

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.272 + 632.153

© С. В. Малавенда

УСТОЙЧИВОСТЬ ФУКОИДОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ
К ПЕРЕМЕННОЙ СОЛЕННОСТИS. V. MALAVENDA. THE TOLERANCE OF THE BARENTS SEA FUCOIDS
FOR VARYING SALINITY

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН
183010 Мурманск, Владимирская, 17
Тел. 8-8152-250696
Факс 8-8152-253994
Email: science@mmbi.info
Поступила 19.03.2009
Окончательный вариант получен 21.07.2010

В лабораторных условиях исследовалась галотолерантность фукоидов (*Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta)) в средах как постоянной (1—34 ‰), так и переменной солености (33/25, 33/15 и 33/5 ‰), близкой к соленостным режимам, наблюдающимся на мурманском побережье. Наиболее галотолерантный *F. vesiculosus* именно при переменной солености демонстрирует наибольшие скорости роста. Произрастающий на нижней литорали и в верхней сублиторали *F. serratus* неустойчив не только к низкой солености, но и к резким ее изменениям. *A. nodosum* и *F. distichus*, занимающие на литорали промежуточное положение между *F. vesiculosus* и *F. serratus*, устойчивы к изменениям солености. Сделан вывод, что *F. distichus* и *A. nodosum* могут существовать в зонах смешения морских и пресных вод благодаря колебаниям солености и периодам более благоприятной морской солености. Нижней границей устойчивости к постоянной солености у *A. nodosum* является 15, а у *F. distichus* — 10 ‰.

Ключевые слова: *Ascophyllum nodosum*, *Fucus distichus*, *F. serratus*, *F. vesiculosus*, переменная соленость, скорость роста, Баренцево море.

В зонах смешения морских и пресных вод приливно-отливные явления формируют сложную картину циклических изменений абиотических факторов (осушения, солености, интенсивности движения воды и т. д.). Известно, что устойчивость к переменным и статичным факторам не равнозначна (Вербицкий, 2008). Существующая на данный момент концепция динамического оптимума (Константинов и др., 2003) опирается главным образом на зоологический экспериментальный материал. Удобными растительными объектами изучения данной проблемы являются бурые водоросли-макрофиты, доминирующие на литорали северных морей: *Ascophyllum nodosum*, *Fucus distichus*, *F. serratus*, *F. vesiculosus*. Это близкородственные виды, произрастающие в сходных условиях на разных горизонтах литорали, различающиеся устойчивостью к абиотическим факторам среды (Кузнецов, Шошина, 2003). Фукоиды являются важным звеном прибрежных экосистем и относятся к промысловым видам.

Наиболее изучена галотолерантность фукусов, в частности составлен ряд устойчивости: *F. vesiculosus* > *F. serratus* (Дробышев, 1971). В зонах смешения морских и пресных вод *F. vesiculosus* встречается в местах, где в период отлива соленость понижается до 1—2 ‰. Было высказано предположение (Тропин и др.,

2003), что выживание водорослей в подобных условиях возможно благодаря периодам высокой солености, так называемым «приливным окнам». Цель работы — экспериментальная проверка данной гипотезы. Предстояло ответить на вопросы: отличается ли устойчивость к постоянной и переменной солености, согласуются ли лабораторные результаты с распределением фукусов на литорали и каково место *F. distichus* и *A. nodosum* в ряду устойчивости.

Материал и методика

Для определения галотолерантности фукоидов использовали метод культивирования интактных апикальных элементов талломов (АЭ) в среде постоянной солености (Дробышев, 1970, 1971, 1975; Rietema, 1991). Эксперименты проводили в июле—августе, когда скорость роста фукусовых водорослей высока (Возжинская, 1986). Материал отбирали из бухты Ооскара губы Дальнезеленецкая, где соленость составляет 24—34 ‰. Для устранения последствий раневого стресса АЭ талломов в течение 3 сут проходили акклиматизацию к лабораторным условиям при воздушной барботации среды и солености 33 ‰. Смену воды производили раз в сутки. На протяжении всех экспериментов они содержались в термостатируемом помещении при температуре 7—8 °С и освещенности 10 Вт/м² при постоянном перемешивании воды, которую готовили по стандартной методике — фильтрация морской воды с последующей стерилизацией (Дробышев, 1970; Хлебович, 1974; Тропин и др., 2003). Применялись следующие варианты солености: 1; 5; 15; 20; 25; 33 (контроль); 33/5; 33/15; 33/25. Переменные режимы имитировали сменой воды каждые 6 ч (обозначены в данной работе как 33/5 ‰ и т. п.). В каждом варианте содержалось по 15 биологических повторностей. Длительность культивирования составила 28 сут.

Функциональное состояние водорослей определяли по изменениям физиологических характеристик (масса, площадь и содержание сухого вещества). Массу и площадь измеряли после проведения акклиматизации апексов и 4 раза в ходе эксперимента. Морфологические параметры водорослей регистрировали с помощью компьютерной системы анализа изображения «Image analysis system» до 0.1 мм², длину — до 0.1 мм. Содержание сухого вещества определяли по стандартной методике (ГОСТ 26185-84).

Объективным показателем способности водорослей адаптироваться к какому-либо неблагоприятному фактору внешней среды является высокая скорость роста в условиях его воздействия (Kirst, 1990). Абсолютные скорости роста рассчитывали отдельно для каждой недели и эксперимента в целом по формулам

$$GR_w = \frac{\Delta w}{\Delta t}; \quad GRS = \frac{\Delta S}{\Delta t}; \quad GRI = \frac{\Delta l}{\Delta t},$$

где GR_w (GRS , GRI) — скорость роста массы (площади, длины); w — масса, S — площадь, l — длина экспериментальных образцов; t — время (Кузнецов, Шошина, 2003).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием дисперсионного и корреляционного анализа данных (Шмидт, 1984; Ивантер, Коросов, 2003). Доверительная вероятность принималась 95 %.

Результаты и их обсуждение

Fucus vesiculosus

Наибольшее увеличение массы приростов апикальных элементов талломов отмечено при режиме 33/15 ‰ на 2 и 3 неделях опыта. Высокой была скорость роста и при солености 33/25 ‰, исключая первую неделю. Наименьшее увеличение массы наблюдалось при 33 ‰ (см. рисунок, *a*). Наибольшее увеличение площади зафиксировано при переменной солености в первой половине эксперимента, а максимум линейного роста — во второй. Накопление сухого вещества отмечено во всех вариантах, но максимальное при режимах 33/25 и 33/15 ‰.

Fucus distichus

За 28 дней эксперимента увеличение всех параметров отмечено как при переменной, так и постоянной солености от 10 до 25 ‰. В контрольном варианте значительного роста не выявлено (см. рисунок, *b*). Накопление сухого вещества отмечено в вариантах с переменной соленостью и при 15 ‰.

При 25 и 33 ‰ за первую неделю эксперимента масса образцов снижалась, а площадь и длина не изменялись. В последующий 21 день содержания все параметры возросли в данных условиях. При 10 и 20 ‰ и переменной солености масса, длина и площадь увеличивались на протяжении всего эксперимента. Апексы, помещенные в среду 1 и 5 ‰, разрушились через две недели.

Ascophyllum nodosum

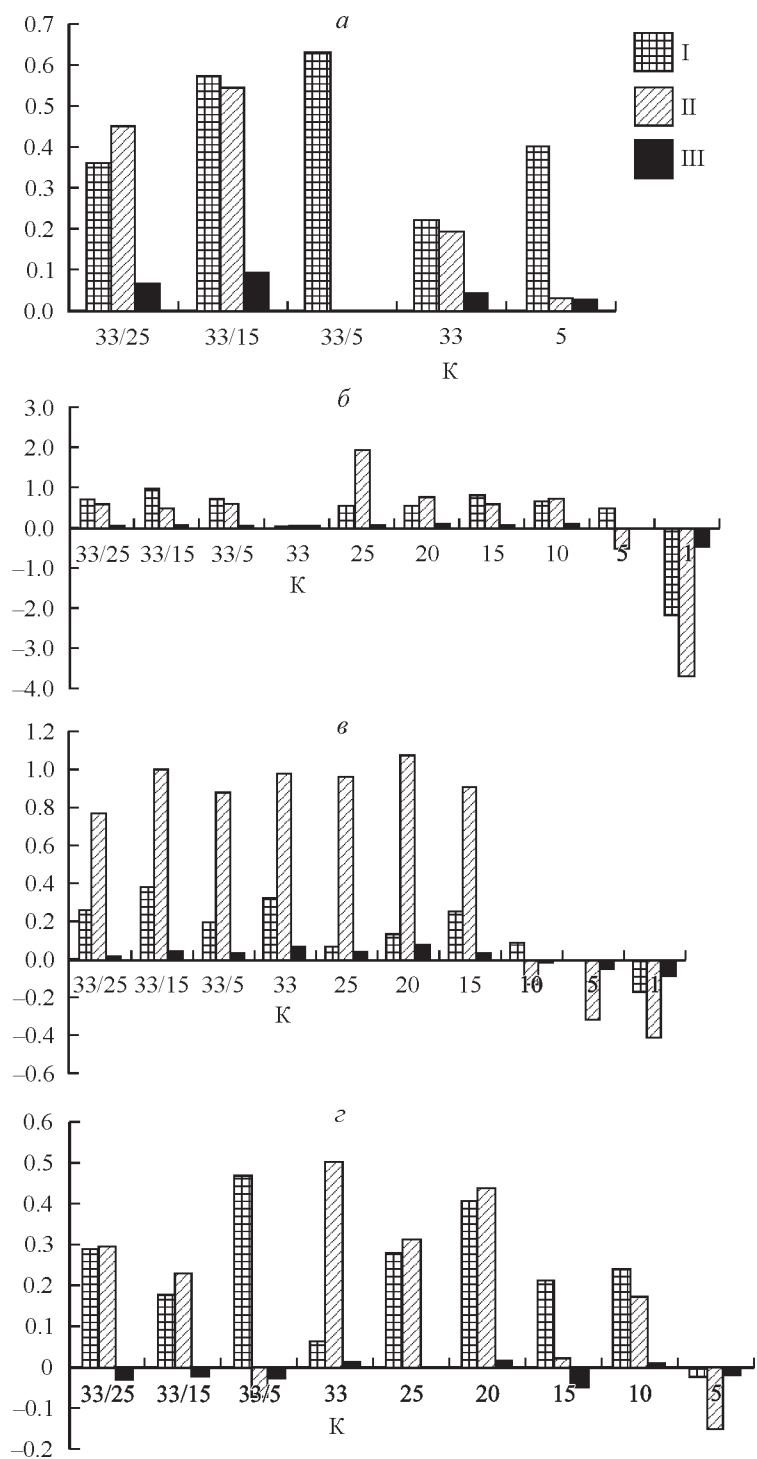
В среднем за эксперимент рост площади, длины и массы АЭ при 15, 20 и 25 ‰ и переменной солености был близок к контрольному (см. рисунок, *в*). Исключение составили варианты 33/25 ‰, где длина образцов увеличилась незначительно, и 25 ‰ (скорость роста массы АЭ почти в три раза ниже контрольной). Накопление сухого вещества отмечено во всех вариантах, кроме тех, где отмечалась гибель образцов (1, 5 и 10 ‰).

При переменной солености и в контроле в первую неделю масса образцов *A. nodosum* не изменялась, значительно увеличиваясь на второй и третьей неделях эксперимента. Высокая скорость роста массы наблюдалась и при 15 ‰. У культивировавшихся при 10 ‰ образцов минимум роста отмечен в первую неделю, в дальнейшем скорость была на среднем уровне. Стабильно высокая скорость увеличения площади наблюдалась при 33, 25, 20 и 33/15 ‰. Линейный рост также был максимальным при 33 и 20 ‰.

В вариантах с пониженной соленостью (10, 5 и 1 ‰) скорость роста длины, массы и площади апикальных элементов *A. nodosum* была незначительной. Во второй половине эксперимента апексы разрушались.

Fucus serratus

В ходе эксперимента во всех вариантах скорость роста массы была выше контрольной, а площади и длины ниже (см. рисунок, *г*). Причем у АЭ, содержащихся при 5 ‰, происходило отмирание тканей в первую неделю. К окончанию опыта не-



Средняя скорость роста апикальных элементов талломов фукусов.
 а — *Fucus vesiculosus*, б — *F. distichus*, в — *Ascophyllum nodosum*, г — *Fucus serratus*. По оси абсцисс — соленость, ‰. К — контроль. По оси ординат — скорость роста: I — массы, мг/сут, II — площади, мм²/сут, III — длины, мм/сут.

которые черты деградации тканей (изменение окраски, разрушение тканей) и снижение содержания сухого вещества были выявлены во всех вариантах, кроме 33, 25 и 20 ‰.

В первую неделю увеличение массы апексов наблюдалось только при режиме 33/5 ‰ примерно на 0.5 мг/сут. При колебаниях солености 33/15 и 33/25 ‰ происходило резкое (на 2.5 мг/сут) снижение массы. На второй и третьей неделях эксперимента наибольшая скорость роста наблюдалась при постоянно высокой солености (33, 25 и 20 ‰), в конце эксперимента максимальная — при 33 ‰ (1.7 мг/сут), минимальная — при 33/5 ‰. Площадь апексов увеличилась за первые 14 сут во всех вариантах, максимально при 33 ‰. Во вторые две недели увеличение площади произошло только при 25 и 20 ‰. Увеличение длины образцов происходило в основном во второй половине эксперимента при постоянной солености.

У всех исследованных видов водорослей при нахождении в солености 5 ‰ и ниже происходило разрушение тканей. При этом увеличение массы значительно опережало темпы линейного роста по сравнению с контролем, содержание сухого вещества снижалось. Нами была отмечена деградация клеток и тканей фукусов, содержащихся при 5 ‰. И. В. Тропиным с соавт. (2003) было показано, что на ультраструктурном уровне в условиях длительного культивирования основные изменения происходят при солености 10 ‰ и ниже: уменьшается число хлоропластов и митохондрий, практически отсутствуют контакты между этими органеллами, нарушается белоксинтезирующий аппарат. При более низкой солености изменения затрагивают структуры ядра, хлоропластов, отмечаются автолитические процессы. В то же время при перенесении из морской в воду соленостью 2 ‰ интенсивность фотосинтеза талломов баренцевоморских *F. vesiculosus* не изменялась в течение суток (Дробышев, 1975).

При перенесении культивируемых образцов из 30—34 ‰ в 2—5 ‰ в течение часа происходит интенсивное поступление воды в клетки водорослей, о чем свидетельствуют экспериментальные данные по восьми видам фукоидов (Strömberg, 1994). Затем отток ионов из клеток по градиенту концентрации приводит к некоторому снижению осмотического давления и прекращению тока воды. Одним из проявлений удалений излишков воды является развитие тонопласта. Однако при подобных процессах может нарушаться минеральное питание водорослей в связи с изменением ионной проницаемости плазмалеммы (Радченко, Ильяш, 2006). Как следствие длительного пребывания в гипогалинной среде можно ожидать гибель водорослей или перестройку их метаболизма (при плавном снижении солености).

Диапазон 5—8 ‰ был выделен как критический для большого числа беспозвоночных и ряда водорослей (Хлебович, 1974; Стриж и др., 2004, Радченко, Ильяш, 2006). При смешении морских и пресных вод вдоль градиента солености изменяется соотношение ионов кальция и хлора. Изменение относительного содержания ионов хлора под влиянием речного стока резко снижается в диапазоне 2—5 ‰. Также соотношения ионов кальция и натрия, калия и натрия почти не изменяются при солености выше 5—8 ‰, но заметно возрастают при распреснении ниже этих величин (Хлебович, 1974). Поскольку в данных экспериментах миксогалинные среды получали разбавлением морской воды дистиллированной, а не пресной, соотношение ионов существенно не изменялось, и, следовательно, повреждающим фактором являлось только снижение осмотического давления. Именно этим фактом мы можем объяснить разброс полученных результатов.

При содержании в условиях переменной солености у *F. vesiculosus* отмечены наибольшие скорости роста, у *F. distichus* и *A. nodosum* увеличивался диапазон устойчивости (выдерживали понижения до 5 ‰), а *F. serratus* физиологические па-

раметры не изменялись по сравнению с константными условиями (при колебаниях 5/33 ‰ АЭ разрушались). Можно сделать вывод о крайней неустойчивости *F. serratus* к распреснению до критических величин (5—8 ‰ по В. В. Хлебовичу, 1974), в то время как другие три исследованных вида после 6-часового нахождения за барьерной соленостью скорость роста не снижают, а на *F. vesiculosus* колебания солености даже оказывают стимулирующее воздействие.

Одним из первых высказал предположение о значимости колебаний солености для морских гидробионтов В. П. Дробышев (1975). При изучении акклиматизации *F. vesiculosus* к распреснению им было определено, что взрослые особи *F. vesiculosus* при перенесении из среды с соленостью 17 ‰ в 1 ‰ не снижали интенсивность фотосинтеза в течение 36 ч (Дробышев, 1970). Микроскопические стадии *F. vesiculosus* сохраняют жизнеспособность в более узком диапазоне — 17—34 ‰ (Write, Reed, 1990). Логично предположить, что рост водорослей возможен в условиях распреснения благодаря постоянным колебаниям данного фактора на литорали, так называемым «приливным окнам». Термин был предложен для обозначения периода нахождения водорослей в условиях более высокой солености во время прилива (Тропин и др., 2003).

Наблюдавшиеся в экспериментах максимальные значения скорости роста *F. vesiculosus* при пониженной (20—25 ‰) и переменной солености можно объяснить с точки зрения современных представлений об осмотической регуляции, если допустить, что именно мезогалинные условия являются оптимальными для *F. vesiculosus* в некоторых местообитаниях. Тогда увеличение солености в прилив до полной морской будет вызывать гиперосмотический стресс в клетках водорослей. Можно ожидать изменения проницаемости плазмалеммы, аналогичного у других водорослей. Описана двухфазная система осморегуляции у водорослей при гиперосмотическом воздействии (Балнокин и др., 1990). Указывается, что первая фаза провоцируется потерей внутриклеточной воды при увеличении наружной концентрации солей. При этом увеличивается ионная проницаемость плазмалеммы, возможно за счет перехода ионных каналов в открытое состояние, что вызывает ток воды в клетки. Продолжительность первой фазы 15—30 мин. Однако само по себе увеличение внутриклеточной концентрации ионов нежелательно, поскольку может нарушаться метаболизм. Поэтому во время второй фазы происходят синтез органических осмолитиков и постепенное замещение ими ионов. Вторая фаза может длиться от десятков минут до нескольких часов.

Можно предположить, что подобная реакция клеток *F. vesiculosus* на повышение солености до 34 ‰ может положительно сказываться не только на осморегуляции. Некоторое увеличение проницаемости плазмалеммы может способствовать интенсивному поступлению биогенов в клетки. Следующее за этим накопление осмолитиков (в частности маннита — основного продукта фотосинтеза фукоидов) может стимулировать обменные процессы. Потеря воды талломом в период воздушной экспозиции во время отлива стимулирует фотосинтез, что было экспериментально выявлено *in situ* (Johnson et al., 1974; Johnson, Raven, 1986; Quadir et al., 1979; Oates, Murray, 1983; Madsen, Maberty, 1990). Указывалось, что в период отлива, до тех пор, пока потери воды талломом вследствие транспирации не достигли 20 %, фотосинтез увеличивается в несколько раз по сравнению с наблюдавшимся в погруженном состоянии (Dring, Brown, 1982). Авторы объясняют это большей доступностью для водорослей газообразного углерода по сравнению с растворенным. Полученные нами результаты согласуются с данными других авторов о том, что выработка водорослями осмолитиков при повышении солености наблюдается медленно, а их распад требует несколько большего времени (Спектров, Строга-

нов, 1979; Тропин и др., 2003). Можно предположить, что повышение внутриклеточного осмотического давления более выгодно клетке, чем его понижение.

F. vesiculosus произрастает в верхнем и среднем горизонтах литорали, при этом в погруженном состоянии растения находятся примерно половину времени. Соответственно важно максимально увеличить скорость поступления веществ в таллом при благоприятных условиях. Немаловажно, что *F. vesiculosus* — один из немногих макрофитов, встречающихся в условиях распреснения в отлив до 1—2 ‰. *F. distichus* и *A. nodosum* произрастают как на открытом побережье, так и в кутовых зонах вблизи пресных водотоков, но на среднем и нижнем горизонтах литорали, оказываясь в прилив ниже распресненного слоя. *F. serratus* в этих условиях опускается в сублитораль, где колебания солености невелики, при этом плотность его популяции значительно ниже, чем в морских местообитаниях. Вероятно, лишь некоторые, наиболее приспособленные особи, могут выжить в данных условиях.

Заключение

Рассмотренные нами виды различаются устойчивостью к постоянному и периодическому распреснению. Оптимальными для *F. vesiculosus* являются условия переменной солености. *F. distichus* и *A. nodosum* могут существовать в зонах смешения морских и пресных вод благодаря колебаниям фактора и периодам более благоприятной морской солености. Нижней границей устойчивости к постоянной солености у *A. nodosum* является 15, а у *F. distichus* — 10 ‰. *F. serratus* неустойчив к солености ниже 20 ‰ и к быстрым ее изменениям.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Г. М. Воскобойникову и М. В. Макарову за критический анализ рукописи, И. В. Рыжик и С. С. Малавенда за помощь при проведении исследования.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 10-04-98804-р_север_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балнокин Ю. В., Медведев А. В., Калашикова Т. С., Галкина И. В. Ионный гомеостаз в цитозоле одноклеточных водорослей при засолении среды хлористым натрием // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. С. 234—246.
- Вербицкий В. Б. Понятие экологического оптимума и его определение у пресноводных пойкилотермных животных // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 1. С. 44—56.
- Возжиская В. Б. Донные макрофиты Белого моря. М., 1986. 191 с.
- ГОСТ 26185-84. Водоросли морские, травы морские и продукты их переработки.
- Дробышев В. П. Солеустойчивость некоторых видов бурых водорослей Белого моря // Бот. журн. 1970. Т. 12. № 7. С. 922—924.
- Дробышев В. П. Акклимация морских водорослей при содержании в средах различной солености // Экология. 1971. № 1. С. 96—98.
- Дробышев В. П. Исследование адаптации макрофитов Белого, Баренцева и Балтийского морей к изменению солености среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 25 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск, 2003. 304 с.
- Константинов А. С., Пушкарь В. Я., Аверьянова О. В. Влияние колебаний абиотических факторов на метаболизм некоторых гидробионтов // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 6. С. 728—734.

- Кузнецов Л. Л., Шошина Е. В. Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики). Апатиты, 2003. 308 с.
- Радченко И. Г., Ильяхи Л. В. Рост и фотосинтетическая активность диатомовой водоросли *Thalassiosira weissflogii* при снижении солености // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 3. С. 306—313.
- Спектров К. С., Строганов Б. П. Механизмы, обеспечивающие устойчивость морских и пресноводных водорослей к изменению осмотического давления окружающей среды // Физиол. раст. 1979. Т. 26. № 5. С. 967—977.
- Стриж И. Г., Попова Л. Г., Баллокин Ю. В. Физиологические аспекты адаптации морской микроводоросли *Tetraselmis (Platimonas) viridis* к различной солености среды // Физиол. раст. 2004. Т. 51. № 2. С. 197—204.
- Тропин И. В., Радзинская Н. В., Воскобойников Г. М. Влияние изменения солености на дыхание и структуру клеток талломов бурых водорослей литорали Баренцева моря // Изв. РАН. Сер. Биол. 2003. № 1. С. 48—56.
- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974. 201 с.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 287 с.
- Dring M. J., Brown F. A. Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion: a renewed search for physiological causes of zonation // Mar. Ecol. Prod. Ser. 1982. Vol. 8. P. 301—308.
- Johnson A. M., Raven J. A. The analysis of photosynthesis in air and water in *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. // Oceanologia. 1986. Vol. 69. P. 288—295.
- Johnson W. S., Gigon A., Gulman S. L., Moony H. A. Comparative phototysntetic capacities in intertidal algae under exposed and immerged conditions // Ecology. 1974. Vol. 55. P. 450—453.
- Kirst G. O. Salinity tolerance of eukaryotic marine algae // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1990. Vol. 41. P. 21—53.
- Madsen T. V., Maberly S. C. A comparison of air and water as environments for photosynthesis by the intertidal algae *Fucus spiralis* (Phaeophyta) // J. Phycol. 1990. Vol. 26. P. 24—30.
- Oates B. R., Murray S. N. Photosynthesis, dark respiration and desiccation resistance of the intertidal seaweeds *Hesperophycus harveyanus* and *Pelvetia fastigiata* f. *gracilis* // J. Phycol. 1983. Vol. 19. P. 371—380.
- Quadir A., Harrison P. J., De Wreede R. E. The effects of emergence on the photosynthesis and the respiration of marine macrophytes // Phycologia. 1979. Vol. 18. P. 83—88.
- Rietema H. Evidence for ecotypic divergence between *Phycodris rubens* populations from the Baltic and North Sea // Bot. Mar. 1991. Vol. 34. P. 375—381.
- Strömngren T. Apical elongation of furoid algae exposed to low salinity // Aqu. bot. 1994. Vol. 49. N 1. P. 67—94.
- Write P. J., Reed R. H. Effects of osmotic stress on gamete size, rhizoid initiation and germling growth in furoid algae // Br. Phycol. J. 1990. Vol. 25. P. 149—155.

SUMMARY

The galotolerance of *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum* (Fucaeeae, Phaeophyta) was investigated in laboratory conditions in mediums of constant (1—34 ‰) and variable salinity (33/25, 33/15 and 33/5 ‰), which is close to salinity conditions registered near the Murmansk coast of the Barents Sea. It was found out that the most galotolerant *F. vesiculosus* demonstrated maximum growth rates at variable salinity. *F. serratus* occurring in lower litoral zone and in upper sublittoral zone is susceptible not only to sweetening, but also to abrupt salinity changes. *A. nodosum* and *F. distichus* occupying an intermediate position on the littoral between *F. vesiculosus* and *F. serratus* are resistant to salinity changes. We concluded that *F. distichus* and *A. nodosum* can survive in the zones of marine and fresh waters mixing due to fluctuations of the factor and periods of more favorable marine salinity. The lower limits of resistance to constant values of salinity are 15 ‰ for *A. nodosum*, and 10 ‰ for *F. distichus*.