

УДК 574.34

Сообщество фукусовых водорослей литорали губы Ярнышная Баренцева моря

В. И. Капков, Е. В. Шошина*

*Мурманский государственный технический университет, г. Мурманск, Россия;
e-mail: shoshinaev@gmail.com, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5482-4118>

Информация о статье Реферат

Поступила в редакцию
29.01.2021;

получена
после доработки
04.05.2021

Ключевые слова:

сообщество фукусовых
водорослей,
литораль,
Баренцево море

Видовая и пространственная структура бентосного водорослевого сообщества была исследована на литорали восточного района (69°11'78" с. ш., 36°04'38" в. д.) Мурманского побережья Баренцева моря в условиях отсутствия антропогенного воздействия. Материалом для изучения показателей сообщества фукусовых водорослей и популяций доминирующих видов в связи с условиями обитания послужили собственные многолетние сезонные наблюдения и данные научных экспедиций 1994–2017 гг. Видовой состав литорального фитоценоза представлен 39 видами, включая 18 бурых, 9 красных и 12 зеленых водорослей с преобладанием по числу видов однолетних и сезонных водорослей, по биомассе – многолетних. На распределение водорослей на разных участках литорали существенное влияние оказывали экологические факторы. Среди абиотических факторов важнейшими оказались наличие твердого субстрата, прибой, приливо-отливные явления. Водорослевое литоральное сообщество представляло собой многоярусную структуру, в которой основной ярус занимали фукусовые – эдификаторы фитоценоза, под пологом и на слоевищах которых произрастали многочисленные литофиты и эпифиты. Биомасса сообщества фукусовых водорослей составляла от $2,8 \pm 0,6$ до $17,7 \pm 2,9$ кг/м² и зависела от видовой принадлежности, типа твердого субстрата, на котором росли водоросли, а также от силы прибоя. Биомасса и численность фукусовых водорослей в разных биотопах варьировала в широких пределах в условиях естественного жесткого пресса сезонных изменений факторов среды (температура, прибой, шторма) во время приливов и отливов и естественных повреждений сообщества литорали в арктическом регионе. В целом фитоценоз литорали губы является примером адаптационных приспособлений популяций водорослей к условиям северного моря. Полученные результаты могут быть полезны при оценке экологического состояния прибрежной экосистемы, при поиске запасов промысловых водорослей и использовании акватории для целей аквакультуры.

Для цитирования

Капков В. И. и др. Сообщество фукусовых водорослей литорали губы Ярнышная Баренцева моря. Вестник МГТУ. 2021. Т. 24, № 2. С. 149–159. DOI: <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2021-24-2-149-159>.

Intertidal community of furoid seaweeds in the Yarnyshnaya Bay, the Barents Sea

Valentin I. Kapkov, Elena V. Shoshina*

*Murmansk State Technical University, Murmansk, Russia;
e-mail: shoshinaev@gmail.com, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5482-4118>

Article info

Received
29.01.2021;

received
in revised form
04.05.2021

Key words:

community of furoid
seaweeds,
littoral zone,
Barents Sea

Abstract

The specific and spatial structure of benthic algal community on the littoral zone in the east area of Murman coast of the Barents Sea (69°11'78"N, 36°04'38"E) has been studied in the conditions of anthropogenic influence absence. As a material for studying indicators of furoid community and populations of dominating species in connection with habitats own long-term seasonal observations and data of scientific expeditions of 1994–2017 have served. The species composition of littoral phytocenosis consists of 39 species including 18 brown, 9 red and 12 green seaweeds, with prevalence on number of annual and seasonal species, on a biomass – perennials. Ecological factors influence essentially on seaweed distribution in different sites of the littoral zone. The major abiotic factors are presence of firm substratum, surf and storms, ice motion. Seaweed littoral community had multi-level structure, in which the basic layer was occupied by brown seaweeds with numerous lithophytes and epiphytes under beds and on thallus of dominant species. The community algal biomass in the littoral zone was from 2.8 ± 0.6 up to 17.7 ± 2.9 kg/m² and depended on the species structure, substratum for benthic seaweeds, surf and tides. The biomass and density of furoid seaweeds varied over a wide range in different biotopes under a natural rigid press of seasonal changes of environmental factors (temperature, surfs, storms) during tides and under natural damages of littoral community in the arctic region. As a whole littoral furoid phytocenosis of the bay could be considered as an example of adaptation of seaweeds populations to the conditions of the northern seas. The received results could be useful for estimating ecological status of coastal ecosystem, at stock assessment of commercial seaweeds and for algal aquaculture development in the Barents Sea.

For citation

Kapkov, V. I. et al. 2021. Intertidal community of furoid seaweeds in the Yarnyshnaya Bay, the Barents Sea. *Vestnik of MSTU*, 24(2), pp. 149–159. (In Russ.) DOI: <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2021-24-2-149-159>.

Введение

В прибрежных морских экосистемах фукусовые водоросли являются одними из основных первичных продуцентов органического вещества в литоральных сообществах. Водорослям принадлежит ведущая роль в процессах аккумуляции и трансформации внесенных антропогенным путем биогенных элементов и токсичных веществ (*Jorgensen et al., 2003; Wang et al., 2016*). Фукусовые водоросли являются субстратом для многочисленных донных беспозвоночных, используются как место обитания, выведения молоди, защиты от хищников. Они являются также важным звеном пищевой цепи, проростками которых питаются многие беспозвоночные фитофаги, регулируя видовое разнообразие и пространственную структуру фитоценоза (*Honkanen et al., 2002*). Известна функция фукусовых водорослей в процессах биологической очистки прибрежных морских вод от нефтяных углеводородов и тяжелых металлов. Фукусовые водоросли наряду с другими гидробионтами используются при реконструкции нарушенных сообществ путем сооружения искусственных рифов для биоремедиации прибрежных экосистем (*Malik, 2004; Воскобойников и др., 2012; Капков и др., 2016; Roleda et al., 2019*). Фукусовые относятся к важным промысловым объектам, содержат ценные минеральные и органические вещества (*Smith, 2004; Облучинская, 2014; Schmid et al., 2015*). Заслуживает внимание поиск новых способов культивирования фукусовых водорослей при совершенствовании перспективных технологий морской аквакультуры (*Рыжик и др., 2014; Kim et al., 2017; 2019*).

В последние годы особую значимость приобрели исследования по использованию водорослей при оценке состояния водных экосистем. Бентосные водоросли могут служить биологическими мониторами экологического состояния донных сообществ и водной экосистемы в целом. Использование сообщества наряду с отдельными популяциями водорослей в качестве биологических индикаторов позволяет получать объективную информацию, которая может быть использована при разработке общей концепции экологического мониторинга прибрежных экосистем. В этой связи авторами предпринята попытка исследования пространственной структуры литорального сообщества фукусовых водорослей в одной из губ Мурманского побережья Баренцева моря в условиях отсутствия антропогенного возмущения. В задачу работы входило изучение коридора варьирования показателей сообщества фукусовых и популяций доминирующих видов в условиях естественного жесткого пресса сезонных изменений факторов среды (температура, прибой, шторма) во время приливов и отливов и естественных повреждений сообщества литорали в арктическом регионе как основы для экологического мониторинга морского побережья. В данном районе размещения биологической станции Мурманского морского биологического института КНЦ РАН в разнообразных биоэкологических исследованиях уделялось внимание видовому разнообразию литоральных сообществ (*Гринвальд, 1965; Перестенко, 1965; Голиков и др., 1993* и другие) и структуре популяций фукусов (*Хайлов и др., 1983*). Данные о естественном фоне сообщества литорали являются важными, так как в этом районе усиливается антропогенное воздействие на прибрежные сообщества, которые испытывают увеличение нагрузки при рекреационном морском дайвинге и сборе ценных гидробионтов.

Материалы и методы

Работа проводилась в разные сезоны года в губе Ярнышная, которая расположена в восточной части Мурманского побережья (69°11'78" с. ш. и 36°04'38" в. д.). Губа – открытого типа, вытянута с севера на юг на 6 км, шириной около 2 км. При входе в губу берега – обрывистые скалистые, с углами наклона к морю 50–70°. В средней части выходы скал перемежаются валунно-каменистыми россыпями с углами наклона 25–35°. По мере удаления от открытого моря, в куту¹, каменистые россыпи сменяются илисто-песчаными грунтами с галькой и камнями, с отдельными валунами, с углами наклона 5–10°. Губа открыта ветрам северных направлений. Характерно интенсивное движение воды для литоральной зоны. В устье губы наблюдается постоянное волнение морской поверхности и прибой. Прибойность изменяется от I–II степени в устье губы, постепенно ослабевая в средней части, до IV–V степени в куту. Шторма – обычное явление в осенне-зимний период. Приливы и отливы наблюдаются два раза в сутки, высота приливов до 4,5 м. В губу впадает несколько ручьев, соленость воды в поверхностном горизонте изменяется в пределах 34–28 ‰, постепенно снижается от устья к куту. Средняя температура воды на поверхности в августе +8 °С, в феврале –1 °С. Ледовый покров наблюдается только в холодные годы. Ширина литорали в куту составляет 350 м, на валунно-каменистых россыпях – 35–40 м, сокращаясь на скалистых берегах до 5–10 м.

Материалом для работы послужили собственные многолетние исследования разнообразия сообществ макроводорослей во время научных экспедиций 1994–2017 гг. в прибрежных районах Баренцева моря. В работе использованы как современные наблюдения, так и архивные данные. Количественные данные по сезонным изменениям в сообществах водорослей базируются на материалах экспедиции Зоологического института РАН под руководством А. Н. Голикова, работавшей в губе Ярнышная в 1987–1988 гг., в которой автор работы принимала участие.

Объектом данного исследования послужили сообщества фукусовых водорослей на литорали губы Ярнышная. При сборе материала применяли метод гидробиологических разрезов. За основу вертикального

¹ Кут губы – вершина губы.

выделения границ литорали были приняты границы сизигийного и квадратурного приливов от нуля глубин (Перестенко, 1965). Методы сбора водорослей в бентосных сообществах, а также первичной разборки материала, которые легли в основу данной работы, изложены в наших предыдущих публикациях (Шошина и др., 1994; Шошина, Катков, 2014). При разборке проб применяли схему, позволяющую получать данные о состоянии макроводорослей на уровне сообщества, популяции и организма. Макроводоросли в каждой пробе разделяли на виды, измеряли сырую массу каждого вида и, суммируя, определяли общую сырую массу (B) сообщества водорослей, подсчитывали численность растений (N) каждого вида и общую численность. Рассчитывали среднюю биомассу и численность, ошибку средней ($B \pm m_B, N \pm m_N$). При изучении популяционных показателей фукусовых водорослей все растения из проб ($n = 3-5$), отобранных в характерных для вида местах обитания, разделяли на возрастные группы, возраст слоевища определяли по числу дихотомических разветвлений ($t = d/2$). Определяли общую численность популяции фукусовых (N_{ϕ}), численность каждой возрастной группы (N_i). В каждой возрастной группе отбирали 5–10 слоевищ, измеряли длину (L), массу (W) растений, затем рассчитывали среднюю и стандартное отклонение (σ). Полученные результаты обрабатывали с помощью пакета программ Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Преобладание твердого и стабильного субстрата вдоль берегов (выходы скал, каменисто-валунные россыпи) создает основу для широкого распространения на литорали пояса фукусовых – бурых многолетних водорослей, с доминирующими видами *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus* и *Ascophyllum nodosum*. Ниже пояса фукусовых расположен пояс литоральных красных водорослей – *Palmaria palmata* и *Devaleraea ramentacea*. В устье и в центральной части губы в условиях прибоя и постоянного смачивания водорослей в нижний горизонт литорали поднимается характерный для sublиторали пояс ламинариевых, с доминантными видами в относительно защищенных от прибоя местах – *Saccharina latissima* (= *Laminaria saccharina*), а на прибойных скалах – *Laminaria digitata* и *Alaria esculenta*. В куту литоральный пояс ламинариевых сходит на нет, и здесь фукусовые являются ведущими видами на всех горизонтах литорали. Из других фукусовых небольшие поселения в верхнем горизонте литорали образуют *Pelvetia canaliculata* (на прибойных скалах), а также *Fucus spiralis* (в средней части губы на валунных россыпях).

В условиях разной степени морского прибоя в зависимости от типа твердого субстрата на литорали формируются разнообразные по структуре ассоциации с определенным составом доминантных видов фукусовых и сопутствующих им водорослей (табл. 1). Характерно, что разнообразие ассоциаций, их видовое разнообразие, плотность популяций и биомасса водорослей (табл. 2) заметно снижаются по направлению вглубь губы как результат уменьшения интенсивности водообмена, смены грунта со скалистого и валунно-каменистого на гальку с песком, на котором фукусовым трудно закрепиться.

Таблица 1. Распределение фукусовых ассоциаций на литорали в губе Ярнышная
 Table 1. Distribution of fucoid associations on the littoral in the Yarnyshnaya Bay

Горизонт литорали/ высота, м	Кут→	Центральная часть→	Центральная часть→	Устье
Прибойность, степень	IV–V	III–IV	III	II
+4,5 Верхний горизонт +3,2 м	Зеленые нитчатки <i>Fucus vesiculosus</i>	<i>Fucus vesiculosus</i>	<i>Fucus vesiculosus</i>	Зеленые нитчатки; <i>Porphyra umbilicalis</i>
Средний горизонт +1,5 м	<i>Fucus vesiculosus</i> + <i>Ascophyllum nodosum</i>	<i>F. vesiculosus</i> + <i>Palmaria palmata</i>	<i>F. vesiculosus</i> + <i>Ascophyllum nodosum</i> <i>Fucus distichus</i>	<i>Fucus distichus</i> + <i>Palmaria palmata</i> <i>Fucus serratus</i> + <i>Devaleraea ramentacea</i>
Нижний горизонт 0 м	Мидии*, фукусы <i>F. vesiculosus</i> + <i>A. nodosum</i>	Мидии*, красные и ламинариевые <i>Palmaria palmate</i> + <i>Devaleraea ramentacea</i> + <i>Saccharina latissima</i>	Ламинариевые <i>Saccharina latissima</i> + <i>Alaria esculenta</i>	Ламинариевые <i>Alaria esculenta</i> + <i>Laminaria digitata</i>

Примечание. *В куту, в средней части губы, в нижнем горизонте литорали широко распространено сообщество двустворчатого моллюска *Mytilus edulis*.

Таблица 2. Число видов (*D*) и биомасса (*B*) водорослей в фукусовых ассоциациях
 Table 2. Number of species (*D*) and biomass (*B*) of seaweeds in fucoid associations

Л	Асс.	<i>D</i>	<i>B</i> ± <i>m_B</i> , кг/м ²	Асс.	<i>D</i>	<i>B</i> ± <i>m_B</i> , кг/м ²	Асс.	<i>D</i>	<i>B</i> ± <i>m_B</i> , кг/м ²	Асс.	<i>D</i>	<i>B</i> ± <i>m_B</i> , кг/м ²
вгл	Fv	5	2,6 ± 0,34	Fv	7	2,3 ± 0,39	Fv	12	11,0 ± 2,15 12,0 ± 6,37			
сгл	Fv+An	11	17,7 ± 2,88	Fv			Fv+An	13	6,9 ± 0,11	Fd+Pp	20	14,4 ± 8,47
		22	3,0 ± 1,25	Fv+Pp	28 16	3,6 ± 1,23 5,4 ± 2,17	Fd	17 29	4,8 ± 0,50 2,8 ± 1,39	Fs+Dr	20	2,7 ± 0,38
нгл	Fv+An	12	0,5 ± 0,29	–			–			–		
		15	1,1 ± 0,43									

Примечание. Горизонты литорали (Л): вгл – верхний, сгл – средний, нгл – нижний. Асс. – ассоциации с доминирующими видами: An – *Ascophyllum nodosum*, Fd – *Fucus distichus*, Fs – *F. serratus*, Fv – *F. vesiculosus*, Dr – *Devaleraea ramentacea*, Pp – *Palmaria palmata*.

В верхнем горизонте литорали обычно находится четко выраженный пояс *Fucus vesiculosus*, который образует "чистые" заросли практически без сопутствующих водорослей с биомассой до 12,0 кг/м². Супралиторальную кайму на скалах с высоким прибоем занимает красная водоросль *Porphyra umbilicalis*, в расщелинах скал располагаются зеленые водоросли *Blidingia minima* и *Pseudothrix groenlandica*, а также беспозвоночные *Littorina saxatilis* и *Semibalanus balanoides*.

Fucus vesiculosus широко распространен по всей акватории губы. В центральной части губы на границе верхнего и среднего горизонтов литорали широко представлена ассоциация *F. vesiculosus* + *Ascophyllum nodosum*, которая насчитывает до 22 видов водорослей с общей биомассой до 6 893 г/м². Эпифитно на фукусовых произрастают бурые и зеленые нитчатки *Elachista fucicola*, *Pilayella littoralis*, *Isthmoplea sphaerophora*, *Ulothrix flacca*, под покровом которых на камнях встречаются другие водоросли – бурые *Dictyosiphon foeniculaceus*, многочисленные зеленые *Enteromorpha prolifera*, *Monostroma grevillei*, *Ulothrix pseudoflacca*, *Acrosiphonia spp.*, *Cladophora sericea*, *Rhizoclonium riparium*. Характерным эпифитом, встречающимся только на аскофиллуме, является *Polysiphonia lanosa*.

В центральной части губы (ближе к куту), на валунных россыпях в среднем горизонте литорали распространена ассоциация *F. vesiculosus* + *Palmaria palmata* (16–21 вид, биомасса 3,6–5,3 кг/м²).

Пояс *Fucus distichus* располагается ниже пояса *F. vesiculosus* – в центральной части губы и по направлению к устью занимает средний горизонт литорали. Доминируют в этом поясе ассоциация *F. distichus* (в средней части губы) и ассоциация *F. distichus* + *Palmaria palmata* (в устье). Ассоциация *F. distichus* + *P. palmata* (в устье) включает 20 видов водорослей с общей массой до 14,4 кг/м². Ядро составляют водоросли *Fucus vesiculosus*, *Acrosiphonia sp.*, *Pilayella littoralis*, *Elachista fucicola*, *Stictyosiphon griffithsianus* и корковая красная водоросль *Hildenbrandtia prototypus*. В центральной части губы пояса *F. distichus* становится шире и занимает весь средний горизонт литорали. Здесь выделена ассоциация *F. distichus*, включающая 29 видов водорослей с общей массой 2,8 кг/м². В ассоциации обнаружено много бурых нитчаток *P. littoralis*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Chordaria flagelliformis*, *S. griffithsianus*, *Ectocarpus sp.*, красных – *P. palmata* и *Devaleraea ramentacea* и зеленых водорослей *Acrosiphonia sp.*, *Monostroma grevillei*, *Protomonostroma undulatum*, *Ulvaria obscura*, *Spongomorpha aeruginosa*. По направлению к куту "чистые" заросли *F. distichus* редуют, здесь этот вид входит в состав ассоциации *F. vesiculosus* + *A. nodosum* нижнего горизонта литорали.

Пояс *Fucus serratus* произрастает ниже *F. distichus*, на границе среднего и нижнего горизонтов литорали. При этом заросли *F. serratus* растут прерывистой полосой, достигая наибольшего развития в слабо защищенных условиях на каменисто-валунном грунте и образуя ассоциацию *F. serratus* + *Devaleraea ramentacea*.

В средней части губы, ближе к куту, нижний горизонт литорали занимают красные водоросли *Palmaria palmata* и *Devaleraea ramentacea*, образуя ассоциацию *P. palmate* + *D. ramentacea* + *Saccharina latissima*, которая включает около 28 видов с массой 2,5–3,6 кг/м². Постоянными видами, составляющими ядро ассоциации, являются красные водоросли: *Rhodomela lycopodioides*, *Porphyra sp.*, *Rhodochorton penicilliforme*, бурые: *F. vesiculosus*, *Pilayella littoralis*, *Elachista fucicola*, *Sphacelaria arcta*, *S. plumosa*, *Chordaria flagelliformis*, зеленые: *Ulvaria obscura*, *Pseudothrix groenlandica* и другие.

В куту губы песчаные грунты с мелкой галькой занимает ассоциация зеленых водорослей *Rhizoclonium riparium* + *Cladophora sericea*, здесь также в виде мозаики встречаются пятна *Enteromorpha prolifera* и *Dictyosiphon foeniculaceus* с биомассой всего 5 г/м².

Фукусовые водоросли создают структурную и функциональную основу литорального сообщества в губах Мурманского побережья. Принимая во внимание достаточно жесткие арктические условия обитания, можно отметить, что для литорального фукусового сообщества характерно обилие и разнообразие водорослей. На литорали в губах открытого Мурманского побережья благодаря постоянному волнению, интенсивным течениям (высота правильных полусуточных приливов до 4,5 м) при преобладающих твердых грунтах (скалы, валунно-каменистые россыпи) наблюдается большое разнообразие ассоциаций макроводорослей с достаточно высоким видовым разнообразием и с развитой пространственной структурой. Характерными литофитами являются красная водоросль *Hildenbrandtia prototypus* и бурая *Pseudolithoderma extensum*; среди эпифитов на фукусах в районе исследования наиболее типичны – из микроскопических – *Elachista fucicola* и макроскопических – *Pilayella littoralis* (бурая) и *Palmaria palmata* (красная водоросль). В свою очередь на многолетних слоевищах пальмарии часто встречается *Stictyosiphon griffithsianus* (= *Phloeospora brachiata*). Крупные многолетние слоевища фукусов бывают сплошь покрыты эпифитами как с пластинчатым, так и особенно с нитчатым, сильно рассеченным слоевищем. Из необычных взаимоотношений фукусовых водорослей: на рецептакулах *A. nodosum* часто отмечали в виде темных точек плодовые тела (аскокарпы с аскоспорами) аскомицета *Mycosphaeaella ascophylla*.

На фукусах и под их пологом встречается много видов беспозвоночных. Многочисленны гастроподы – литторины (*Littorina obtusata* на *F. vesiculosus* и *F. distichus*, *L. littorea* на *F. serratus*), обычны *Epheria vineta*, *Margarites helicina*. Крупные слоевища фукусов бывают сплошь покрыты домиками полихет *Spirorbis sp.* (особенно *F. serratus*), типичны колонии гидроидов (*Obelia sp.*). Среди фукусов держатся бокоплавы (*Gammarus oceanicus*) и равноногие рачки (*Jaera albifrons*). На фукусах и под ними встречается много двустворчатых моллюсков – мидий (*Mytilus edulis*), обычными являются *Turtonia minuta*.

Общее число видов водорослей в фукусовых ассоциациях увеличивается по направлению от верхней к нижней части пояса фукусов (с 2–7 до 20–29 видов) и по направлению от кута к открытой части губы (с 15–22 до 20–29 видов) (табл. 2). Для большинства ассоциаций многолетних бурых фукусовых водорослей, доминирующих в районе исследования, характерно нарастание видового разнообразия весной и летом и снижение осенью и зимой (табл. 3). Сезонная амплитуда видового разнообразия в ассоциациях фукусовых верхнего и среднего горизонтов литорали может изменяться от 3 до 7 раз, особенно в тех ассоциациях, где большое число однолетних видов. Видовое разнообразие в ассоциациях нижнего горизонта литорали с большим количеством как однолетних, так и многолетних видов изменяется всего в 1,5 раза. Динамика видового разнообразия в ассоциациях в большой степени определяется развитием эпифитов на доминантных видах и зависит как от абиотических факторов, так и от особенностей жизненного цикла водоросли – базифита. Часто видовое разнообразие сохраняется в большинстве ассоциаций водорослей на высоком уровне на протяжении всего года, поскольку многие микроскопические стадии однолетних водорослей зимуют в этом же биотопе в форме эпифитов и эндофитов.

Таблица 3. Сезонная динамика числа видов (*D*) и биомассы водорослей (*B*) в фукусовых ассоциациях
 Table 3. Seasonal dynamics of species number (*D*) and biomass of seaweeds (*B*) in fucoid associations

Ассоциации	Л	Весна		Лето		Осень		Зима	
		<i>D</i>	<i>B</i> ± <i>m_B</i> , кг/м ²	<i>D</i>	<i>B</i> ± <i>m_B</i> , кг/м ²	<i>D</i>	<i>B</i> ± <i>m_B</i> , кг/м ²	<i>D</i>	<i>B</i> ± <i>m_B</i> , кг/м ²
Fv	вгл	5	1,9 ± 0,7	7	2,8 ± 1,5	5	1,7 ± 0,8	4	1,3 ± 0,5
Fv+An	сгл	4	8,8 ± 1,2	11	17,7 ± 0,7	2	5,5 ± 1,3	5	3,2 ± 2,1
Fv+Pp	сгл	12	3,6 ± 1,1	28	3,6 ± 1,2	26	3,4 ± 1,0	23	2,8 ± 1,0
Fd	сгл	14	5,7	29	2,8 ± 1,4	10	2,9	–	–

Примечание. Горизонты литорали (Л): вгл – верхний, сгл – средний. Доминирующие виды ассоциаций: An – *Ascophyllum nodosum*, Fd – *Fucus distichus*, Fs – *F. serratus*, Fv – *F. vesiculosus*, Pp – *Palmaria palmata*.

Биомасса водорослей в губе увеличивается по направлению от верхнего к среднему и далее к нижнему горизонтам литорали. Однако и в верхнем горизонте литорали биомасса фукусовых водорослей может быть высокой (табл. 2, 4). При этом наибольшая средняя биомасса бентосных водорослей наблюдается на глубинах 0–5 м в поясе ламинариевых. В образовании биомассы в подавляющем большинстве ассоциаций главную роль играют многолетние виды бурых водорослей, на их долю приходится более 90 % биомассы. Основной вклад в величину биомассы на литорали вносят фукусовые *A. nodosum*, *F. vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus* и в меньшей степени красные водоросли *P. palmata*, *D. ramentacea*. В губах открытого Мурманского побережья характерно существенное сезонное изменение биомассы водорослей, которая возрастает с весны

до максимальных значений летом и затем снижается в осенне-зимний период (табл. 3). В ассоциациях фукусовых водорослей, которые в районе исследования занимают обширные пространства литорали, наиболее значительные сезонные изменения биомассы – в три раза (или 4–12 кг/м²) – наблюдали в ассоциации *A. nodosum* + *F. vesiculosus* в центральной части губы.

Таблица 4. Виды фукусовых: распространение, средняя (B_{cp}) и максимальная (B_{max}) биомасса, численность (N) растений
 Table 4. Fucoid species: distribution, average (B_{cp}) and maximal biomass (B_{max}), plant density (N)

Вид	Литораль	$B_{cp} \pm m_B$, кг/м ²	$B_{max} \pm m_B$, кг/м ²	$N \pm m_N$, экз./м ²	Ассоциации, биотоп
					ассоциации с максимальной биомассой
<i>Ascophyllum nodosum</i>	вгл – нгл	1,8 ± 1,5	15,0 ± 2,7	40 ± 7	асс. Fv + An, кут, вгл
<i>Fucus vesiculosus</i>	вгл – нгл	2,5 ± 7,7	12,0 ± 6,4	2 115 ± 1 333	асс. Fv, средняя часть, вгл
<i>Fucus distichus</i>	сгл – нгл	1,4 ± 0,6	10,4 ± 8,5	633 ± 517	асс. Fd + Pp устье, сгл
<i>Fucus serratus</i>	сгл – нгл	0,14 ± 0,10	0,54 ± 0,38	20 ± 14	асс. Fs + Dr, устье, сгл

Примечание. Горизонты литорали: вгл – верхний, сгл – средний, нгл – нижний. Доминирующие виды ассоциаций: An – *Ascophyllum nodosum*, Fd – *Fucus distichus*, Fs – *Fucus serratus*, Fv – *Fucus vesiculosus*, Dr – *Devaleraea ramentacea*, Pp – *Palmaria palmata*.

Особенностью пространственного распределения литоральных фукусовых ассоциаций в губах открытого Мурманского побережья является то, что в устье и средней части губы фукусы поднимаются вверх по литорали и занимают верхний и средний горизонты. Например, на беломорском побережье (губа Чупа, Кандалакшский залив) в условиях пониженной интенсивности движения воды и пониженной солёности фукусовые опускаются вниз по литорали и заходят в верхний горизонт сублиторали, формируя совместные с ламинарией сообщества. Характерное для исследуемого района постоянное волнение и интенсивные приливо-отливные течения способствуют обилию водорослей на литорали и поднятию вверх верхней границы расселения доминирующих в ассоциациях видов фукусовых водорослей. Считается, что верхняя граница расселения фукусов определяется в большей степени абиотическими факторами (влиянием силы прибоя и продолжительностью осушения, в первую очередь), тогда как нижняя граница в большей степени зависит от взаимоотношения между видами (Перестенко, 1965). Взаимоотношения складываются из их предпочтений к условиям обитания (к субстрату – каменистый или скальный грунт, к интенсивности гидродинамической нагрузки).

Доминирующие виды фукусовых водорослей (*Ascophyllum nodosum*, *Fucus distichus*, *F. serratus*, *F. vesiculosus*) широко распространены в губе, растут на разнообразных твердых грунтах, при широком диапазоне силы прибоя (степени прибойности). Об этом свидетельствуют данные о биомассе и численности фукусовых водорослей в разных биотопах, которые отражают широкий коридор варьирования этих параметров в зависимости от конкретных условий, размерно-весовой и возрастной структуры поселений этих многолетних видов (табл. 4, 5, 6).

Таблица 5. Средняя численность (N) и биомасса (B) *Ascophyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus* на разных горизонтах литорали
 Table 5. Mean density (N) and biomass (B) of *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* on different intertidal horizons

Вид	<i>A. nodosum</i>		<i>F. vesiculosus</i>			
	Кут		Кут		Средняя часть	
Район/ горизонт литорали	$N \pm m_N$, экз./м ²	$B \pm m_B$, кг/м ²	$N \pm m_N$, экз./м ²	$B \pm m_B$, кг/м ²	$N \pm m_N$, экз./м ²	$B \pm m_B$, кг/м ²
Верхний	40 ± 7	15,0 ± 2,7	60 ± 42	2,7 ± 1,9	2 115 ± 1 333	12,0 ± 6,4
Средний	48 ± 18	0,69 ± 0,49	162 ± 49	2,2 ± 0,8	596 ± 43	4,9 ± 1,0
Нижний	7 ± 5	0,28 ± 0,20	70 ± 42	0,17 ± 0,12	5 ± 3	0,27 ± 0,19

Таблица 6. Средняя численность (N , экз./м²) и биомасса (B , кг/м²) *Fucus vesiculosus* и *Fucus distichus* в разных частях губы

Table 6. Mean density (N , plants/m²) and biomass (B , kg/m²) of *Fucus vesiculosus* and *Fucus distichus* in different parts of the bay

Вид	Л	Кут→		Средняя часть→		Средняя часть→		Устье	
		$N \pm m_N$	$B \pm m_B$	$N \pm m_N$	$B \pm m_B$	$N \pm m_N$	$B \pm m_B$	$N \pm m_N$	$B \pm m_B$
<i>F. vesiculosus</i>	вгл	490 ± 134	2,5 ± 0,4	2 763 ± 911	2,8 ± 1,5	1 740 ± 554	9,0 ± 2,7	702 ± 245	1,6 ± 0,2
<i>F. distichus</i>	сгл	37 ± 20	0,43 ± 0,09	10 ± 7	0,11 ± 0,01	398 ± 120	2,3 ± 0,6	633 ± 517	10,4 ± 8,5

Примечание. Горизонты литорали: вгл – верхний, сгл – средний.

На рисунке представлены данные о размерно-весовой структуре поселений трех видов фукусов в районе исследования, которые отражают состояние, сложившееся в естественных условиях воздействия абиотических факторов, не нарушенных антропогенным воздействием. Средняя длина и масса растений разного возраста свидетельствуют об изменении этих параметров в онтогенезе в связи с факторами среды. Стандартное отклонение подтверждает широкое варьирование этих параметров в естественных условиях роста водорослей. Наблюдения показывают, что в целом в губе преобладают растения фукусов среднего размера, что связано как с низкой температурой воды, так и с высокой гидродинамической нагрузкой на литоральные растения. Согласно данным о балансе между образованием биомассы и ее потерями, в условиях интенсивной гидродинамической нагрузки, максимальная биомасса наблюдается у фукусов в возрасте 6–8 лет, а в дальнейшем интенсивно снижается у растений с открытого побережья (*Хайлов и др., 1983*). Наши исследования показывают целесообразность использования в качестве тест-объекта именно популяции фукусов, поскольку неподвижные многолетние макроводоросли могут интегрально отражать экологическую ситуацию в сообществе за длительный промежуток времени.

В целом, интенсивное движение воды, весьма характерное для района исследования, благоприятствует обилию водорослей, но при сильном прибое, особенно при образовании ледяного припая (зимой и весной), наблюдается механическое повреждение и существенные потери биомассы не только литоральных (фукусовых), но и сублиторальных (ламинариевых) водорослей. Неоднократно наблюдали, когда фукусы оказывались просто срезанными с верхушек валунов после сильного шторма. Исследования показывают, что сезонные изменения биомассы в ассоциациях водорослей в условиях Мурманского побережья Баренцева моря зависят от сезонной динамики массы доминирующего вида, которая является результатом реализации эндогенной программы развития вида в данных условиях проявления абиотических факторов.

Величина биомассы водорослей в поясе фукусовых на Мурманском побережье сопоставима с биомассой на морском побережье высокобореальных районов Северной Атлантики (*Кузнецов и др., 2003*). При хорошо развитом поясе фукусовых на литорали в губе Ярнышная средняя биомасса водорослей составляет 2–3 кг/м², что определяется арктическими условиями на открытом прибойном незамерзающем участке моря. При обсуждении невысокой средней биомассы фукусовых необходимо учитывать, что прижизненное выделение органического вещества в форме метаболитов составляет не менее 70 % от общей продукции водорослей (*Хайлов и др., 1983*). В Баренцевом море фитофаги выедают примерно 35 % годовой продукции макроводорослей (*Голиков и др., 1993*). Значительная часть массы водорослей теряется при механических повреждениях во время штормов, которые особенно характерны для осенне-зимнего периода. Фукусовые водоросли обладают апикальным ростом слоевища на протяжении всей жизни, однако ветви, на верхушке которых образуются рецептакулы, прекращают свой рост после выхода репродуктивных клеток и разрушения репродуктивных структур. При этом на долю сброшенных рецептакул у фукусовых приходится от 20 до 67 % от массы растений (*Тиховская, 1948*).

Данное исследование показывает, что наличие твердого субстрата, гидродинамическая нагрузка, продолжительность осушения – главные факторы, определяющие разнообразие ассоциаций фукусовых водорослей, их распределение и обилие на литорали Мурманского побережья. Неоднократно отмечалось, что видовой состав сообществ макроводорослей в арктических регионах может быть достаточно разнообразным и находится в тесной связи с абиотическими условиями произрастания (*Pedersen et al., 2008; Wiencke et al., 2012; Wiencke et al., 2009*). В формировании участвуют животные фитофаги, заметному выеданию водорослей которыми препятствуют выделяемые фукусами метаболиты (*Connan et al., 2004; Koivikko et al., 2005*). Количественные характеристики ассоциаций водорослей, их сезонная изменчивость тесно связаны с морфофункциональной организацией слоевища вида-доминанта, возрастом и особенностями его жизненного цикла. Жизненные стратегии вида-доминанта во многом определяют характер сезонных изменений в фитоценозах фукусов.

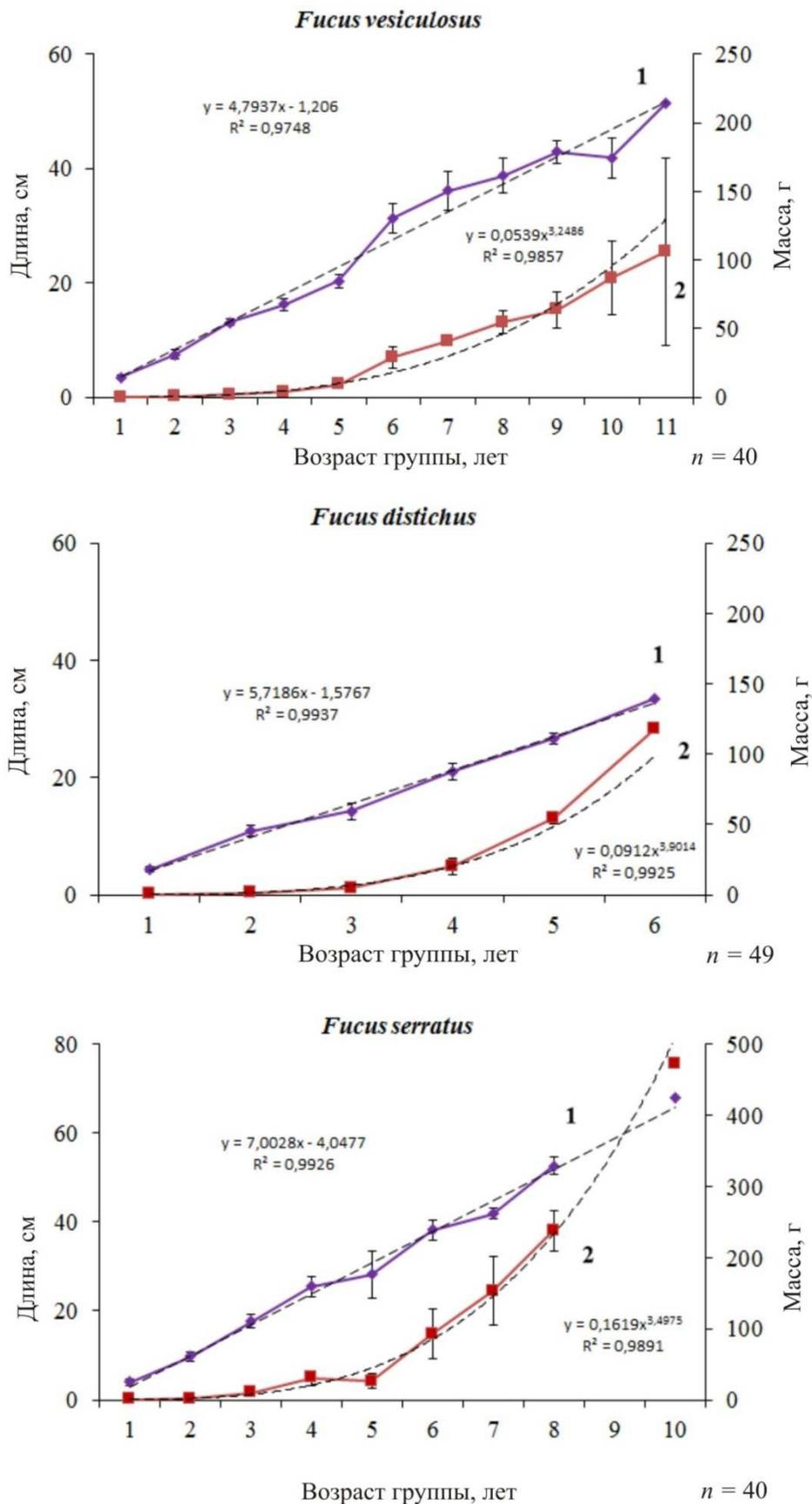


Рис. Длина (1) и масса (2) целого слоевища фукусов в районе исследования
 Fig. Length (1) and weight (2) of whole fucoid thallus in the research area

Заключение

Полученные данные свидетельствуют о возможности использования структурных характеристик бентосного фитоденоса в качестве надежного информативного показателя состояния биотической компоненты сообщества. Распределение водорослей на литорали сравнительно небольшой бухты свидетельствует о широком видовом разнообразии доминантных и сопутствующих видов в зависимости от занимаемого биотопа. На распределение водорослей на литорали существенное влияние оказывают экологические факторы. Среди абиотических факторов важнейшими оказались: наличие твердого субстрата, прибой и шторма, приливотливные явления. В верхнем горизонте литорали *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* часто формируют "чистые" заросли, в которых практически отсутствуют сопутствующие водоросли. Этот факт необходимо учитывать при добыче упомянутых промысловых водорослей. По мере продвижения вглубь литорали водорослевое сообщество приобретает более сложную пространственную структуру, в которой крупные бурые и красные водоросли образуют основной ярус, под пологом которого растут сопутствующие виды, а на слоевищах тех и других – многочисленные эпифиты. Биомасса водорослей в зоне литорали изменяется в зависимости от биотопа и видового состава ассоциации до 5–6 раз. При этом величина биомассы снижается по направлению к нижнему горизонту литорали на фоне роста видового разнообразия водорослей. Результаты исследования литорального фитоденоса фукусовых могут быть использованы для оценки состояния прибрежной экосистемы и запасов промысловых водорослей, а также для выявления участков добычи и производства аквакультуры в губах Мурманского побережья Баренцева моря.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Библиографический список

- Воскобойников Г. М., Пуговкин Д. В. О возможной роли *Fucus vesiculosus* в очистке прибрежных акваторий от нефтяного загрязнения // Вестник МГТУ. 2012. Т. 15, № 4. С. 716–721.
- Голиков А. Н., Анисимова Н. А., Голиков А. А., Денисенко Н. В. [и др.]. Донные сообщества и биоценозы губы Ярнышной Баренцева моря и их сезонная динамика. Апатиты : КНЦ РАН, 1993. 57 с.
- Гринталь А. Р. Состав и распределение сообществ водорослей на литорали губ Ярнышной и Подпахты (Восточный Мурман) // Труды Мурманского морского биологического института. 1965. Вып. 8(12) : Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. С. 23–41.
- Капков В. И., Шошина Е. В., Беленикина О. А. Биоремедиация морских прибрежных экосистем: использование искусственных рифов // Вестник МГТУ. 2016. Т. 19, № 1/2. С. 286–295. DOI: <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2016-1/2-286-295>.
- Кузнецов Л. Л., Шошина Е. В. Фитоденосы Баренцева моря. Физиологические и структурные характеристики. Апатиты : КНЦ РАН, 2003. 308 с.
- Облучинская Е. Д. Биологически активные вещества бурых водорослей: состав и фармакологические свойства // Фармация. 2014. № 4. С. 49–51.
- Перестенко Л. П. Распределение водорослей на литорали губ Плохие и Большие Чевры (Восточный Мурман) // Труды Мурманского морского биологического института. 1965. Вып. 8(12) : Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. С. 13–22.
- Рыжик И. В., Макаров М. В., Воскобойников Г. М. Физиологическое состояние литоральных бурых водорослей *Fucus serratus* Linnaeus, 1753 и *Fucus distichus* Linnaeus, 1767, произраставших на плантации – биофилт্রে в Баренцевом море // Биология моря. 2014. Т. 40, № 2. С. 131–136.
- Тиховская З. П. Первичная продуктивность фукоидов в губах Восточного Мурмана // Труды Мурманской биологической станции. Вып. 1. 1948. С. 164–189.
- Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев : Наукова думка, 1983. 254 с.
- Шошина Е. В., Аверинцева С. Г. Распределение водорослей в губе Ярнышной Баренцева моря // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России : сб. науч. тр. Апатиты : КНЦ РАН, 1994. С. 38–61.
- Шошина Е. В., Капков В. И. Экологические особенности промысловых фукусовых водорослей Мурманского побережья Баренцева моря // Вестник МГТУ. 2014. Т. 17, № 1. С. 180–189.
- Connan S., Goulard F., Stiger V., Deslandes E. [et al.]. Interspecific and temporal variation in phlorotannin levels in an assemblage of brown algae // Botanica Marina. 2004. N 47. P. 410–416. DOI: <https://doi.org/10.1515/bot.2004.057>.
- Honkanen T., Jormalainen V. Within-alga integration and compensation: Effects of simulated herbivory on growth and reproduction of the brown alga, *Fucus vesiculosus* // International Journal of Plant Sciences. 2002. Vol. 163, N 5. P. 815–823. DOI: <https://doi.org/10.1086/342081>.
- Jørgensen N. M., Christie H. Diurnal, horizontal and vertical dispersal of kelp-associated fauna // Hydrobiologia. 2003. Vol. 503. P. 69–76. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008491.89382.e5>.

- Kim J. K., Stekoll M., Yarish C. Opportunities, challenges and future direction of opty-water seaweed aquaculture in United States // *Phycologia*. 2019. Vol. 58, Iss. 5. P. 446–461. DOI: <https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1625611>.
- Kim J. K., Yarish C., Hwang E., Park M. [et al.]. Seaweed aquaculture: Cultivation technologies, challenges and its ecosystem services // *Algae*. 2017. Vol. 32, Iss. 1. P. 1–13. DOI: <https://doi.org/10.4490/algae.2017.32.3.3>.
- Koivikko R., Loponen J., Honkanen T., Jormalainen V. Contents of soluble, cell-wall-bound and exuded phlorotannins in the brown alga *Fucus vesiculosus*, with implications on their ecological functions // *Journal of Chemical Ecology*. 2005. Vol. 31, N 1. P. 195–212. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10886-005-0984-2>.
- Malik A. Metal bioremediation through growing cells // *Environment International*. 2004. Vol. 30, Iss. 2. P. 261–278. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envint.2003.08.001>.
- Pedersen A., Kraemer G., Yarish C. Seaweed of the littoral zone at Cove Island in Long Island Sound: Annual variation and impact of environmental factors // *Nineteenth International Seaweed Symposium / eds.: M. A. Borowitzka et al. Dordrecht : Springer, 2008. Vol. 2. P. 49–432. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9619-8_51*.
- Roleda M. Y., Hurd C. L. Seaweed nutrient physiology: Application of concepts to aquaculture and bioremediation // *Phycologia*. 2019. Vol. 58, Iss. 5. P. 552–562. DOI: <https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1622920>.
- Schmid M., Stengel D. B. Intra-thallus differentiation of fatty acid and pigment profiles in some temperate Fucales and Laminariales // *Journal of Phycology*. 2015. Vol. 51, Iss. 1. P. 25–36. DOI: <https://doi.org/10.1111/jpy.12268>.
- Smith A. J. Medical and pharmaceutical uses of seaweed natural products. A review // *Journal of Applied Phycology*. 2004. Vol. 16. P. 245–262. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:JAPH.0000047783.36600.ef>.
- Wang S., Loreau M. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunity // *Ecology Letters*. 2016. Vol. 19, Iss 5. P. 510–518. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12582>.
- Wiencke C., Amsler C. D. Seaweeds and their communities in Polar regions // *Ecological Studies (Analysis and Synthesis) / eds.: Wiencke C., Bischof K. Berlin ; Heidelberg, 2012. Vol. 219. Seaweed Biology. P. 265–291. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-28451-9_13*.
- Wiencke C., Gomez I., Dunton K. Phenology and seasonal physiological performance of polar seaweeds // *Botanica Marina*. 2009. Vol. 52, Iss. 6. P. 585–592. DOI: <https://doi.org/10.1515/BOT.2009.078>.

References

- Voskoboinikov, G. M., Pugovkin, D. V. 2012. On possible role of *Fucus vesiculosus* in cleaning coastal waters from oil pollution. *Vestnik of MSTU*, 15(4), pp. 716–721. (In Russ.)
- Golikov, A. N., Anisimova, N. A., Golikov, A. A., Denisenko, N. V. et al. 1993. Bottom communities and biocenoses of the Yarnishnaya Inlet of the Barents Sea and their seasonal dynamic. *Apatity*. (In Russ.)
- Grintal, A. R. 1965. Composition and distribution of seaweeds communities on littoral of inlets Yarnishnaya and Podpachta (East Murman). *Trudy Murmanskogo morskogo biologicheskogo instituta*, 8(12) : *Distribution and composition of commercial algae in the Barents Sea*, pp. 23–41. (In Russ.)
- Kapkov, V. I., Shoshina, E. V., Belenikina, O. A. 2016. Bioremediation of marine coastal ecosystems: Using artificial reefs. *Vestnik of MSTU*, 19(1/2), pp. 286–295. DOI: <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2016-1/2-286-295>. (In Russ.)
- Kuznetsov, L. L., Shoshina, E. V. 2003. Phytocenoses of the Barents Sea. Physiological and structural characteristics. *Apatity*. (In Russ.)
- Obluchinskaya, E. D. 2014. Biological active compounds of brown seaweeds: Composition and pharmacological properties. *Farmaciya*, 4, pp. 49–51. (In Russ.)
- Perestenko, L. P. 1965. Seaweeds distribution on littoral of the inlets Plochie and Bolshye Tchevry (East Murman). *Trudy Murmanskogo morskogo biologicheskogo instituta*, 8(12) : *Distribution and composition of commercial algae in the Barents Sea*, pp. 13–22. (In Russ.)
- Ryzhik, I. V., Makarov, M. V., Voskoboinikov, G. M. 2014. Physiological state of intertidal brown seaweeds *Fucus serratus* Linnaeus, 1753 and *Fucus distichus* Linnaeus, 1767 cultivated on a biofiltration system in the Barents Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 40(2), pp. 131–136. (In Russ.)
- Tichovskaya, Z. P. 1948. Primary production of fucoids in inlets of East Murman. *Trudy Murmanskoy biologicheskoy stantsii*, 1, pp. 164–189. (In Russ.)
- Khailov, K. M., Parchevsky V. P. 1983. Hierarchical regulation of the structure and function of marine plants. *Kiev*. (In Russ.)
- Shoshina, E. V., Averintseva, S. G. 1994. Seaweeds distribution in Yarnishnaya Inlet of the Barents Sea. In coll. articles *Hydrobiological investigations in the bays and inlets of the northern seas*. *Apatity*, pp. 38–61. (In Russ.)
- Shoshina, E. V., Kapkov V. I. 2014. Ecological features of harvesting fucoid algae of Murman coast of the Barents Sea. *Vestnik of MSTU*, 17(1), pp. 180–189. (In Russ.)
- Connan, S., Goulard, F., Stiger, V., Deslandes, E. et al. 2004. Interspecific and temporal variation in phlorotannin levels in an assemblage of brown algae. *Botanica Marina*, 47, pp. 410–416. DOI: <https://doi.org/10.1515/bot.2004.057>.

- Honkanen, T., Jormalainen, V. 2002. Within-alga integration and compensation: Effects of simulated herbivory on growth and reproduction of the brown alga, *Fucus vesiculosus*. *International Journal of Plant Sciences*, 163(5), pp. 815–823. DOI: <https://doi.org/10.1086/342081>.
- Jørgensen, N. M., Christie, H. 2003. Diurnal, horizontal and vertical dispersal of kelp-associated fauna. *Hydrobiologia*, 503, pp. 69–76. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008491.89382.e5>.
- Kim, J. K., Stekoll, M., Yarish, C. 2019. Opportunities, challenges and future direction of opty-water seaweed aquaculture in United States. *Phycologia*, 58(5), pp. 446–461. DOI: <https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1625611>.
- Kim, J. K., Yarish, C., Hwang, E., Park, M. et al. 2017. Seaweed aquaculture: Cultivation technologies, challenges and its ecosystem services. *Algae*, 32(1), pp. 1–13. DOI: <https://doi.org/10.4490/algae.2017.32.3.3>.
- Koivikko, R., Loponen, J., Honkanen, T., Jormalainen, V. 2005. Contents of soluble, cell-wall-bound and exuded phlorotannins in the brown alga *Fucus vesiculosus*, with implications on their ecological functions. *Journal of Chemical Ecology*, 31(1), pp. 195–212. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10886-005-0984-2>.
- Malik, A. 2004. Metal bioremediation through growing cells. *Environment International*, 30(2), pp. 261–278. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envint.2003.08.001>.
- Pedersen, A., Kraemer, G., Yarish, C. 2008. Seaweed of the littoral zone at Cove Island in Long Island Sound: Annual variation and impact of environmental factors. *Nineteenth International Seaweed Symposium*, eds.: M. A. Borowitzka et al. Dordrecht, 2, pp. 49–432. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9619-8_51.
- Roleda, M. Y., Hurd, C. L. 2019. Seaweed nutrient physiology: Application of concepts to aquaculture and bioremediation. *Phycologia*, 58(5), pp. 552–562. DOI: <https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1622920>.
- Schmid, M., Stengel, D. B. 2015. Intra-thallus differentiation of fatty acid and pigment profiles in some temperate Fucales and Laminariales. *Journal of Phycology*, 51(1), pp. 25–36. DOI: <https://doi.org/10.1111/jpy.12268>.
- Smith, A. J. 2004. Medical and pharmaceutical uses of seaweed natural products. A review. *Journal of Applied Phycology*, 16, pp. 245–262. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:JAPH.0000047783.36600.ef>.
- Wang, S., Loreau, M. 2016. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunity. *Ecology Letters*, 19(5), pp. 510–518. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12582>.
- Wiencke, C., Amsler, C. D. 2012. Seaweeds and their communities in Polar regions. In *Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, eds.: Wiencke C., Bischof K. Berlin, pp. 265–291. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-28451-9_13.
- Wiencke, C., Gomez, I., Dunton, K. 2009. Phenology and seasonal physiological performance of polar seaweeds. *Botanica Marina*, 52(6), pp. 585–592. DOI: <https://doi.org/10.1515/BOT.2009.078>.

Сведения об авторах

Капков Валентин Иванович – Ленинские горы, 1, стр. 12, г. Москва, Россия, 119991; Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, д-р биол. наук, профессор;
e-mail: chelena45@mail.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4976-1324>

Valentin I. Kapkov – 1/12 Leninskiye Gory, Moscow, Russia, 119991; Lomonosov Moscow State University, Dr Sci. (Biology), Professor; e-mail: chelena45@mail.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4976-1324>

Шошина Елена Васильевна – ул. Спортивная, 13, г. Мурманск, Россия, 183010; Мурманский государственный технический университет, д-р биол. наук, профессор;
e-mail: shoshinaev@gmail.com, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5482-4118>

Elena V. Shoshina – 13 Sportivnaya Str., Murmansk, Russia, 183010; Murmansk State Technical University, Dr Sci. (Biology), Professor; e-mail: shoshinaev@gmail.com, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5482-4118>