

Г.М. Воскобойников, М.В. Макаров, С.В. Малавенда,
Д.В. Пуговкин, И.В. Рыжик, М.В. Клиндух, Д.О. Салахов

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

АДАПТАЦИЯ, РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА, РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВОДОРосЛЕЙ-МАКРОФИТОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Аннотация

Представлены результаты альгологических исследований в Мурманском морском биологическом институте за 2015–2019 гг. Анализ экспедиционных сборов выявил 79 видов водорослей-макрофитов, редко встречающихся на побережье Мурмана, из них 10 видов Chlorophyta, 33 – Phaeophyceae, 36 – Rhodophyta. Отмечен резкий рост встречаемости *Ulva lactuca* L. на Мурманском побережье Баренцева моря в 2009–2019 г. в связи с положительными климатическими аномалиями, вызванными увеличением поступления атлантических вод. Впервые показано, что различные морфологические формы бурой водоросли *Fucus distichus*, обитающие на литорали Мурманского побережья Баренцева моря являются генетически однородными. Описана морфология эмбриогенеза, раннего онтогенеза *F. distichus*. Определено, что гидростатическое давление от 4 атм негативно влияет на развитие спор *Alaria esculenta* и *Palmaria palmata* и может определять нижнюю границу произрастания водорослей. Показано, что изменение активности ферментов антиоксидантной системы *P. palmata* (каталазы и супероксиддисмутазы) в зависимости от температуры среды обитания является одним из механизмов адаптации водорослей к произрастанию в приливоотливной зоне и сезонным флуктуациям температуры. Выявлено негативное влияние красной водоросли *P. palmata* на рост *F. distichus*, *F. serratus* и положительное влияние фукусов на рост *P. palmata*. Определено сезонное изменение концентрации четырех витаминов группы В (рибофлавина, пиридоксина, пантотеновой и никотиновой кислот) у *P. palmata*, они принимают участие в спорообразовании и могут выступать как антиоксиданты. У “молодых” многоклеточных спорофитов *Saccharina latissima* отмечено присутствие в клетках развитого фотосинтетического ретикулума и высокого парциального объема митохондрий, энергетических структур, по-видимому, обеспечивающих интенсивный процесс деления клеток на данной стадии онтогенеза. Продемонстрировано участие флоротаннинов в регенерации таллома фукусовых водорослей. Получены оригинальные данные о количественном и качественном составе культивируемых и некультивируемых эпифитных бактерий фукусовых водорослей из чистых и загрязненных нефтепродуктами прибрежных акваторий Баренцева моря. Впервые представлена доказательная база, что природные симбиотические ассоциации морских водорослей-макрофитов и углеводородокисляющих

бактерий способны к сорбции и деструкции нефтепродуктов, что обуславливает их значимую роль в биоремедиации прибрежных акваторий.

Ключевые слова: водоросли-макрофиты Баренцева моря, адаптация, регуляция роста, репродукция, видовое разнообразие, роль в биоремедиации от нефтепродуктов.

**G.M. Voskoboinikov, V.N. Makarov, S.V. Malavenda,
D.V. Pugovkin, I.V. Ryzhik, M.P. Klindukh, D.O. Salakhov**
Murmansk Marine Biology Institute RAS, Murmansk, Russia

ADAPTATION, REGULATION OF GROWTH AND REPRODUCTION AND RATIONAL USE OF ALGAE-MACROPHYTES OF THE BARENTS SEA

Abstract

The results of algological researches of the Murmansk Marine Biological Institute for the period from 2015 till 2019 are presented with the following achievements. Analysis of the expeditionary samples revealed 79 species of algae macrophyte, rarely found at the Murman coast, among them 10 species were Chlorophyta, 33 – Phaeophyceae, 36 – Rhodophyta. A significant increase of the occurrence (presence) of *Ulva lactuca* L. at the Murmansk coast of the Barents Sea in 2009–2019 was noted, due to positive climatic anomalies caused by an increase of the influx of the Atlantic waters. It has been shown for the first time that the various morphological forms of the brown alga *Fucus distichus* lived on the littoral of the Murmansk coast of the Barents Sea are genetically homogeneous. The morphology of embryogenesis, early ontogenesis of *F. distichus* is described. It was determined that hydrostatic pressure (from 4 atm) negatively affects the development of spores of *Alaria esculenta* and *Palmaria palmata*, and can determine the lower boundary of algae growth. It was shown that a change in the activity of enzymes of the antioxidant system *P. palmata*: (catalase and superoxide dismutase) depending on the temperature of the environment) is one of the mechanisms of adaptation of algae to growth in the tidal zone and seasonal temperature fluctuations. There were revealed the negative effect of the red algae *P. palmata* on the growth of *F. distichus*, *F. serratus* and the positive effect of *Fucus* on the growth of *P. palmata*. A change in the seasonal concentration of 4 B vitamins was determined (riboflavin, pantothenic acid, nicotinic acid and pyridoxine) of *P. palmata*. Isolated vitamins take part in spore formation and can act as antioxidants. An electron microscopic analysis of the “young” multicellular sporophytes of *Saccharina latissima* revealed the presence in cells of a developed photosynthetic reticulum, and a high partial mass of mitochondria, energy structures that apparently provide an intensive process of cell division at this stage of ontogenesis. The participation of florotannins in the regeneration of thallus of *Fucus* algae was demonstrated. The data on the quantitative and qualitative composition of cultivated and uncultivated epiphytic bacteria of *Fucus* algae from clean and oil polluted areas of coastal waters of the Barents Sea have been obtained. For the first time, the evidence base presents

that morphologically and systematically various macrophyte algae, differing in structure and systematic affiliation, possess in their ability to form a symbiotic association with hydrocarbon-oxidizing bacteria, they show a pronounced ability to sorb and to destruct the oil products, which determines their significant role in bioremediation of coastal waters.

Keywords: algae macrophytes of the Barents Sea, adaptation, regulation of growth, reproduction, variation of species, role of bioremediation from oil products.

Введение. Начало систематическим круглогодичным исследованиям, в том числе экспериментальным, водорослей-макрофитов Баренцева моря было положено Зоей Петровной Тиховской, которая приехала работать на морскую биологическую станцию (МБС) в пос. Дальние Зеленцы в 1937 г., а в 1938 г. возглавила на биостанции первую лабораторию альгологии. Работы Зои Петровны были посвящены разным аспектам биологии водорослей: видовому составу, сезонным циклам развития фукоидов, анализу продуктивности бурых литоральных и сублиторальных водорослей на Восточном Мурмане. Уже в 1940 г. в журнале “Доклады АН СССР” вышла статья З.П. Тиховской “Сезонные изменения продуктивности и фотосинтеза *Laminaria saccharina* в губе Дальне-Зеленецкой Баренцева моря”, а всего по материалам исследований, выполненных на МБС, она опубликовала 10 научных работ.

За почти 85-летнюю историю МБС, в дальнейшем преобразованную в Институт, лаборатория альгологии прошла несколько реорганизаций: от создания до роспуска и нового становления. За этот период менялись сотрудники, направления и даже названия объектов исследования. Достаточно сказать, что один из основных объектов исследования, еще со времен З.П. Тиховской, – *L. saccharina* (ламинария сахаристая), около 10 лет назад был переименован в *Saccharina latissima* (сахарина большая).

Разнообразие методических подходов, используемых в работе сотрудниками лаборатории, позволяет проводить натурные и экспериментальные наблюдения в широком диапазоне: от флористических наблюдений на побережье Баренцева моря до биохимических, физиологических и электронно-микроскопических, молекулярно-генетических исследований водорослей, направленных на понимание механизмов раннего развития, старения, адаптации водорослей-макрофитов к факторам внешней среды, видового разнообразия и запасов, рационального использования. Большая часть экспериментальных работ проводится в Мурманске, где имеется необходимое оборудование для имитации природных условий. Ежегодно в начале июля (время открытия дороги в пос. Дальние Зеленцы) коллектив лаборатории отправляется в губы Зеленецкая, Ярнышная и близлежащие, где проводятся натурные сборы, опыты на литорали, сублиторали и на искусственной водорослевой плантации. В статье приведена лишь небольшая часть результатов по выяснению механизмов

адаптации, регуляции роста, размножения и рационального использования водорослей-макрофитов арктических морей.

Биоразнообразие водорослей-макрофитов Баренцева моря. Редко встречающиеся виды макроводорослей Восточного Мурмана. Необходимость анализа встречаемости водорослей-макрофитов Восточного Мурмана объективно назрела. Развитие молекулярно-генетических методов в систематике вызвал пересмотр статуса многих видов, семейств и порядков. С использованием новых подходов в систематике водорослей и флористических находок последних лет были составлены списки видов (Малавенда и др., 2017; Евсеева, 2018).

Флористические сборы были выполнены в губах Териберская, Зеленецкая (Дальнезеленецкая), Ярнышная, Шельпинская, Ивановская, Дроздовка в 2000–2016 гг. Результаты работ вошли в электронную базу данных “Современное биоразнообразие” (ММБИ), а также в книгу “Растения и лишайники Мурманского побережья Баренцева моря (полевой атлас)” (Петрозаводск, 2016). С учетом экспедиционных сборов 2017–2018 гг. составлен список из 79 видов водорослей-макрофитов, редко встречающихся на побережье Мурмана.

Оценка встречаемости видов в сублиторальных фитоценозах губы Зеленецкая выполнена с помощью водолазного оборудования (31 станция, по 3 пробы). Для анализа встречаемости видов в литоральных сообществах Восточного Мурмана были использованы данные по видовой структуре района губ Ярнышная и Шельпинская (15 станций). Вид встречался редко, если он отмечался менее чем в трех заливах Восточного Мурмана (менее 10 %).

В сублиторали губы Зеленецкая (наиболее изученного района) видов, отмеченных единично 17 (3 %), дважды – 8 (7 %), повсеместно – нет. Встречаемость 93 % у двух видов, доминирующих в сублиторальных сообществах по массе – *Saccharina latissima* и *Alaria esculenta*. На литорали у 30 из 70 видов встречаемость менее 10 %. *Fucus vesiculosus*, *Palmaria palmata*, *Devaleraea ramentacea* не всегда доминируют по массе, но распространены во всех литоральных фитоценозах – 100 %. Встречаемость *Elachista fucicola*, *Fucus distichus*, *Pylaiella littoralis* – 93 %.

Сравнительный анализ данных показал, что редко встречаются в сообществах фитобентоса 79 видов водорослей: 10 – Chlorophyta, 33 – Phaeophyceae, 36 – Rhodophyta.

Поскольку большинство из этих видов имеют очень небольшие размеры (не более нескольких миллиметров), то возможно имеет место слабая изученность некоторых экологических групп, в частности корковых эпифитов и эндофитов фукусовых и ламинариевых, или эпифитов акросифониевых.

Морфологическое разнообразие *Fucus distichus*. Нами впервые показано, что различные морфологические формы бурой водоросли *F. distichus*, обитающие на литорали Мурманского побережья Баренцева моря, являются генетически однородными.

Для анализа генетической закрепленности морфологических признаков фукусовых водорослей Баренцева моря из различных участков литорали (рис. 1) отбирались растения предположительно *F. distichus* различных морфологических форм.

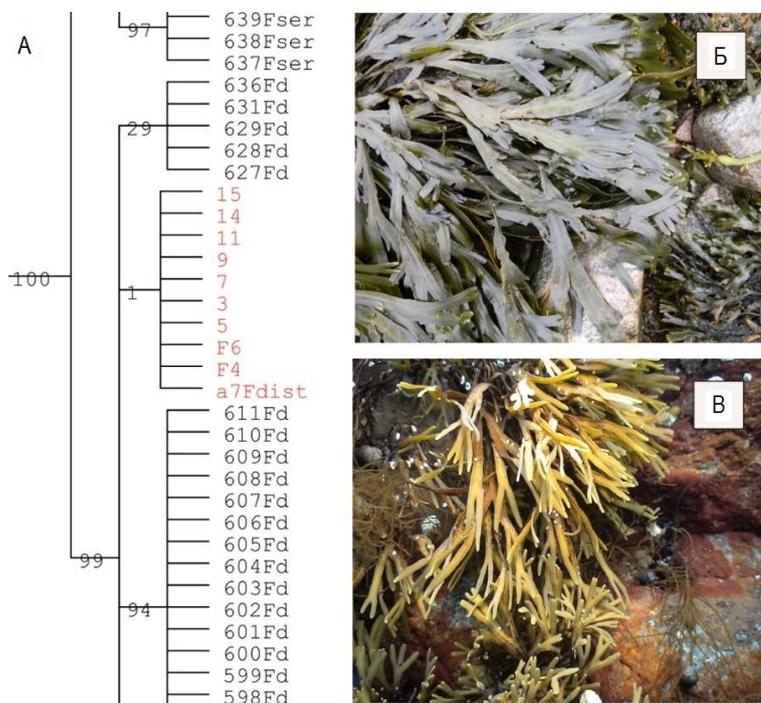


Рис. 1. Участок дендрограммы результатов генетического анализа *F. distichus* (A; красный шрифт – баренцевоморские образцы водорослей, черный шрифт – канадские) и внешний вид растений из среднего горизонта литорали (Б) и литоральных ванн (В)

Fig. 1. The part of the dendrogram of the results of genetic analysis of *F. distichus* (A; red font – samples of algae of the Barents Sea, black font – the canadian samples), the appearance of plants of the upper horizon of littoral (B) and of the littoral baths (B)

Для исследования применялись генетические методы связывания ближайших соседей (NJ – Neighbour-joining) и максимальной экономии (MP – Maximum parsimony).

При сравнении полученных результатов с генетической картой фукусовых водорослей побережья Канады (Kucera, Saunders, 2008) было установлено, что собранные нами образцы относятся к *F. distichus* L. Они выделяются в субклад баренцевоморских растений соответствующего вида и отличаются от водорослей побережья Канады, что связано со значительной географической разобщенностью популяций (рис. 1).

Исследование показало, что морфологические формы *F. distichus* из Баренцева моря имеют незначительные генетические различия (0.02 %): в локусе ITS1 происходит замена одного нуклеотида. Также они

различаются по интенсивности фотосинтеза. Однако содержание фотосинтетических пигментов, растворимых полифенолов и сухого вещества у данных форм одинаково.

***Ulva lactuca* на Мурманском побережье Баренцева моря.** *Ulva lactuca* L. (1753) (Ulvaceae, Chlorophyta) широко распространена в Мировом океане. В полярных областях сообщается лишь о единичных находках.

Нами водоросль была отмечена в губе Зеленецкая (рис. 2). Видовая идентификация выполнена по описанию К.Л. Виноградовой (1974). Материал хранится в гербарии ММБИ РАН (г. Мурманск). Один из образцов был инсерирован в гербарий БИН РАН.

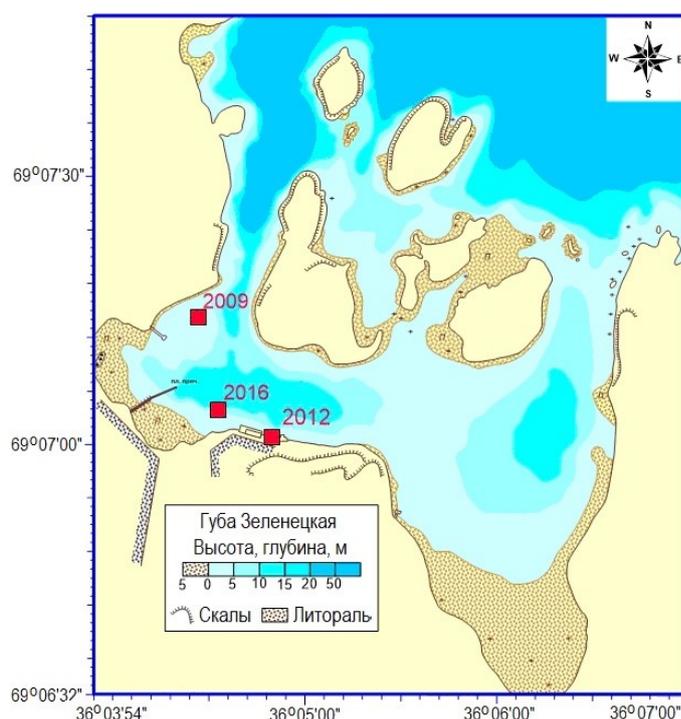


Рис. 2. Места произрастания *U. lactuca* в губе Зеленецкая Баренцева моря
Fig. 2. The places of growth of *U. lactuca* in the Zelenetskaya Bay of the Barents Sea

Талломы *U. lactuca* были определены по следующим признакам: пластина цельная, ярко зеленая, прикрепляется небольшой ризоидальной частью (нет стебельков и мешковидного основания). Слоевище двухслойное, хлоропласты пластинчатые, центрального или субцентрального расположения в клетке (рис. 3).

В губе Зеленецкая *U. lactuca* была отмечена нами в разные годы и в различных условиях произрастания:

2009 г. – в sublиторали на глубине около 1 м в сообществе *Saccharina latissima* в западной части губы на песчано-валунных грунтах;

2012 г. – один таллом на литорали защищенной части губы на песке в сообществе *F. distichus* и *F. vesiculosus*;

2016 г. – на канатах опытной плантации *S. latissima*;

2017 г. – массово на опытной плантации и на валунной литорали, защищенной от прибоя. Впервые отмечено спороношение.

Единичные талломы водорослей были отмечены на защищенной от прибоя литорали губ Зеленецкая, Териберская, Порчниха и в южном колене Кольского залива в 2018–2019 гг.



Рис. 3. Внешний вид (А) и срез (Б) слоевища *U. lactuca* из губы Зеленецкая, июль 2016 г.

Fig. 3. The appearance of thallus (A) and thallus slice (B) of *U. lactuca*, the Zelenetskaya Bay, July, 2016

Достоверно установлено, что вид присутствует в Баренцевом море (в виде единичных экземпляров на Мурмане, Новой Земле и Шпицбергене). Можно предположить, что его распространение сильно

зависит от температуры и описанные нами находки обусловлены сравнительно теплым периодом. С 2009 года средняя температура воды в июле в прибрежных районах превышает 7 °С, а в январе стабильно выше 0 °С. Способность к вегетативному размножению в экстремальных условиях среды и длительная, до нескольких месяцев, жизнеспособность зигот делают возможным расселение вида на большие расстояния (Виноградова, 1947). Вполне вероятно, что на Мурман *U. lactuca* заносится течениями с побережья Скандинавского полуострова и в более теплые периоды прорастает и развивается.

Морфофизиология водорослей-макрофитов. Изучение морфологии и физиологии водорослей-макрофитов продолжаются более двух веков, однако многие этапы их жизни остаются неизвестными. В большой мере это относится к репродукции и раннему развитию даже массовых видов. Между тем ранние стадии онтогенеза во многом определяют существование отдельных особей, образование зарослей. Не менее важными являются процессы взаимовлияния между водорослями различных видов.

Заросли фукусовых водорослей играют важную роль в формировании и функционировании литоральных сообществ, являются местом обитания, размножения для многих гидробионтов северных морей. Как было показано, именно на ранних стадиях онтогенеза фукусовые водоросли наиболее чувствительны к альтерирующим воздействиям (Кузнецов, 1962; Петров 1977; Толстикова, 1980; Климова, Кашутин, 2016). Однако в работах по размножению, биологии раннего развития фукусовых водорослей морфологические аспекты данных процессов у этой группы в условиях арктических морей практически не исследовались.

Изучение эмбриогенеза, раннего онтогенеза *F. distichus*, одного из доминантных видов водорослей Баренцева моря, может внести вклад в понимание аналогичных процессов у представителей родственных родов *Sargassum* и *Cystoseira* из других регионов.

Изучение зрелых концептакулов *F. distichus* показало, что их размеры варьируют от 150 до 550 мкм в диаметре (рис. 4).

Массовое созревание концептакулов у фукуса на восточном побережье Баренцева моря наступает в конце июля–начале августа (рис. 4), когда на поверхности рецептакулов становятся хорошо заметны бугорки красно-коричневого цвета – наружная часть концептакулов. На этой стадии возможно определить половые продукты (оогонии) в скафидиях (рис. 5А). Помимо половых продуктов в скафидиях располагаются в больших количествах парафизы (рис. 5Б), улучшающие ассимиляцию питательных веществ из окружающей среды (Тараховская, Маслов, 2008).

Оогонии расположены на выстилающем слое скафидия, который и дает их начало. Количество яйцеклеток в оогонии стабильно для видов рода *Fucus* – 8. У изученных образцов фукуса хорошо различима

слизистая оболочка, защищающая внутреннее содержимое. Зрелые оогонии достигают 70–110 мкм. Вышедшие после этапа стимулирования из оогониев яйцеклетки имели шарообразную форму с неоднородным внутренним содержимым (рис. 6). Размеры яйцеклеток варьировали от 30 до 65 мкм.

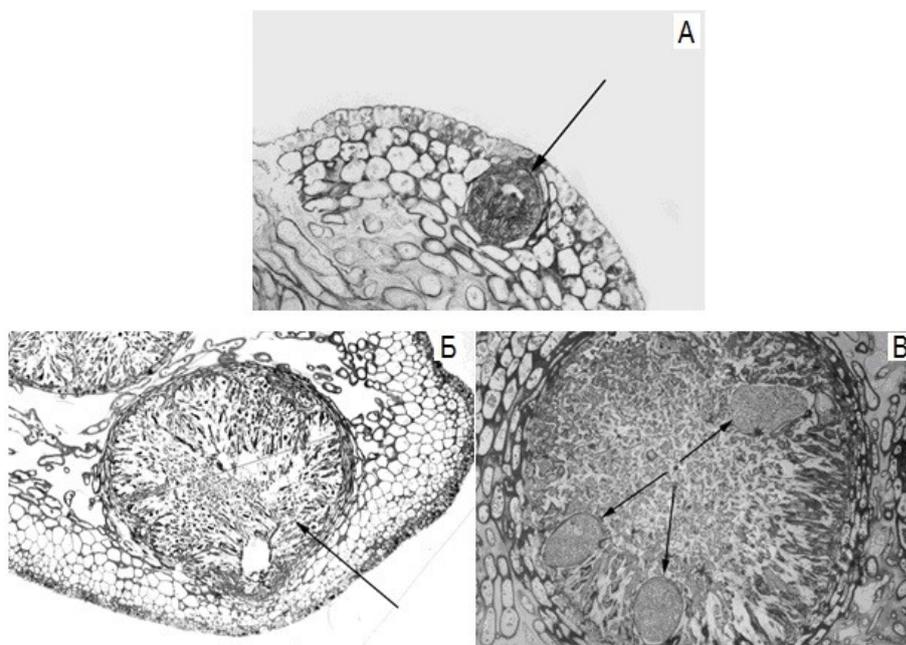


Рис. 4. Строение концептакулов бурой водоросли *F. distichus*:

А – закладка концептакула (ув. 175); Б – развивающийся концептакул (ув. 280); В – развивающийся концептакул с женскими гаметами (ув. 280). Стрелки указывают на оогонии

Fig. 4. The structure of conceptacles of the brown algae *F. distichus*:

А – the laydown of conceptacle (175x); Б – the growing conceptacle (280x); В – the growing conceptacle with the female gametangia (280x). The oogonia is marked with the arrow

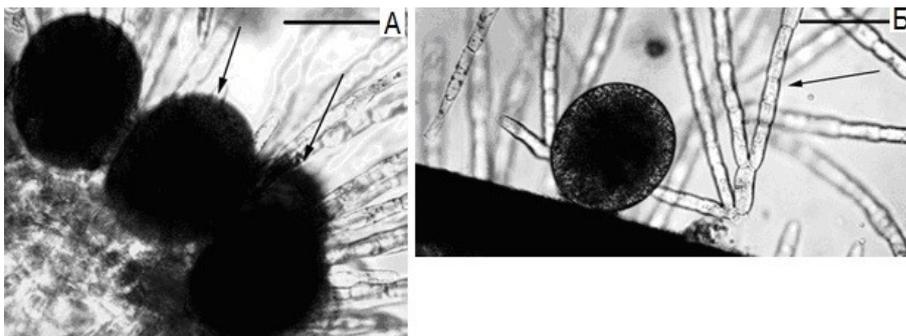


Рис. 5. Гаметангии *F. distichus* (ув. 700): А – незрелые оогонии, обозначены стрелками; Б – зрелый оогоний с яйцеклетками, обозначены стрелкой вокруг парафизы

Fig. 5. The gametangia of *F. distichus* (700x): А – immature oogonia are marked with the arrows; Б – mature oogonium with the ovum, the paraphyses are marked with the arrow

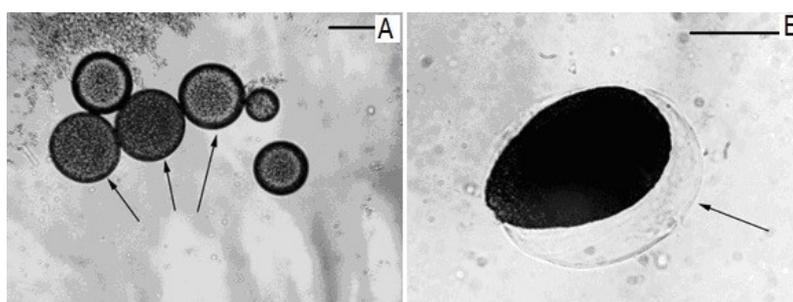


Рис. 6. Яйцеклетки *F. distichus* (ув. 700): А – вышедшие из концептакула; Б – слизистая оболочка яйцеклетки, обозначена стрелкой

Fig. 6. The ovum of *F. distichus* (700x): А – the oocytes releasing from the conceptacle; Б – the ovarian mucosa is marked with the arrow

Антерозоиды располагались в антеридиях в виде скоплений в слизистых пакетах. Их выход в морскую воду на субстрат был более активен, чем у яйцеклеток, и сопровождался массовым и интенсивным разрывом слизистых пакетов с быстрым выходом гамет.

Процесс выхода гамет из концептакулов длился в течение 1–2 сут. с момента стимулирования и добавления к рецептакулам морской воды.

В течение последующего наблюдения (2 мес.) нами были зафиксированы все выявленные у других видов фукусов основные морфологические стадии раннего развития: оплодотворение и формирование эмбриона, дифференцировка на ризоидальную и талломическую части, формирование проростков и прикрепление к субстрату (Fritsch, 1948; Kropf, 1992; Кузнецов, Шошина, 2003). Однако необходимо отметить, что начальный этап поляризации зиготы пока зафиксировать не удалось.

В течение недели зигота прошла серию делений и состояла из 9 клеток (от 60 до 100 мкм). Более светлая вытянутая часть проростка содержала клетки ризоидальной части, более темная – талломической (рис. 7).

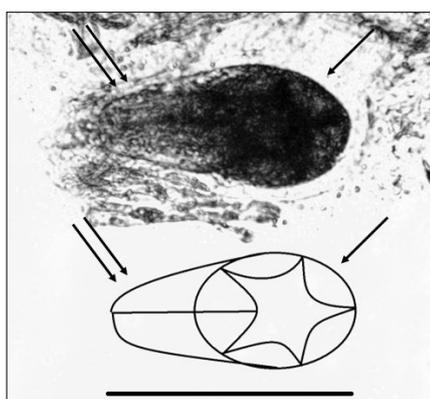


Рис. 7. Дифференцировка эмбриона *F. distichus* (ув. 700). Одной стрелкой обозначена талломическая часть, двумя – ризоидальная

Fig. 7. The embryo differentiation of *F. distichus* (700x). The thallic part is marked with one arrow, the rhizoidal part – with two arrows

В течение 1 мес. талломическая часть увеличилась до 200–250 мкм в длину (рис. 8А). Как и у *F. evanescens* (Климова, Кашутин, 2016), на этой стадии появлялись гиалиновые волоски (рис. 8Б), которые продолжали расти. К концу 2-го мес. наблюдений проростки стали визуально различимы и достигли размеров 2–3 мм (рис. 8В).

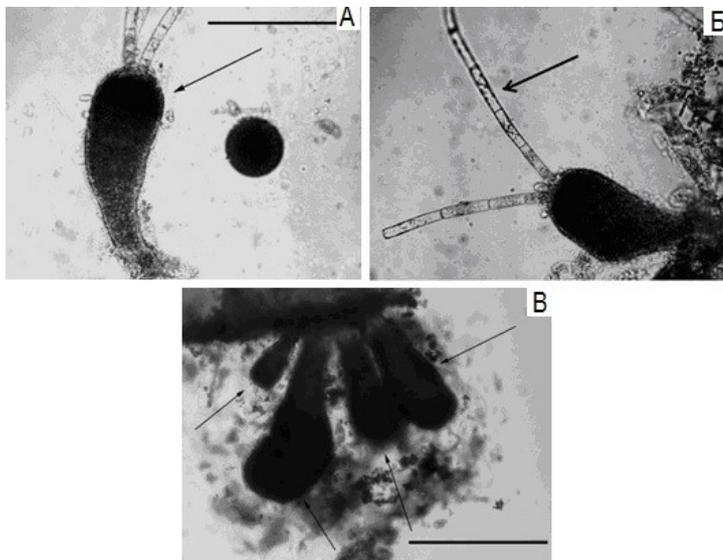


Рис. 8. Развитие талломической и ризоидальной частей проростка *F. distichus* (ув. 700):

А – талломическая часть, обозначена стрелкой; Б – гиалиновый волосок, обозначен стрелкой; В – проростки на 60 сут., обозначены стрелками

Fig. 8. The growth of the thallic and rhizoid parts of the *F. distichus* seedling (700x):

А – thallic part, marked with the arrow; Б – hyaline part, marked with the arrow; В – seedlings on day 60, marked with the arrows

Необходимо отметить, что развитие проростков шло более интенсивно, чем у фукусовых водорослей из других регионов (Kropf, 1992; Pavia, Toth, 2000). Ранее нами показано, что подготовка у *F. distichus* в Баренцевом море к генеративному этапу жизненного цикла начинается в период полярной ночи. Наши результаты находятся в несоответствии с данными, представленными В.В. Кузнецовым (1960) об образовании рецептакул у баренцевоморского *F. distichus* в августе–октябре сразу после выхода половых продуктов в окружающую среду (Кузнецов, Шошина, 2003). По-видимому, для перехода растения к новому генеративному этапу требуется определенный временной период для накопления запасных веществ. Именно это и происходит в сентябре–ноябре, а уже закладка концептакулов с гаметаангиями наблюдается в течение декабря–марта. Далее, в апреле–июне, осуществляется созревание концептакулов с гаметаангиями.

Семь дальнейших основных стадий раннего развития *F. distichus* (описанные выше) от оплодотворения и формирования эмбриона до начала дифференцировки, формирования проростков и прикрепления

к субстрату проходят в условиях арктического лета достаточно быстро, в течение 2 мес. Возможно, такое быстрое развитие проростков у данного вида фукуса на литорали Баренцева моря связано с приспособленностью вида к короткому арктическому лету.

Рассмотрим более подробно сезонные изменения физиологического состояния водорослей на примере *Palmaria palmata* L. Мурманского побережья (рис. 9).

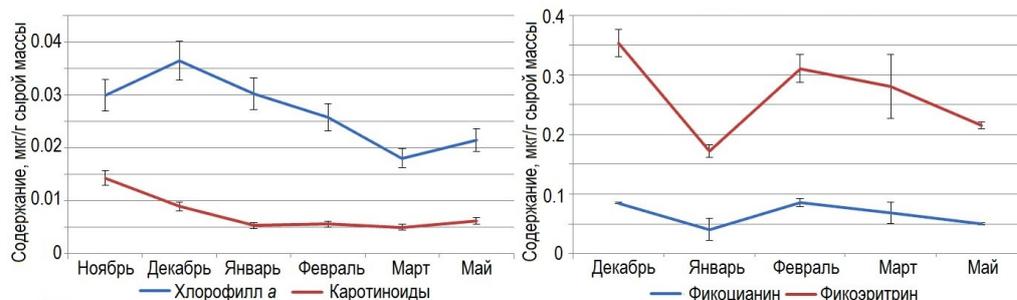


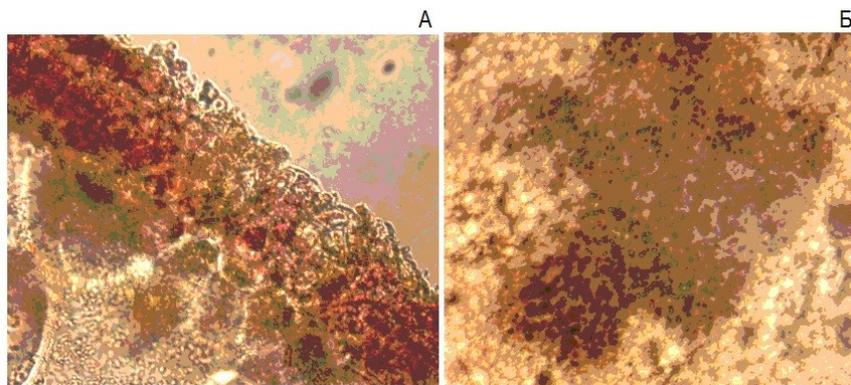
Рис. 9. Содержание фотосинтетических пигментов у *P. palmata* в зимне-весенний период

Fig. 9. The content of photosynthetic pigments of *P. palmata* in winter-spring period

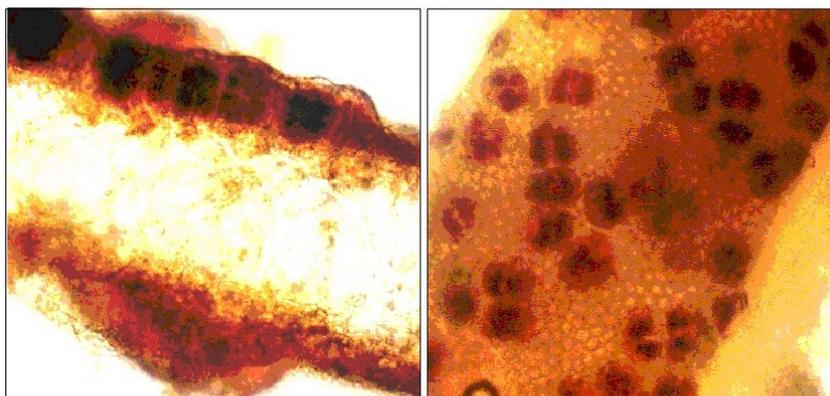
В зимний период у водорослей *P. palmata* происходит снижение активности физиологических процессов, а также наблюдаются количественные изменения сухого вещества. Содержание пигментов (хлорофилла *a*, каротиноидов) максимально в зимний период, к лету отмечается снижение. Концентрация фикобилиновых пигментов снижается в январе (зимний период), что может быть связано с особенностями репродуктивного цикла – массовым созреванием и выходом тетраспор. Практически все исследованные экземпляры пальмарии “заражены” эндофитами.

Период размножения *P. palmata* приходится на полярную ночь, когда уровень фотосинтетической активной и ультрафиолетовой радиации минимален. Тетраспорангии, в которых формируются и созревают тетраспоры, образуются интеркалярно в коровом слое *P. palmata*. Массовый выход тетраспор происходит в январе, молодые проростки появляются в марте (рис. 10).

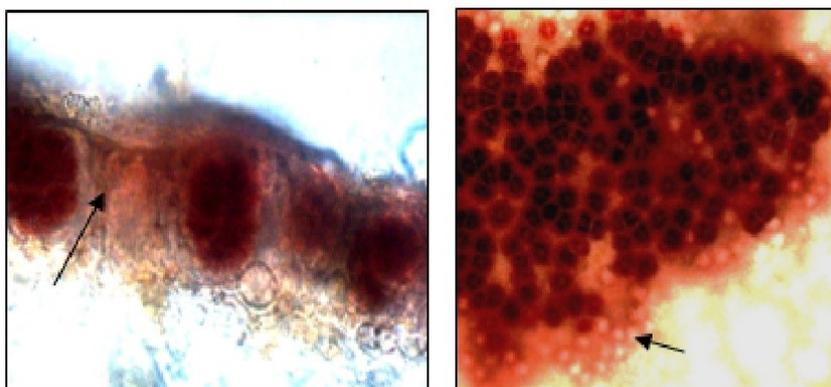
Нами была исследована возможная роль гидростатического давления в определении нижней границы произрастания ряда доминантных видов литорали и sublиторали Баренцева моря. Ранее было показано (Макаров, 2011), что определенный уровень гидростатического давления значительно тормозит или останавливает развитие спор у некоторых представителей макрофитобентоса Баренцева моря. У *Saccharina latissima* наиболее чувствительными являются прикрепившиеся к субстрату прорастающие споры. Давление в 3 атм, что соответствует давлению на глубине 30 м, значительно тормозит или нарушает их развитие, вместе с тем на характер движения и скорость оседания зооспор давление не оказывает влияния.



Этап 1. Формирование тетраспорангиев (ноябрь–декабрь)



Этап 2. Созревание тетраспорангиев (декабрь–январь)



Этап 3. Выход тетраспор из тетраспорангиев (январь)

Рис. 10. Этапы и время формирования спорогенной ткани *P. palmata*:
 А – поперечный срез (ув. 400); Б – вид с поверхности (ув. 25). Стрелка указывает на пустой тетраспорангий после выхода тетраспоры
 Fig. 10. The stages and time of sporogenous tissue formation of *P. palmata*:
 А – cross section (400x); Б – view from the surface (25x). The arrow points to an empty tetrasporangium after the tetraspore releases

Для красной водоросли *P. palmata* показано, что гидростатическое давление 4 атм и выше останавливает развитие тетраспор в гаметофиты (рис. 11), что может являться одной из причин произрастания данного вида водорослей только в литоральной и верхней сублиторальной зонах арктических морей.



Рис. 11. Развитие спор *P. palmata* под влиянием гидростатического давления
 Fig. 11. The development of *P. palmata* spores under the influence of hydrostatic pressure

Более того, в отличие от бурых водорослей, развитие которых только тормозилось, у 20 % тетраспор *P. palmata* через 15 сут. эксперимента развития не наблюдалось. Для остальных тетраспор зафиксирована гибель и разрушение клеточной оболочки. В контрольном варианте за этот же период времени тетраспоры прорастали и образовывали женские гаметофиты с трихогиной и многоклеточные мужские гаметофиты.

Результаты проведенных экспериментов показывают, что гидростатическое давление может оказывать существенное влияние на вертикальное распределение макрофитобентоса в сублиторальной зоне.

Несмотря на обилие информации о биологии ламинариевых водорослей в литературе, морфофункциональные преобразования энергетического аппарата клеток в процессе развития растения остаются малоизученными. К таким “белым пятнам” можно отнести сведения об ультраструктуре хлоропластов и митохондрий в клетках спорогенной ткани, подвижных спорах, у гаметофитов и “молодых” спорофитов ламинарии.

Проведенные светооптические и электронно-микроскопические исследования *S. latissima* показали, что формирование зооспор в спорогенной ткани происходит несинхронно. В одних участках спорангия можно наблюдать уже сформировавшиеся споры, в то время как в других формирование спор только началось (рис. 12). Различаются по степени организации и споры в соседних спорангиях.

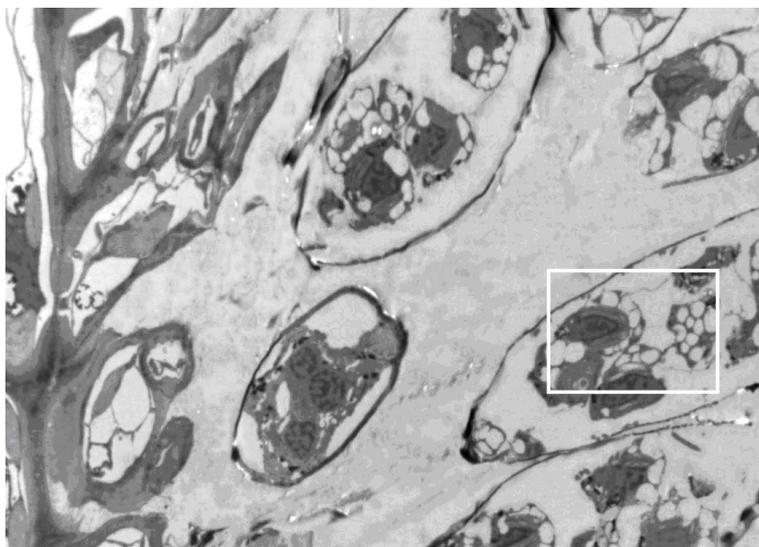


Рис. 13. Формирование спор в спорогенной ткани *S. latissima* (делящиеся споры в спорангии)

Fig. 13. The formation of spores in the sporogenous tissue of *S. latissima* (segmentation of spores in sporangia)

При спорообразовании можно наблюдать и процесс деления хлоропластов (Хл). В подвижных зооспорах процесс формирования Хл продолжается. В эмбриоспорах, которые продолжают развитие, пластиды сформированы. Они имеют больший по сравнению с предыдущими стадиями развития спор парциальный объем в клетке. Однако внутренняя структура хлоропластов продолжает формироваться.

В клетках спорогенной ткани наблюдаются делящиеся митохондрии (Мтх), имеющие, как и Мтх клеток вегетативной ткани, трубчатые кристы по 2–3 на срезе Мтх. Вышедшие в окружающую среду и ставшие подвижными зооспоры характеризуются развитым митохондриальным аппаратом, до 4–5 на срезе клетки.

Митохондрии локализованы преимущественно пристенно. Подобная локализация отмечалась у целого ряда одноклеточных животных объектов и обычно связывалась с усилением дыхания. В зооспорах выявляются Мтх с пластинчатыми и трубчатыми кристами (6–8 на срезе Мтх), что, по-видимому, связано с повышением энергетической активности хондриома в период, когда основная функция спор направлена на движение и поиск

При совместном содержании у *F. distichus*, *F. serratus* и *P. palmata* увеличивалось содержание хлорофиллов, а у *F. vesiculosus* – нет. Рост массы *P. palmata* в присутствии *F. distichus* и *F. serratus* ускорялся, влияния *P. palmata* на ростовые процессы *F. distichus* не выявлено, а у *F. serratus* в присутствии *P. palmata* рост замедлялся. На литорали при удалении *P. palmata* биомасса *F. vesiculosus* достоверно не изменялась. При удалении *F. vesiculosus* биомасса *P. palmata* также достоверно не изменялась.

Выявлена сложная картина межвидовых взаимодействий. Влияния *F. distichus* и *P. palmata* на *F. vesiculosus* не выявлено, но *F. vesiculosus*, *F. distichus* и *F. serratus* благоприятно влияют на рост *P. palmata*. Не влияет на рост и содержание пигментов у *F. distichus* *P. palmata*, но негативно она влияет на *F. serratus*.

Таким образом, выявлено негативное влияние красной водоросли *P. palmata* на рост *F. distichus*, *F. serratus* и положительное влияние фукусов на рост *P. palmata*.

Впервые нами показана зависимость активности ферментов антиоксидантной системы *P. palmata*: каталазы и супероксиддисмутазы от температуры среды обитания (рис. 15).

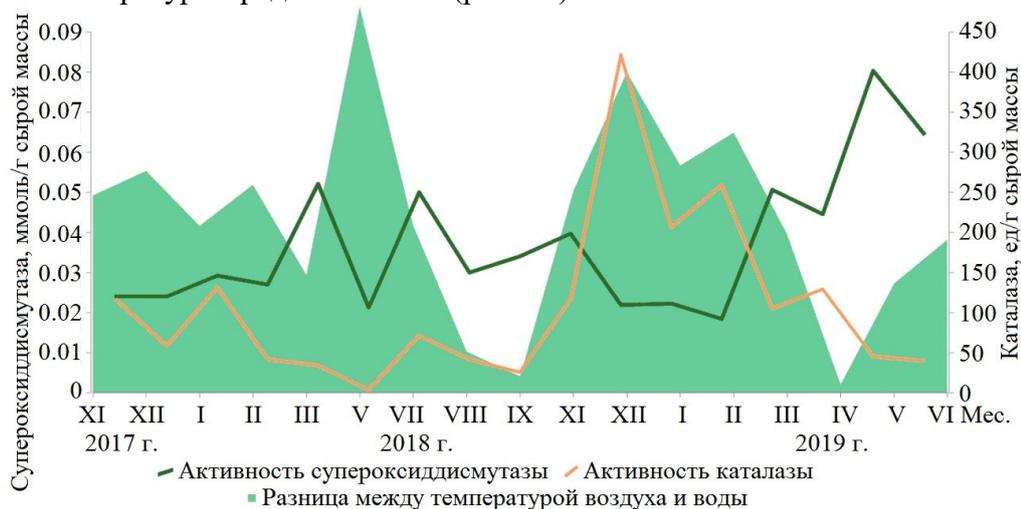


Рис. 15. Сезонное изменение активности ферментов антиоксидантной системы *P. palmata* L. на Мурманском побережье в зависимости от температуры среды обитания (воздуха и воды)

Fig. 15. The seasonal change of the activity of enzymes of antioxidant system of *P. palmata* L. on the Murmansk coast depending on the temperature of the habitat (the air and the water)

Фермент супероксиддисмутаза имеет два периода увеличения активности – весенний и летний. Активность данного фермента зависит от температуры воды (зависимость прямая, коэффициент корреляции – 0.82) и от разницы температуры воды и воздуха (показана умеренная прямая зависимость, коэффициент корреляции – 0.64). Активность каталазы

максимальна в зимний период, а в летний – минимальна. На активность каталазы оказывала влияние разница между температурой воды и воздуха, отмечаемая в период отлива – зависимость прямая (коэффициент корреляции между этими признаками – 0.95). Изменение активности данных ферментов является одним из механизмов адаптации водорослей к обитанию в приливоотливной зоне и сезонным флуктуациям температуры.

В зимне-весенний период у *P. palmata* присутствуют четыре витамина группы В: рибофлавин, пантотеновая кислота, никотиновая кислота и пиридоксин, концентрация которых не постоянна (табл. 1). Выделенные витамины принимают участие в спорообразовании и могут выступать как антиоксиданты. Аскорбиновая кислота в зимний период содержится в высоких концентрациях, для нее характерен светозависимый характер накопления – с усилением интенсивности освещения концентрация увеличивается. Витамины необходимы для функционирования организма, их синтез определяется стадией жизненного цикла и интенсивностью воздействия ряда факторов внешней среды (например, интенсивность освещения и температура).

Т а б л и ц а 1

Содержание витаминов в талломах *P. palmata*, мкг/г сухой массы

T a b l e 1

The content of vitamins in thalli of *P. palmata*, mkg/g of dry weight

Витамин	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март
Рибофлавин (В ₂)	18.34	13.79	6.55	16.06	–
Пантотеновая кислота (В ₃)	–	–	–	70.38	–
Никотиновая кислота (В ₅)	13.37	18.69	16.82	18.80	32.28
Пиридоксин (В ₆)	6.07	9.04	9.56	7.43	51.01
Аскорбиновая кислота	234.38	215.98	266.47	406.19	282.01

Изучена роль флоротаннинов в процессах регенерации таллома фукусовых водорослей. В лабораторных условиях регенерация поврежденной поверхности у фукуса пузырчатого происходит в течение месяца. Непосредственное участие в процессах регенерации принимают флоротаннины, которые накапливаются в ответ на повреждение таллома. Их содержание увеличивается в 2 раза по сравнению с концентрацией флоротаннинов у неповрежденных растений. О возможной роли флоротаннинов в процессах регенерации было показано ранее в нескольких работах (Pavia, Toth, 2000; Lüder, Clayton, 2004).

В процессе регенерации раневой поверхности можно выделить несколько этапов: образование и выделение на поврежденную поверхность веществ, возможно, полисахаридной природы. Второй этап – накопление физодов в клетках, прилегающих к месту ранения, третий этап – изменение структуры клеток и формирование так называемого каллуса (рис. 16).

Анализ фотографий, сделанных с помощью люминесцентной микроскопии, показал, что при формировании новой поверхности происходит увеличение количества физод в клетках в области повреждения. Таким образом, повышение содержания флоротаннинов в клетках опытных растений по сравнению с контрольными образцами (без повреждений), находившихся в тех же условиях, является результатом формирования раневой поверхности, которое происходит за счет накопления флоротаннинов и вовлечения их в процессы регенерации поврежденного участка. Регенерация идет в несколько этапов, особенности которых зависят от строения таллома, типа роста и характера повреждения.

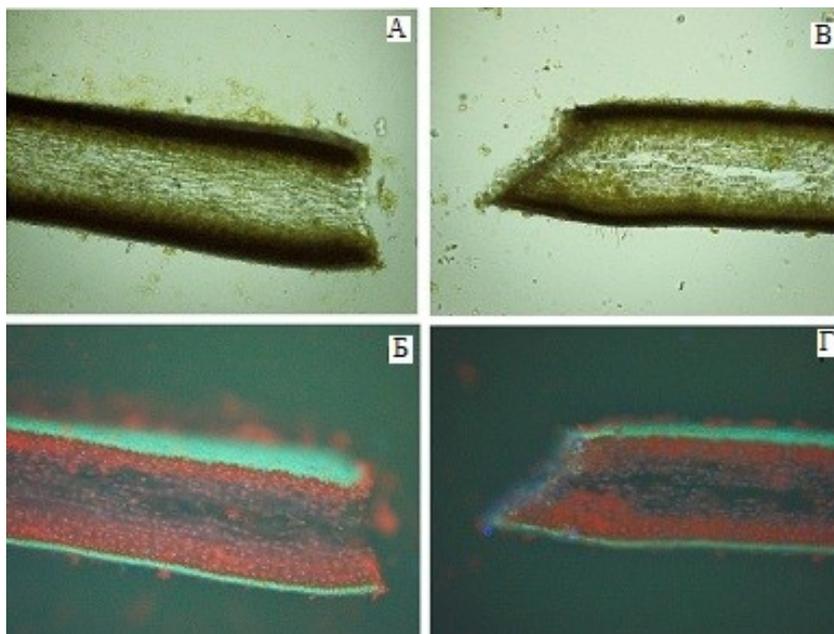


Рис. 16. Этапы регенерации раневой поверхности *F. vesiculosus*:
 А, Б – свежая рана; В, Г – через 15 сут. (Б, Г – люминесцентная микроскопия)
 Fig. 16. The stages of regeneration of wound surface of *F. vesiculosus*:
 А, Б – a new wound; В, Г – after 15 days (Б, Г – luminescent microscopy)

Симбиотическая ассоциация водорослей-макрофитов и углеводородокисляющих бактерий и ее роль в очистке прибрежных акваторий от нефтепродуктов. Получены оригинальные данные о количественном и качественном составе эпифитных бактерий фукусовых водорослей из чистых и загрязненных нефтяными углеводородами прибрежных акваторий Баренцева моря, а также о численности и таксономическом составе культивируемых представителей морских углеводородокисляющих планктонных бактерий, обитающих в этих акваториях.

Известно, что среди культивируемых углеводородокисляющих бактерий наиболее изучены представители родов *Pseudomonas*, *Rhodococcus*, *Bacillus* и некоторые др. (Коронелли, 1996; Ильинский, 2000; Ramasamy

et al., 2014). Нами были выделены и идентифицированы с помощью анализа 16S рРНК доминирующие представители углеводородокисляющих бактерий, которые были отнесены к родам *Pseudomonas* (*Gamma*proteobacteria), *Rhodococcus* (*Actinobacteria*), *Bacillus* (*Firmicutes*), *Ochrobactrum* (*Alphaproteobacteria*). Результаты молекулярно-генетического анализа значительно дополнили данные, полученные с использованием “классических” методов микробиологии. В частности, впервые были показаны существенные различия таксономического состава бактериальных сообществ, обитающих на водорослях *F. vesiculosus* из районов, отличающихся по степени нефтяного загрязнения.

Выполнены количественный и качественный анализы бактерий, обитающих на трех основных частях таллома фукуса. Известно, что выделенные нами три зоны таллома фукуса отличаются по метаболической активности и интенсивности протекающих в них процессов (Особенности ..., 1989; Воскобойников, Камнев, 1991; Рьжик, 2005). Максимальное количество эпифитных бактерий было обнаружено на нижних, наиболее старых участках таллома, а минимальное – на его верхушечной (апикальной) части (рис. 17).

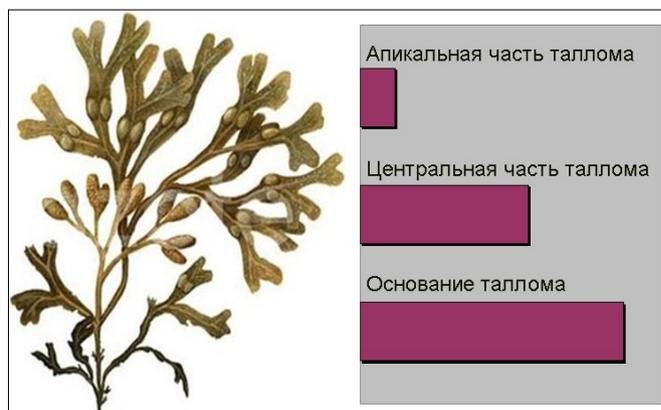


Рис. 17. Обобщенная схема распределения культивируемых эпифитных бактерий по таллому *F. vesiculosus*

Fig. 17. Generalized distribution pattern of cultured epiphytic bacteria on the thalli of *F. vesiculosus*

Объясняется это тем, что именно на молодых участках таллома макрофиты в период роста выделяют бактериостатические или бактерицидные вещества, изменяют pH, и, в результате, создают неблагоприятные условия для прикрепления к их талломам эпифитных организмов (Mikulski, 1982). Несомненное влияние на подобную локализацию эпифитных бактерий оказывает также и структура поверхности таллома: гладкая в апикальной зоне и шероховатая и складчатая в нижней части таллома, что было показано нами с использованием трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии (рис. 18).

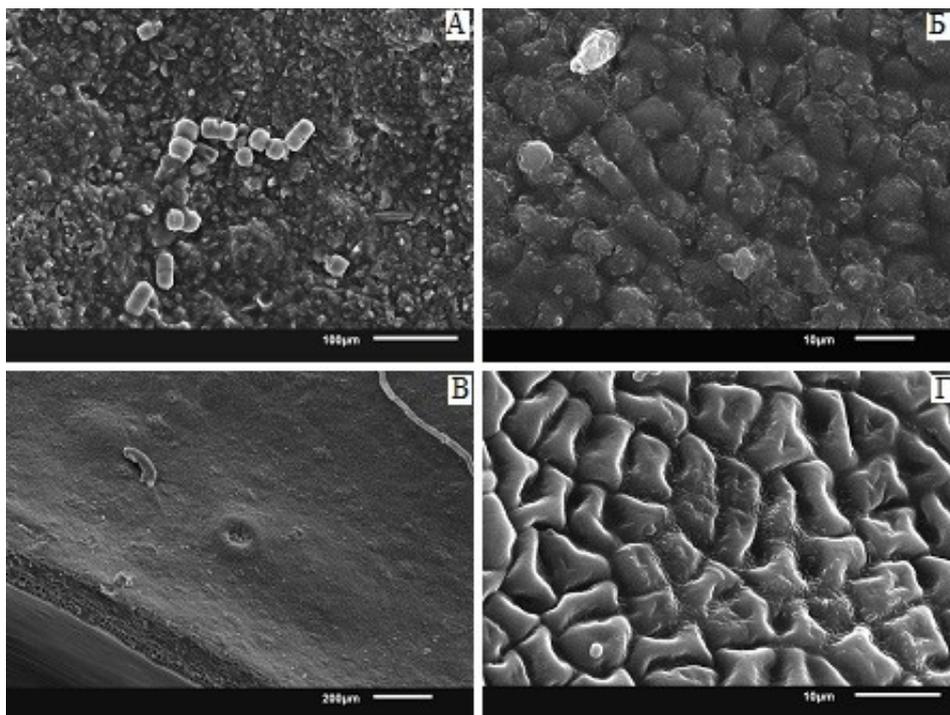


Рис. 18. Электронно-микроскопические фотографии поверхности *F. vesiculosus*: А – ув. 1800, Б – ув. 3500, В – ув. 3000, Г – ув. 12500

Fig. 18. Electron microscopic photographs of the surface of algae *F. vesiculosus*: А – 1800x, Б – 3500x, В – 3000x, Г – 12500x

Бактериально-водорослевая ассоциация обладает более высоким потенциалом деструкции нефтяных углеводородов по сравнению со свободноживущими планктонными формами бактерий. Эпифитные бактерии принимают активное участие в биологической деструкции нефтяных углеводородов (табл. 2), при этом они могут успешно адаптироваться даже к высокому уровню нефтяного загрязнения среды.

Следует заметить, что при сравнении углеводородокисляющей активности эпифитных бактериоценозов фукусов, извлеченных из загрязненной и чистой акваторий, между ними не обнаружено значимой разницы в количествах потребляемых углеводородов дизельного топлива (табл. 2). Это может объясняться высокой адаптивной способностью эпифитных бактериоценозов фукусов из обоих местообитаний к условиям нефтяного загрязнения.

Важную роль в бактериально-водорослевой ассоциации играют также и водоросли. Нами было установлено, что в присутствии фукусовых водорослей разрушение нефтяных углеводородов происходит быстрее, чем в присутствии только эпифитных бактерий без фукусов (рис. 19).

Таблица 2

Деструкция дизельного топлива свободноживущими бактериями и бактериально-водорослевой ассоциацией из чистой и загрязненной нефтяными углеводородами акватории, %

Table 2

Destruction of diesel fuel by free-living bacteria and bacterial-algae association from clean and oil-contaminated water areas, %

Эксперимент	Потребление дизельного топлива
Контроль	18
Эпифитные бактерии из чистой акватории	53
Эпифитные бактерии из загрязненной акватории	57

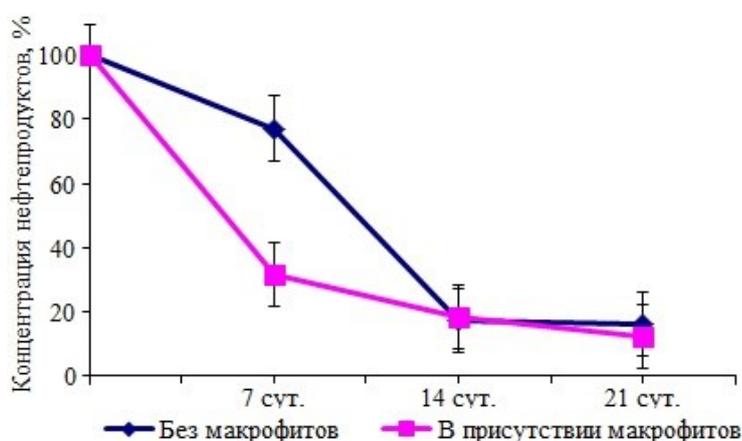


Рис. 19. Эффективность деструкции нефтепродуктов ассоциацией водорослей и бактерий

Fig. 19. The efficiency of destruction of oil products by the association of algae and bacteria

Совместно с коллегами из Арктического университета Норвегии (г. Тромсе) проведен ряд исследований по определению таксономической структуры эпифитных бактериальных сообществ в районах значительно различающихся по степени загрязнения. В составе эпифитных бактериоценозов фукусовых водорослей из разных по степени загрязнения нефтепродуктами акваторий идентифицировано 82 рода бактерий, которые относились к 16 классам и 10 типам, а также 20 неклассифицированных родов. В число 10 идентифицированных типов вошли *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Planctomycetes*, *Proteobacteria*, *Verrucomicrobia*, *Acidobacteria*, *Cyanobacteria*, *Firmicutes*, *Fusobacteria* и представители группы TM7.

Наименьшее разнообразие эпифитного бактериального сообщества обнаружено на фукусах из незагрязненной губы Зеленецкая. Среди них идентифицировано 5 типов, 8 классов и 28 родов, при этом

доминировали представители типов *Proteobacteria* (*Alphaproteobacteria* и *Gammaproteobacteria*) и *Bacteroidetes* (*Sphingobacteria* и *Flavobacteria*). На фукусах из акватории морского порта (г. Мурманск), с самым высоким уровнем нефтяного загрязнения, преобладали бактерии, принадлежащие к типу *Proteobacteria* (> 63 %) с доминированием представителей рода *Acinetobacter* (32 % от состава всего бактериоценоза). На фукусах из умеренно загрязненной нефтепродуктами морской акватории вблизи пос. Абрам-Мыс было обнаружено максимальное количество родов бактерий (66), доминировали также представители типа *Proteobacteria*, среди которых большинство составляли альфапротеобактерии – 35 %.

Мы установили, что эпифитные бактериоценозы способны к утилизации нефтяных углеводородов, успешно выдерживают их высокие концентрации в водной среде и, следовательно, могут вносить значимый вклад в процессы деструкции нефтяных загрязнений в прибрежных морских акваториях полярных и умеренных широт.

В последние годы высказывались предложения о возможности применения водорослей-макрофитов для очистки морских акваторий от нефтепродуктов (Wrabel, Peckol, 2000; Семенов и др., 2014; Пуговкин и др., 2016; Санитарная ..., 2017; Об участии ..., 2016). У макроводорослей, обитателей Баренцева моря, различающихся по строению, систематической принадлежности и глубине обитания (*Phaeophyta* – *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Saccharina latissima*, *Chlorophyta* – *Ulvaria obscura*, *Rhodophyta* – *Palmaria palmata*) выявлена способность к сорбции и деструкции дизельного топлива. В экспериментах по очистке морской воды от нефтепродуктов показано, что уменьшение содержания дизельного топлива в воде шло параллельно с его накоплением и последующей деструкцией в талломах водорослей. В результате проведенного эксперимента и химических анализов была определена массовая доля поглощенных нефтепродуктов у 4 видов фукусовых водорослей за 5 сут. при температуре воды 8–10 °С и содержании нефтепродуктов в воде 6.5 мг/л – 130 ПДК. Данная величина составила в расчете на сухую массу для *F. vesiculosus* 1036 мкг/г, *F. distichus* – 870 мкг/г, *F. serratus* – 641 мкг/г, *A. nodosum* – 236 мкг/г. Сотрудниками лаборатории Г.М. Воскобойниковым и С.В. Малавенда на основании данных о запасах и распределении фукусовых водорослей в Кольском заливе Баренцева моря была определена потенциальная возможность данных водорослей к очистке прибрежных акваторий залива. При температуре воды около 8 °С за 5 сут. фукусы, имеющие общую “сырую” биомассу в заливе около 4720 т, могут аккумулировать и преобразовать около 850 кг дизельного топлива, основного продукта, используемого судовыми двигателями. Несомненно, данные расчеты носят предварительный характер. Согласно им, общий вклад прибрежных фитоценозов в очистку прибрежных акваторий с учетом роли в нейтрализации нефтепродуктов другими видами водорослей будет значительно выше.

Для понимания процесса участия макроводорослей в очистке морской среды от нефтепродуктов были проанализированы этапы преобразования дизельного топлива красной водорослью *P. palmata*, широко распространенной на литорали арктических морей. В эксперименте в морскую воду добавляли летнее дизельное топливо в количестве 1 мг/л, что составляет 20 ПДК для воды по валовому содержанию нефтепродуктов. Опыт проводили при температуре 7–8 °С, освещении 16–18 Вт/м² и постоянной аэрации воды воздухом. Общая продолжительность эксперимента составила 21 сут. Каждые 7 сут. образцы воды и водорослей отбирали и исследовали содержание 17 индивидуальных алканов дизельного топлива (включая изопреноиды пристан и фитан) и валовое содержание нефтепродуктов. Подготовка проб и анализы проводились по описанным ранее методам (Об участии ..., 2018).

Для оценки фонового уровня нефтепродуктов были проанализированы пробы воды и водорослей, отобранные в районе губы Зеленецкая. Валовое содержание нефтепродуктов в природной воде составило 192 мкг/л (около 4 ПДК). Таким образом, исследуемые нами водоросли до эксперимента обитали в слабо загрязненной нефтепродуктами среде, что, по-видимому, способствовало выработке у водорослей определенного диапазона толерантности к ним. Именно этим можно объяснить сохранение функциональной активности у *P. palmata* на протяжении всего эксперимента (21 сут.) при концентрации нефтепродуктов в 20 ПДК. Качественный состав нефтепродуктов представлен в основном н-алканами C₁₁–C₂₅ в диапазоне концентраций 0.1–5.3 мкг/л. Углеводородная “гребенка” на хроматограммах при этом характеризуется монотонным распределением гомологов, что указывает на преимущественно нефтяной источник алканов (Немировская, Зарецкас, 2001). Дополнительно для выявления их генезиса использовались следующие соотношения: C₁₇/C₁₈, пристан/фитан (Pr/Ph), CPI (отношение нечетных к четным гомологам) в области C₁₃–C₂₂, а также показатель биогенности (C₁₅+C₁₇)/2C₁₆ (Немировская, Зарецкас, 2001). Расчетные данные показали низкие значения (< 1) соотношений C₁₇/C₁₈, Pr/Ph и CPI (C₁₃–C₂₂), что в сочетании с невысокой суммарной концентрацией алканов (37 мкг/л) может указывать на постоянный, но мало интенсивный нефтяной источник поступления алканов в экосистему изучаемого региона, вероятнее всего связанный с водным транспортом. Значение показателя (C₁₅+C₁₇)/2C₁₆ составило > 2, что свидетельствует также о присутствии в воде алканов биогенной природы. Что касается самой водоросли, то характер углеводородной “гребенки”, распределение н-алканов в *P. palmata* и значения перечисленных выше расчетных показателей также указывают на преимущественно нефтяное происхождение этих алканов, адсорбированных водорослью из водной среды. Исключение составляет н-гептадекан (C₁₇), который, вероятнее всего, продуцируется самой водорослью (Миронов, 1985; Немировская,

Зарецкас, 2001). Другие алканы также могут быть синтезированы водорослью, однако их содержание относительно *n*-гептадекана невелико. Повышенное содержание *n*-C₁₇ типично для природных сред с автохтонным (морским) биогенным составом углеводов водорослью (Немировская, Зарецкас, 2001).

После внесения в морскую воду дизельного топлива в концентрации 1 мг/л (начало эксперимента) валовое содержание нефтепродуктов составило 1049 мкг/л, а сумма 17 алканов достигла 386 мкг/л. В присутствии *P. palmata* валовое содержание нефтепродуктов и сумма алканов в воде на 21-е сут. эксперимента уменьшились в несколько раз по сравнению с началом эксперимента и составили, соответственно, 226 и 35 мкг/л, что практически соответствует уровню контрольного образца.

Результаты исследования индивидуальных соединений в образцах воды демонстрируют активный процесс трансформации алканов с течением времени. На хроматограммах наблюдается постепенное смещение максимума углеводородного “горба” в сторону более “легких” соединений, а также увеличение относительного содержания разветвленных алканов (рис. 20). Отсутствие в воде и водорослях окисленных структур (альдегидов, кетонов) позволяет предположить, что деструкция внесенных нефтепродуктов идет преимущественно за счет уменьшения длины алкильной цепочки.

В контрольном образце водоросли валовое содержание нефтепродуктов составило 124 мкг/г, а сумма 17 алканов – 30 мкг/г. В течение эксперимента в водоросли максимум валового содержания нефтепродуктов и суммы алканов наблюдались на 14-е сут. – 1586 и 249 мкг/г соответственно. Содержание анализируемых показателей в *P. palmata* на 21-е сут. уже значительно снижается (рисунки 20, 21). Исключение составляет *n*-гептадекан, эндогенное соединение, которое накапливается в тканях водоросли.

В процессе эксперимента помимо изменения концентрации *n*-алканов происходит изменение профиля их распределения (для сравнения на рис. 21 отдельно приведен характерный профиль распределения алканов дизельного топлива). Это может свидетельствовать не только о накоплении нефтепродуктов талломом водоросли, но и об их деструкции.

В условиях умеренного загрязнения нефтепродуктами *P. palmata* проявляет выраженную способность к сорбции и деструкции нефтепродуктов. При этом уменьшение содержания компонентов дизельного топлива в воде идет параллельно с их накоплением в водорослях. По-видимому, деструкция дизельного топлива *P. palmata* происходит, как и у исследованных ранее водорослей (ульварии и фукуса), всем талломом: начинается на поверхности водоросли с помощью эпифитных углеводородокисляющих бактерий, что обеспечивает поглощение и нейтрализацию нефтепродуктов клетками растения. В пользу данного предположения свидетельствует отмеченное для нескольких видов водорослей увеличение численности эпифитных углеводородокисляющих бактерий в условиях загрязнения нефтепродуктами среды обитания.

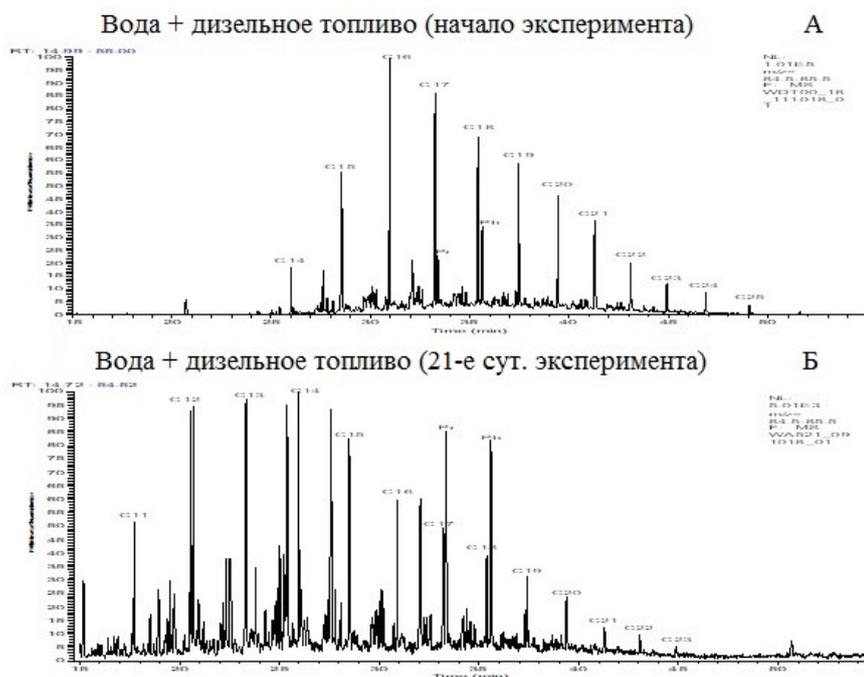


Рис. 20. Масс-хроматограммы проб воды на начальной (А) и конечной (Б) стадиях эксперимента с *P. palmata* в режиме регистрации характерного для алканов иона

Fig. 20. Mass chromatograms of water samples on the initial (А) and final (Б) stages of the experiment with *P. palmata* in the recording mode of an ion characteristic of alkanes

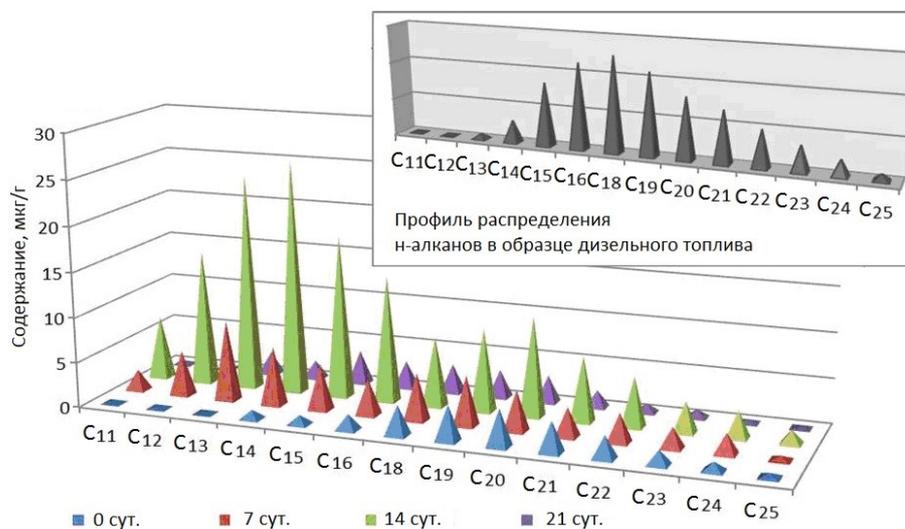


Рис. 21. Содержание индивидуальных алканов в водоросли *P. palmata* на разных стадиях эксперимента (исключены изопреноиды пристан и фитан, а также н-гептадекан C_{17} как эндогенный компонент)

Fig. 21. The content of individual alkanes of algae *P. palmata* on different stages of the experiment (excluded isoprenoids pristan and phytane, as well as n-heptadecane C_{17} as an endogenous component)

Результаты исследования и полученные ранее данные по влиянию нефтепродуктов на водоросли-макрофиты показывают способность большой группы макроводорослей к очистке морской среды от нефтепродуктов независимо от строения и систематической принадлежности. Предполагается, что основным фактором участия макроводорослей в биоремедиации является возможность образовывать симбиотические ассоциации с углеводородокисляющими микроорганизмами.

Эти сведения стали доказательной базой, подтверждающей высказанное ранее предположение, что водоросли могут выполнять не только роль субстрата для углеводородокисляющих бактерий, но и поглощать компоненты нефтепродуктов, осуществлять их деструкцию и включать в свой метаболизм.

Полученные нами данные позволяют не только приблизиться к пониманию роли симбиотических ассоциаций водорослей-макрофитов и эпифитных бактерий в процессах естественного очищения водной среды от нефтяных загрязнений, а и могут способствовать созданию новых и модернизации уже существующих технологий очистки прибрежных зон Мирового океана от нефтяного загрязнения.

Заключение. 85 лет работы Мурманской морской биологической станции (института) на побережье Баренцева моря в Дальних Зеленцах показали положительный эффект от наличия круглогодичной базы на морском побережье для развития альгологических исследований. Особенно востребованным оказалось присутствие оборудованной лаборатории на морском побережье для таких направлений изучения биологии водорослей как механизмы адаптации к факторам внешней среды, обеспечивающие существование водорослей-макрофитов в высоких широтах, репродукция, ранний онтогенез и старение, синтез биологически активных веществ, аквакультура, роль в очистке морской воды от нефтепродуктов. Многие результаты исследований сотрудников лаборатории находят практическое применение. Так сведения о составе биологически активных веществ в водорослях и оптимальных условиях для их синтеза используются при создании новых добавок, данные о диапазоне толерантности к факторам внешней среды и механизмах репродукции – при создании регламентов аквакультуры. Анализ природных симбиотических ассоциаций макроводорослей и углеводородокисляющих бактерий выявил значительную роль фитобентоса в очистке прибрежных акваторий от нефтяного загрязнения, стимулировал развитие нового направления – санитарной аквакультуры. Перечисленный спектр направлений изучения водорослей-макрофитов был бы невозможен без вклада, внесенного в данный процесс коллективами альгологов, работавших долгие годы в лаборатории в Дальних Зеленцах, а также большим количеством специалистов сторонних организаций, внесших лепту в развитие арктической альгологии. Авторы статьи всем им выражают благодарность.

Литература

Брокарева Е.А., Воскобойников Г.М. Репродукция и раннее развитие бурой водоросли *Fucus distichus* Linnaeus, 1767 Баренцева моря в условиях лабораторного культивирования // Наука Юга России. 2018. Т. 14, № 2. С. 66–72.

Виноградова К.Л. Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. Л.: Наука, 1974. 166 с.

Воскобойников Г.М., Камнев А.Н. Морфофункциональные изменения хлоропластов в онтогенезе водорослей. Л.: Наука, 1991. 96 с.

Евсеева Н.В. Видовой состав морских водорослей прибрежной зоны Мурманского побережья и архипелага Новая Земля // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 171. С. 7–25.

Ильинский В.В. Гетеротрофный бактериопланктон: экология и роль в процессах естественного очищения среды от нефтяных загрязнений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 53 с.

Климова А.В., Кашутин А.Н. Раннее развитие камчатских представителей *Fucus evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в условиях лабораторного культивирования // Вестн. Камчатского гос. техн. ун-та. 2016. Т. 37. С. 50–56.

Коронелли Т.В. Принципы и методы интенсификации биологического разрушения углеводов в окружающей среде // Прикладная биохимия и микробиология. 1996. № 6. С. 579–585.

Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 322 с.

Кузнецов В.В. Биологические особенности основных представителей беломорской флоры и условия их промыслового использования. // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослей промышленности СССР. Архангельск, 1962. № 1. С. 131–140.

Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003. 308 с.

Макаров М.В. Влияние гидростатического давления на вертикальную зональность *Laminaria saccharina* (L.) Lamouroux Баренцева моря // Океанология. 2011. Т. 51, № 3. С. 485–493.

Малавенда С.В., Шошина Е.В., Капков В.И. Видовое разнообразие макроводорослей в различных районах Баренцева моря // Вестн. Мурман. гос. техн. ун-та. 2017. Т. 20, № 2. С. 336–351.

Мионов О.Г. Взаимодействие организмов с нефтяными углеводородами. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 127 с.

Немировская И.А., Зарецкас С.А. Состав алифатических углеводородов донных осадков Балтийского моря // Химия моря. 2001. Т. 41, № 1. С. 53–60.

Об участии зеленой водоросли *Ulvaria obscura* в биоремедиации морской среды от нефтепродуктов / Г.М. Воскобойников, Г.Г. Матишов, Л.О. Метелькова, З.А. Жаковская, Е.М. Лопушанская // Докл. РАН. 2018. Т. 481, № 1. С. 139–141.

Особенности возрастных морфофункциональных изменений филлоидов бурой водоросли *Sargassum pallidum* / А.Н. Камнев, Е.Ю. Золотухина, Г.М. Воскобойников, К.С. Бурдин // Биология моря. 1989. № 2. С. 48–55.

Петров Ю.Е. Отдел бурые водоросли (Phaeophyta) // Жизнь растений. 1977. Т. 6, № 3. С. 144–192.

Пуговкин Д.В., Ляймер А.В., Йенсен Дж.Б. Эпифитные бактериальные сообщества водорослей *Fucus vesiculosus* в разных по степени загрязнения нефтепродуктами акваториях Баренцева моря // Докл. РАН. 2016. Т. 471, № 3. С. 371–373.

Растения и лишайники Мурманского побережья Баренцева моря (полевой атлас) / Под ред. Е.Ф. Марковской. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2016. 184 с.

Рыжик И.В. Морфофункциональные особенности промысловых водорослей из разных биотопов Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2005. 24 с.

Санитарная водорослевая плантация для очистки прибрежных акваторий от нефтепродуктов: от теории к практике / Г.М. Воскобойников, В.В. Ильинский, Е.М. Лопушанская и др. // Вопросы современной альгологии. 2017. Т. 3, № 15. URL: <http://algology.ru/1184>

Семенов А.М., Федоренко В.Н., Семенова Е.В. Микроорганизмы на поверхности морских макрофитов в северных морях России и их возможное практическое использование // Междисциплинарный научный и прикладной журнал “Биосфера”. 2014. Т. 6, № 1. С. 60–76.

Тараховская Е.Р., Маслов Ю.И. Влияние гидродинамических условий на рост и морфогенез эмбрионов *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyta) // Вестн. Санкт-Петербург. гос. ун-та. 2008. Т. 3, № 4. С. 70–76.

Толстикова Н.Е. Наблюдение за развитием *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* в течение года на литорали Восточного Мурмана. М.: Наука, 1980. С. 329–334.

Fritsch F.E. The structure and reproduction of the algae. Cambridge (UK): Univer. Press, 1948. Vol. 1. 791 p.

Kropf D. Establishment and expression of cellular polarity in fucoid zygotes // Microbiological Rev. 1992. P. 316–339.

Kucera H., Saunders G.W. Assigning morphological variants of *Fucus* (Fucales, Phaeophyceae) in Canadian waters to recognized species using DNA barcoding // Botany. 2008. Vol. 86. P. 1065–1079.

Lüder U.H., Clayton M.N. Induction of phlorotannins in the brown macroalga *Ecklonia radiata* (Laminariales, Phaeophyta) in response to simulated herbivory – the first microscopic study // Planta. 2004. Vol. 218, № 6. P. 928–937.

Mikulski J.S. Biologia wod srodladowych. Warszawa: PWN, 1982. 491 p.

Motomura T. Electron and immunofluorescence microscopy on the fertilization of *Fucus distichus* (Fucales, Phaeophyceae) // Protoplasma. 1994. Vol. 178. P. 97–110.

Pavia H., Toth G. Inducible chemical resistance to herbivory in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* // Ecology. 2000. Vol. 81. P. 3212–3225.

Ramasamy S., Mathiyalagan P., Chandran P. Characterization and optimization of EPS-producing and diesel oil-degrading *Ochrobactrum anthropi* MP3 isolated from refinery wastewater // Petroleum Sci. 2014. Vol. 11, № 3. P. 439–445.

Wrabel M.L., Peckol P. Effects of bioremediation on toxicity and chemical composition of № 2 fuel oil: growth responses of the brown alga *Fucus vesiculosus* // Mar. Poll. Bull. 2000. Vol. 40, № 2. P. 135–139.

DOI: 10.37614/2307-5252.2020.11.4.008
УДК 615.017:616.079; 615.2/.3.001.37

Е.Д. Облучинская

Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия

ФИТОХИМИЧЕСКИЕ И ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Аннотация

В работе представлены результаты исследования фитохимических и технологических аспектов создания биопрепаратов из водорослей Баренцева моря, проводимых в ММБИ РАН с 2015 по 2019 гг. Рассмотрены особенности изучения качественных и количественных характеристик биологически активных веществ (БАВ) водорослей Баренцева моря, технологии переработки водорослевого сырья, биофармацевтические и фармакологические исследования. Разработанные технологии переработки возобновляемого водорослевого сырья с получением БАВ являются основой создания полезных продуктов лекарственного, лечебно-профилактического, пищевого и сельскохозяйственного назначения. Представлены данные о фитохимическом составе и количественных характеристиках БАВ водорослей Арктического региона, связанных с особенностями произрастания в высоких широтах, а также исследования стабильности БАВ водорослей в процессе заготовки и хранения.

Ключевые слова: полифенолы, полисахариды, пигменты, аминокислоты, стерины, зеленые технологии, экстракция, водоросли, флоротанины, Баренцево море.

E.D. Obluchinskaya

Murmansk Marine Biological Institute RAS, Murmansk, Russia

PHYTOCHEMICALS AND TECHNOLOGICAL STUDY OF THE BARENTS SEA ALGAE

Abstract

The paper presents the results of a study of the phytochemical and technological aspects of the creation of biological products from algae of the Barents Sea, conducted at MMBI RAS in the period from 2015 to 2019. The features of studying the qualitative and quantitative characteristics of biologically active substances (BAS) of algae of the Barents Sea, the technology of processing algae raw materials, biopharmaceutical and pharmacological studies are considered. The developed technologies for processing renewable algal raw materials to produce biologically active substances are the basis for the creation of useful products of medicinal, therapeutic, food and agricultural purposes. Data are presented on the phytochemical composition and quantitative characteristics of biologically active substances of algae in the Arctic region associated with