pribrezhnykh akvatoriy ot neftyanogo zagryazneniya [About possible role of *Fucus vesiculosus* in clearing of coastal water areas from oil pollution]. Vestnik MGTU, v. 15, N 4, p. 716-720, 2012.
- Goncharova O.V., Shoshina E.V.** Morfofunktsionalnyie parametry *Fucus vesiculosus* v usloviyakh Kolskogo zaliva [Morpho-functional parameters of *Fucus vesiculosus* in the conditions of the Kola Bay]. Vestnik MGTU, v. 16, N 3, p. 437-448, 2013.
- Zavalko S.E., Shoshina E.V.** Mnogourovnevaya morfofiziologicheskaya otsenka sostoyaniya fukusovykh vodorosley v usloviyakh antropogennogo zagryazneniya (Kolskiy zaliv, Barentsevo more) [Multilevel morpho-functional estimation of furoid algae in the conditions of anthropogenous pollution (the Kola Bay, Barents Sea)]. Vestnik MGTU, v. 11, N 3, p. 423-431, 2008.
- Kapkov V.I., Belenikina O.A.** Ustoychivost morskikh vodorosley k tyazhYolyim metallam [Stability of seaweeds to heavy metals]. Vestnik Mosk. un-ta, seriya 16, Biologiya, N 1, p. 35-38, 2007.
- Kapkov V.I., Shoshina E.V.** Reaktsii gidrobiontov na zagryaznenie morskikh vod neftyu [Reaction of hydrobionts on pollution of sea waters by oil]. Mater. IV Vseros. konf. po vodnoy toksikologii. Ch. 1, Borok, p. 126-128, 2011.
- Kuznetsov V.V.** Beloe more i biologicheskie osobennosti ego flory i fauny [The White Sea and biological features of its flora and fauna]. M.-L., AN SSSR, 322 p., 1960.
- Kuznetsov L.L., Shoshina E.V.** Fitotsenozyi Barentseva morya (fiziologicheskie i strukturnye harakteristiki) [Phytocenoses of the Barents Sea (physiological and structural characteristics)]. Apatity, KNTs RAN, 308 p., 2003.
- Maksimova O.N.** Soobshchestvo morskikh makrofitov [Community of macrophytes]. Zhizn na dne. Biogeografiya i bioekologiya bentosa. M., Tov. nauchn. izdaniy KMK, p. 116-170, 2010.
- Obluchinskaya E.D., Shoshina E.V.** Ispolzovanie fukusovykh vodorosley Barentseva morya [Using of furoid algae of the Barents Sea]. Ryibnoe hozyaystvo, N 2, p. 105-107, 2008.
- Khailov K.M.** Ekologicheskii metabolizm v more [Ecological metabolism in the sea]. Kiev, Naukova Dumka, 252 p., 1971.
- Shoshina E.V.** Fukusovyye vodorosli. Promyislovyye i perspektivnyie dlya ispolzovaniya vodorosli i bespozvonochnyie Barentseva i Belogo morey [Furoid algae. Harvesting and perspective for using seaweeds and invertebrate of the Barents and White Seas]. Apatity, KNTs RAN, p. 174-187, 1998.
- Shoshina E.V., Voskoboynikov G.M., Makarov M.V., Zavalko S.E., Kapkov V.I.** Makrovodorosli v sisteme biologicheskogo monitoringa morskikh pribrezhnykh ekosistem [Macro seaweed in system of biological monitoring of coastal ecosystems]. Vestnik MGTU, v. 15, N 4, p. 851-857, 2012.

#### Информация об авторах

**Шошина Елена Васильевна** – Факультет пищевых технологий и биологии МГТУ, докт. биол. наук, зав. кафедрой биологии, профессор, e-mail: shoshinaev@mstu.edu.ru

**Shoshina E.V.** – Faculty of Food Technologies and Biology of MSTU, Head of Biology Department, Dr of Biol. Sci., Professor, e-mail: shoshinaev@mstu.edu.ru

**Капков Валентин Иванович** – Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, кафедра гидробиологии, докт. биол. наук, профессор, e-mail: chelena45@mail.ru

**Kapkov V.I.** – Biological Faculty of M.V. Lomonosov Moscow State University, Department of Hydrobiology, Dr of Biol. Sci., Professor, e-mail: chelena45@mail.ru