

## ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ *FUCUS VESICULOSUS* ВОСТОЧНОГО МУРМАНА (БАРЕНЦЕВО МОРЕ)

© 2008 г. С. В. Малавенда, Г. М. Воскобойников

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, Мурманск 183010  
e-mail: science@mmbi.info

Статья принята к печати 13.09.2007 г.

Исследованы особенности структуры популяции бурой водоросли *Fucus vesiculosus* Восточного Мурмана при различном сочетании абиотических факторов. Выявлено, что опреснение ниже 10‰ и высокая степень прибойности снижают средний возраст растений (до 1–2 ветвления) и приводят к значительному преобладанию женских особей (60–90% фертильных особей). Установлено, что доля женских особей с возрастом увеличивается. Наибольшие средний возраст (3 ветвления) и выживаемость *F. vesiculosus* отмечены в защищенных от прибоя частях губ. Показана зависимость распределения *F. vesiculosus* от интенсивности движения воды, солёности и типа грунта. Отмечено снижение размерно-весовых характеристик талломов *F. vesiculosus* в условиях максимальных колебаний солёности. Установлено, что наиболее благоприятными для произрастания данного вида являются условия слабозащищенной литорали с колебаниями солёности.

**Ключевые слова:** *Fucus vesiculosus* Linnaeus, структура популяции, солёность, интенсивность движения воды, тип грунта, адаптация.

**Influence of abiotic factors on the structure of brown alga *Fucus vesiculosus* population in East Murman (Barents Sea).** S. V. Malavenda, G. M. Voskoboynikov (Murmansk Marine Biological Institute, Kola Science Center, Russian Academy of Sciences, Murmansk 183010)

Peculiarities of the structure of brown alga *Fucus vesiculosus* population in East Murman at different combinations of abiotic factors were studied. Salinity below 10‰ and high surf activity reduced average life span of plants (to 1 year) and caused a significant predominance of female specimens (60–90% of fertile specimens). The proportion of female specimens increased with age. The greatest average age (3 years) and the highest survival of *F. vesiculosus* occurred in wave-protected parts of bays. The distribution of *F. vesiculosus* was related to water movement intensity, salinity, and substrate type. Size-weight characteristics of *F. vesiculosus* thalli were decreased at maximum salinity fluctuations. Optimal conditions for this species were those existing on a weakly protected shore with short-term fluctuations of salinity (down to 24–25‰). (Biologiya Morya, Vladivostok, 2008, vol. 34, no. 1, pp. 30–34).

**Key words:** *Fucus vesiculosus* Linnaeus, population structure, salinity, water movement, substrate type, adaptation.

Бурая водоросль *Fucus vesiculosus* Linnaeus – многолетний макрофит, широко распространенный на литорали и в верхней сублиторали Баренцева, Белого морей и северной Атлантики (Кузнецов, 1960). *F. vesiculosus* можно назвать уникальным видом благодаря его эврибионтности (Lüning, 1990). Данный вид обитает как на открытом побережье в условиях максимальной интенсивности движения воды (ИДВ), так и в заливах при сниженной ИДВ и опреснении различной степени (Промысловые..., 1998). Экспериментально установлено, что ИДВ влияет на скорость поступления веществ в таллом и, косвенно, на интенсивность метаболизма (Хайлов, Парчевский, 1983; Силкин, Хайлов, 1988). Солёность определяет интенсивность поступления воды в клетки водорослей и обеспечивает нормальное осмотическое давление (Библь, 1965). Большинство исследований, посвященных изучению механизмов устойчивости фукоидов к внешнему воздействию, касается реакции отдельного организма или группы клеток на изменение фактора.

Цель данной работы – поиск возможных зависимостей структуры популяции *F. vesiculosus* от абиоти-

ческих факторов. Проведенные ранее эксперименты выявили ряд особенностей структуры популяции *F. vesiculosus* Баренцева моря, однако расчленить влияние ИДВ, солёности и типа субстрата пока не удавалось (Промысловые..., 1998; Кузнецов, Шошина, 2003; Рыжик, 2005).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На литорали двух губ Восточного Мурмана и в расположенной между ними бухте в зоне произрастания *Fucus vesiculosus* было заложено 10 пробных площадок (рис. 1). Пробы водорослей брали со среднего горизонта литорали (1.8–2.6 м над уровнем моря), что позволило считать интенсивность освещения и температуру одинаковыми на всех участках отбора проб.

Солёность определяли с использованием рефрактометра (портативный солёностный рефрактометр 81150-20 фирмы Cole-Parmer International) или денсиметра до десятых долей промилле. При оценке интенсивности движения воды применяли как балльную шкалу прибойности (Гурьянова и др., 1930), так и метод гипсовых шаров Мууса (Muus, 1968; Хайлов, Парчевский, 1983) (табл. 1).

На каждой площадке отбирали по три пробы водорослей рамкой площадью 0.25 м<sup>2</sup>. Анализировали проективное покрытие субстрата макрофитами (ПП, %). Определяли число ветвлений, длину, массу и пол (при наличии рецептакулов) таллома.

По результатам измерений трех проб рассчитывали биомассу (В, кг/м<sup>2</sup>) и численность (N, экз/м<sup>2</sup>) для площадки в целом. Дополнительно рассчитывали ожидаемые биомассу (В<sub>о</sub>) и численность (N<sub>о</sub>) с учетом проективного покрытия, что позволило учесть особенности субстрата в каждой точке отбора проб:

$$V_o = V/ПП \times 100\%; \quad N_o = N/ПП \times 100\%.$$

Для анализа распределения фукусов применяли интегральный индекс плотности популяции BN (Дедю, 1990):

$$BN = \sqrt{BN}.$$

Данный индекс в комбинированной содержательной форме учитывает оба показателя (численность и биомассу), которые, по мнению ряда авторов, "конкурируют" между собой (Шитиков и др., 2003).

Возрастную структуру популяции описывали средним возрастом, максимальным возрастом и выживаемостью. Физиологический возраст растений определяли по числу дихотомических ветвлений на лидирующей ветви таллома (Кузнецов, 1960; Максимова, 1980) без пересчета в календарный. Составляли возрастные пирамиды (доля особей каждого возраста от общего числа растений в пробе). Поскольку при одномоментном отборе проб невозможно наблюдать гибель особей, то выживаемость рассчитывали, исходя из допущения, что соотношение числа особей разных возрастных групп постоянно (Одум, 1986).

Усредненные размерно-весовые показатели вычисляли для каждой возрастной группы на экспериментальной площадке с указанием доверительных интервалов (при уровне значимости 5%).

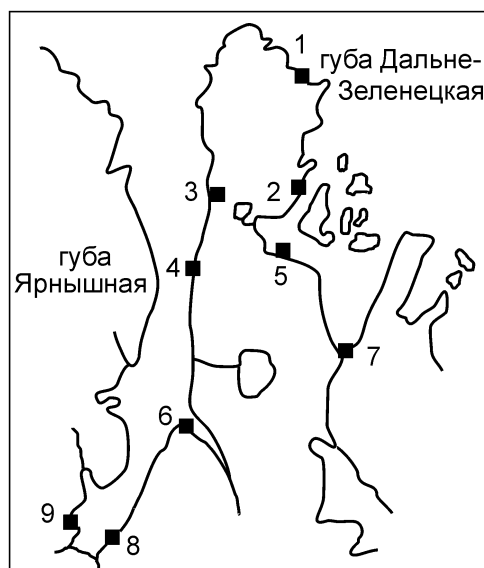


Рис. 1. Карта-схема района отбора проб. 1 – Б. Прибойная, 2 – мыс Пробный, 3 – Красная скала, 4 – портопункт, 5 – Б. Оскара, 6 – Б. Бобровый, 7 – Дальний пляж, 8 – кут губы Ярнышная, 9 – внутренний котел губы Ярнышная.

Репродуктивную структуру популяции характеризовали долей фертильных особей и соотношением полов. В связи с тем, что основную репродуктивную нагрузку в популяции данного вида несут особи 2–5 лет (4–10 ветвлений) (Кузнецов, Шошина, 2003), а количество растений в каждой возрастной группе в одной пробе составляло 1–30, для получения статистически достоверных данных о соотношении полов с площади 10 м<sup>2</sup> дополнительно отбирали по 45 фертильных талломов каждой возрастной группы. Пол определяли, изучая рецептакулы методом световой микроскопии. Соотношение полов рассчитывали по площадке в целом и отдельно для воз-

Таблица 1. Характеристика мест отбора проб

Место отбора проб	Координаты	Тип берега	Соленость, ‰	Степень прибойности, балл	ИДВ, мг CaSO <sub>4</sub> /(гч)
Б. Прибойная	69°07.957' с.ш., 36°03.900' в.д.	Открытый	33.0–34.0	I–II	0.029
Мыс Пробный	69°07.051' с.ш., 36°04.376' в.д.	Слабозащищенный	31.5–34.0	III–IV	0.017
Красная скала	69°07.290' с.ш., 36°03.065' в.д.	– " –	33.5–33.7	III–IV	0.019
Средний котел губы Ярнышная (портопункт)	69°06.704' с.ш., 36°03.248' в.д.	– " –	33.5–33.7	III–IV	0.010
Б. Оскара	69°07.044' с.ш., 36°04.555' в.д.	– " –	24.5–34.0	III–IV	0.010
Кут губы Дальнезеленецкая (Дальний пляж)	69°06.534' с.ш., 36°05.970' в.д.	Защищенный	2.0–30.0*	V–VI	0.007
			12.0–25.0**	V–VI	0.007
Кут губы Ярнышная	69°05.128' с.ш., 36°03.012' в.д.	– " –	12.0–25.0**	V–VI	0.006
Внутренний котел губы Ярнышная	69°05.067' с.ш., 36°02.993' в.д.	– " –	0.1–12	V–VI	–

\*В период сизигийных приливов.

\*\*В период квадратурных приливов.

**Таблица 2.** Пространственное распределение популяции *Fucus vesiculosus* на Восточном Мурмане

Место отбора проб	V, кг/м <sup>2</sup>	N, экз/м <sup>2</sup>	V <sub>0</sub> , экз/м <sup>2</sup>	N <sub>0</sub> , экз/м <sup>2</sup>	BN, на 1 м <sup>2</sup>	ПП, %	BN <sub>0</sub> , на 1 м <sup>2</sup>
Б. Прибойная	6.3	2900	6.3	2900	135	100	135
Мыс Пробный	5.7	1800	6.3	2000	101	90	113
Красная скала	2.1	800	5.3	2000	41	40	102
Портопункт	2.9	1000	7.3	2500	54	40	135
Б. Оскара	9.7	1100	10.8	1222	103	90	115
Дальний пляж	15.4	800	19.3	1000	111	80	139
Кут губы Ярнышная	10.3	600	14.7	857	79	70	112
Внутренний котел губы Ярнышная	6.7	1300	8.4	1625	93	80	117

растных групп 2–4, 5–6, 7–8 и 9–10 ветвлений (2, 3, 4 и 5 лет соответственно) (Максимова, 1980).

Статистическую обработку данных проводили с использованием методов описательной статистики и корреляционного анализа (Шмидт, 1984; Ивантер, Коросов, 2003).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Распределение Fucus vesiculosus*

В распределении *F. vesiculosus* в исследованных местообитаниях прослеживаются следующие закономерности. ПП минимально на сильно окатанных валунных грунтах (мыс Красная скала и портопункт в губе Ярнышная) и на илесто-песчаных грунтах с отдельными валунами (кутовые зоны губ) (табл. 2). Учет ПП и расчет V<sub>0</sub> и N<sub>0</sub> позволили выявить зависимость распределения *F. vesiculosus* от ИДВ и солености. Установлено, что V<sub>0</sub> выше при колебаниях солености, N<sub>0</sub> – при более высоких значениях ИДВ.

Корреляционный анализ данных по плотности популяции *F. vesiculosus* не выявил связи между биомассой и численностью и проективным покрытием. Интегральный индекс плотности (BN) достоверно связан с ПП (R = 0.977).

### *Возрастная структура популяции F. vesiculosus*

Наибольший средний возраст (3 ветвления) и максимальная выживаемость растений наблюдались на слабо защищенном участке литорали при опреснении

воды в период отлива до 24–25‰ (табл. 3, рис. 2). При аналогичной интенсивности движения воды, но при постоянной солености 33–34‰ (средний котел губы Ярнышная) средний возраст макрофитов был несколько ниже. Фукусы с открытого берега и из внутреннего котла губы Ярнышная характеризовались высокой смертностью, причем средний возраст растений здесь был ниже, чем на слабозащищенных участках.

На открытом побережье и в эстуарной зоне (внутренний котел губы Ярнышная) выживаемость особей с 0–2 ветвлениями была очень низкой – менее 50% (рис. 2, кривая 1). В условиях сниженной ИДВ и больших перепадов солености (кутовые зоны; рис. 2, кривая 2) выживаемость ювенильных особей была выше, чем в первом случае, но также снижалась с возрастом. Среди фукусов, отобранных в средних частях губ, не обнаружено зависимости выживаемости от возраста (рис. 2, кривая 3) – большая часть растений доживала до 6 ветвлений. Особи старше 8–9 ветвлений во всех исследованных местообитаниях встречались единично.

### *Размерно-весовая структура популяции F. vesiculosus*

В средней части губы Ярнышная при сниженной ИДВ и постоянной морской солености длина растений была достоверно меньше, чем в других исследованных местообитаниях (рис. 3А). Масса фукусов в кутовой зоне и в б. Оскара (защищенные участки литорали с колебанием солености 5–34‰) с возрастом увеличивалась, в

**Таблица 3.** Репродуктивная и возрастная структура популяции *Fucus vesiculosus* Восточного Мурмана

Место отбора проб	Соотношение полов (муж./жен.), %	Доля фертильных особей, %	Возраст, число ветвлений	
			средний	максимальный
Б. Прибойная	38/62	34.3	1.2	12
Мыс Пробный	19/81	16.5	1.4	7
Красная скала	40/60	57.0	2.6	10
Портопункт	56/44	30.0	2.4	10
Б. Оскара	56/44	39.8	2.9	10
Дальний пляж	51/49	20.4	1.9	12
Кут губы Ярнышная	48/52	23.3	2.7	11
Внутренний котел губы Ярнышная	44/56	17.6	1.3	10

то время как в других биотопах масса талломов после 5–6 лет практически не изменялась (рис. 3Б).

#### Репродуктивная структура

Во всех биотопах первые фертильные растения появлялись в возрасте 2 ветвлений при равном соотношении полов. С возрастом процент фертильных растений и соотношение полов изменялись в зависимости от места обитания (рис. 4). На незащищенном участке литорали достоверно преобладали женские растения (65–70%), а на слабозащищенном – мужские (58–72%). Равное соотношение полов сохранялось во всех исследуемых возрастных группах в кутовых зонах при умеренном опреснении (табл. 3). При снижении солености до 2–8‰ в отлив во внутреннем котле губы Ярнышная (критическая соленость) равное соотношение полов отмечено только среди 2-летних растений (4–5 ветвлений), а среди 3–5-летних (6–10 ветвлений) женские особи составляли около 70%.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных данных показывает, что возрастная структура популяции *Fucus vesiculosus* в изучаемом районе изменялась в зависимости от ИДВ и солености. Для фукоидов Баренцева моря характерно преобладание ювенильных особей в популяции (Промысловые..., 1998). Нами установлено, что в б. Прибойная (высокая ИДВ) и во внутреннем котле губы Ярнышная (максимальные колебания солености) доля особей с 0–2 ветвлениями была выше, чем в других исследуемых участках литорали. Фукусы могут конкурировать между собой за свет и пространство. В более "жестких" условиях плотность фертильных особей, как правило, ниже, а смертность в целом выше, что позволяет прикрепиться и начать рост большему числу зигот. Можно предположить, что основная их часть погибает под влиянием отрицательных температур, длительной воздушной экспозиции, колебаний солености и механического действия волн. Фертильности достигают лишь наиболее приспособленные к данным условиям обитания особи, в связи с этим жизнеспособность популяции повышается.

При сниженной ИДВ рост массы талломов *F. vesiculosus* описывается экспоненциальным распределением (Хайлов, Парчевский, 1983); на открытом прибойном берегу наблюдается активный обрыв частей талломов, и, как следствие, увеличение массы в онтогенезе описывается линейной функцией. Как показывают результаты нашего эксперимента, не только ИДВ, но и значительное опреснение оказывают негативное воздействие на развитие изучаемого вида водорослей (снижение линейных размеров слоевища). При исследовании близкородственного вида *F. distichus* отмечено уменьшение удельной поверхности талломов из кутовых зон (Малавенда, Малавенда, 2005). Высказано предположение, что данное морфологическое изменение является адаптацией к опреснению, поскольку с уменьшением удельной поверхности снижается скорость поступления веществ в таллом. При этом под-

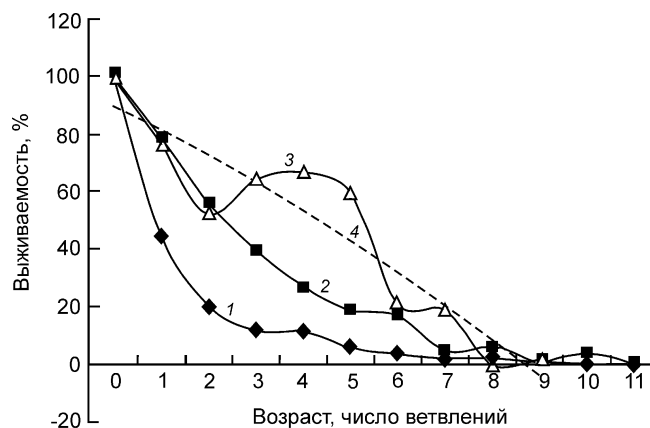


Рис. 2. Кривые выживаемости *Fucus vesiculosus* из различных мест обитания (получены при усреднении данных для сходных участков литорали). 1 – открытый берег и эстуарий, 2 – защищенный берег, 3 – слабозащищенный берег с колебаниями солености (б. Оскара), 4 – линия тренда для кривой 3.

держание скорости роста возможно благодаря повышенному содержанию биогенных элементов в воде кутовых зон. Вероятно, подобная адаптация характерна и для *F. vesiculosus*.

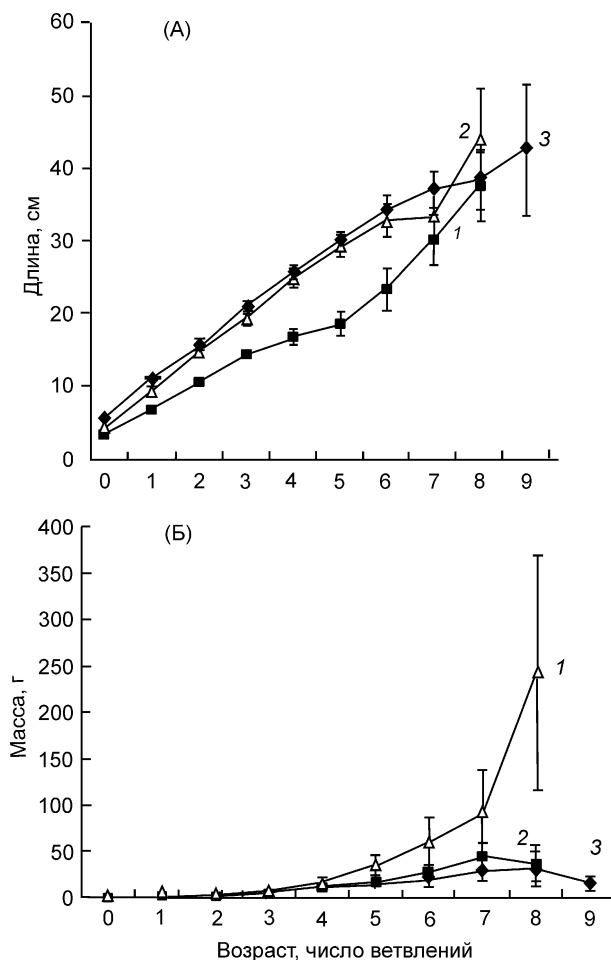


Рис. 3. Размерно-весовые характеристики *Fucus vesiculosus*. А – длина растений, Б – масса. 1 – слабозащищенный берег, 2 – защищенный берег, 3 – открытый берег и эстуарий (внутренний котел губы Ярнышная).

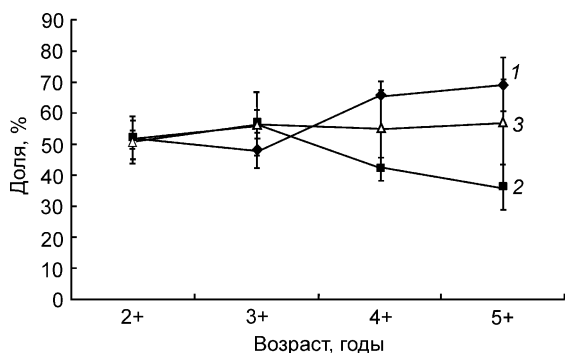


Рис. 4. Доля женских особей *Fucus vesiculosus* от общего числа фертильных растений из различных мест обитания. 1 – открытый берег и эстуарий (внутренний котел губы Ярнышная), 2 – слабозащищенный берег, 3 – защищенный берег.

В условиях максимального опреснения и высокой ИДВ наблюдали преобладание женских особей в старших возрастных группах и увеличение доли ювенильных особей (0–3 ветвления) *F. vesiculosus*. Соотношение мужских и женских растений в популяции данного вида также зависит от условий обитания. Так, Е.В. Шошина указывает, что на литорали Баренцева моря доля женских особей на нижнем этаже верхнего горизонта литорали составляет 60%, а на верхнем этаже этого же горизонта – 93% (Промысловые..., 1998). По другим данным (Kalvas, Kautsky, 1993), в Северном море женских растений в 2 раза больше, чем мужских, а в балтийской популяции соотношение полов примерно равное.

Доминирование женских особей, возможно, обусловлено их большей устойчивостью к стрессовым факторам (опреснению, волноприбойной активности, дегидратации во время отлива) по сравнению с мужскими. Вероятно, снижение доли мужских талломов связано и с репродуктивными процессами. Показано, что при опреснении выживаемость сперматозоидов и проростков *F. vesiculosus* снижается (Write, Reed 1990; Berger, 2003), а для нормального воспроизводства популяции на одну яйцеклетку фукусовых в среднем должно приходиться около 400 сперматозоидов (Vernet, Harper, 1980). Очевидно, возрастает скорость старения мужского организма (Полевой, Саламатова, 2004) и продолжительность его жизни сокращается.

Анализ характеристик распределения *F. vesiculosus* на литорали района исследования показал, что биомассу и численность можно рассматривать как функцию типа грунта, ИДВ и солености. Причем каждый из указанных факторов определяет, главным образом, какой-либо один параметр популяции.

Оптимальными для произрастания *F. vesiculosus* на Восточном Мурмане, с учетом максимальных значений биомассы и выживаемости, являются средние и кустовые части губ.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Библь Р. Цитологические основы экологии растений. М.: Мир. 1965. 464 с.

- Возжинская В.Б. Донные макрофиты Белого моря. М. 1986. 191 с.
- Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г., Ушаков П.В. Литораль Кольского залива // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспыт. 1930. Т. 60, № 2. 120 с.
- Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. редакция Молдав. Сов. энциклопедии. 1990. 408 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск. 2003. 304 с.
- Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.;Л.: Изд-во АН СССР. 1960. 322 с.
- Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 2003. 308 с.
- Максимова О.В. Некоторые сезонные особенности развития и определение возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука. 1980. С. 73–78.
- Малавенда С.В., Малавенда С.С. Морфологические адаптации *Fucus distichus* L. (Phaeophyta) к распространению и интенсивности движения воды // Материалы XXIII конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН, посвященной 70-летию ММБИ. Мурманск, май 2005. Мурманск: Изд-во КНЦ РАН. 2005. С. 56–61.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир. 1986. 376 с.
- Полевой В.В., Саламатова Т.С. Живое состояние клетки и биология старения. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. унта. 2004. 136 с.
- Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты: КНЦ РАН. 1998. 628 с.
- Рыжик И.В. Морфофункциональные особенности промысловых водорослей из разных биотопов Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск: ММБИ. 2005. 25 с.
- Силкин В.А., Хайлов К.М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. Л.: Наука. 1988. 230 с.
- Хайлов К.М., Парчевский В.П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев: Наукова думка. 1983. 252 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН. 2003. 464 с.
- Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: ЛГУ. 1984. 287 с.
- Berger R., Henricsson E., Kautsky L., Malm T. Effects of filamentous algae and deposited matter on the survival of *Fucus vesiculosus* L. germlings in the Baltic Sea // Aquat. Ecol. 2003. Vol. 37, no. 1. P. 1–11.
- Kalvas A., Kautsky L. Geographical variation in *Fucus vesiculosus* morphology in the Baltic and North Seas // Eur. J. Phycol. 1993. Vol. 28. P. 85–91.
- Lüning K. Seaweeds, their environment, biogeography, and ecophysiology. New York: John Wiley. 1990. 527 p.
- Muus B.J. A field method for measuring "exposure" by means of plaster balls // Sarsia. 1968. Vol. 34. P. 61–68.
- Vernet P., Harper J.L. The cost of sex in seaweeds // Biol. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 13. P. 129–138.
- Write P.J., Reed R.H. Effects of osmotic stress on gamete size, rhizoid initiation and germling growth in fucoid algae // Brit. Phycol. J. 1990. Vol. 25. P. 149–155.