

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ЛИТОРАЛЬНЫХ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ *FUCUS SERRATUS* LINNAEUS, 1753 И *FUCUS DISTICHUS* LINNAEUS, 1767, ПРОИЗРАСТАВШИХ НА ПЛАНТАЦИИ-БИОФИЛЬТРЕ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ¹

© 2014 г. И. В. Рыжик, М. В. Макаров, Г. М. Воскобойников

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, Мурманск 183010

e-mail: alaria@yandex.ru

Статья принята к печати 6.06.2013 г.

Исследованы физиологические параметры (скорость роста, удельная площадь, интенсивность фотосинтеза, метаболическая активность клеток, содержание фотосинтетических пигментов, сухих веществ и растворимых флоротаннинов) литоральных бурых водорослей *Fucus serratus* и *F. distichus*, произраставших на плантации-биофилт্রে в Баренцевом море. Показана возможность обитания этих видов в погруженном состоянии на глубине до 5 м. Установлено, что длительность выживания растений при отсутствии приливо-отливного цикла зависит от степени их обрастания эпибионтами и наличия фитофагов. Для долговременного выращивания водорослей на плантации-биофилт্রে необходимо подвергать фукоиды периодическому осушению.

Ключевые слова: *Fucus serratus*, *Fucus distichus*, фотосинтетические пигменты, интенсивность фотосинтеза, метаболическая активность клеток, скорость роста, плантация-биофилтър.

Physiological state of intertidal brown seaweeds *Fucus serratus* Linnaeus, 1753 and *Fucus distichus* Linnaeus, 1767 cultivated on a biofiltration system in the Barents Sea. I. V. Ryzhik, M. V. Makarov, G. M. Voskoboinikov (Murmansk Marine Biological Institute, Kola Science Center, Russian Academy of Sciences, Murmansk 183010)

We investigated the physiological parameters (growth rate, specific area, photosynthesis rate, cell metabolic activity, contents of photosynthetic pigments, dry matter, and soluble phlorotannins) of the intertidal brown seaweeds *Fucus serratus* and *F. distichus* cultivated in the Barents Sea for oil biofiltration purposes. The possibility of their existence submerged to 5 m deep is shown. The duration of survival of the plants in the absence of a tide cycle depended on the degree of fouling and the presence of phytophages. For long-term growing of seaweeds on vertical ropes, fucoids need to be subjected to periodic desiccation. (Biologiya Morya, 2014, vol. 40, no. 2, pp. 131–136).

Keywords: *Fucus serratus*, *Fucus distichus*, photosynthetic pigments, photosynthetic rate, cell metabolic activity, growth rate, biofiltration system.

В настоящее время усиление антропогенной нагрузки (рост портовых городов, транспортировка, переработка газоконденсата, нефти и нефтепродуктов) приводит к загрязнению прибрежных морских акваторий, что губительно влияет на морскую биоту. Широко используемые боновые заграждения лишь на некоторое время задерживают распространение нефтепродуктов по поверхности, не затрагивая глубинные слои воды. Применяемые реагенты оказывают негативное воздействие на большинство видов гидробионтов.

Сотрудниками лаборатории альгологии Мурманского морского биологического института (ММБИ) КНЦ РАН разработана плантация-биофилтър для очистки морской воды от нефтяного загрязнения на основе искусственной симбиотической ассоциации "водоросли – углеводородокисляющие бактерии" (Патент RU 2375315). Плантация препятствует распространению нефтяного пятна, выступая в качестве бонового заграждения, ассоциация "водоросли – углеводородокисляющие бактерии" значительно ускоряет разложение

нефтепродуктов. В арктических регионах в качестве водорослевой составляющей плантации предлагается использовать доминантные виды бурых макрофитов: литоральные *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus* и сублиторальную *Saccharina latissima*. Установлено, что данные водоросли достаточно устойчивы к нефтяному загрязнению (Биологические аспекты..., 1988; Driskell et al., 2001; Степаньян, 2002; Степаньян, Воскобойников, 2006; Воскобойников и др., 2007).

Сублиторальный вид *S. latissima* хорошо растет на плантации, но отсутствие приливо-отливных циклов (и связанных с ними периодов осушения, значительных колебаний температуры, освещения, изменения гидродинамического режима) может пагубно сказаться на жизнеспособности литоральных фукоидов. Экспериментальные исследования показали, что наличие приливо-отливного цикла не обязательно для фукусовых водорослей (McLachlan et al., 1971) и что *F. vesiculosus* в Белом и Балтийском морях обитает на глубине до 10 м (Возжинская, 1986; Russell et al., 1998; Gylle

¹ Работа выполнена по проекту ОБН РАН "Биологические ресурсы России".

et al., 2009, 2011). Однако в Баренцевом море осушение является необходимым условием для длительного (более 3 мес.) произрастания этого вида. При отсутствии осушения растения зарастают эпибионтами и разрушаются фитофагами (Макаров и др., 2012).

Цель настоящего исследования – оценка и сравнение морфофункционального состояния литоральных бурых водорослей *F. distichus* и *F. serratus*, произраставших на плантации-биофилтре и в естественных условиях. Полученные данные позволят выявить виды водорослей, наиболее пригодные для использования в санитарной марикультуре.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено на биостанции ММБИ КНЦ РАН в летне-осенний период (июль–октябрь) 2011 и 2012 гг. Водоросли находились на экспериментальной плантации, расположенной в губе Зеленецкая Баренцева моря (69.07° с.ш., 37.04° в.д.).

Целье талломы *Fucus serratus* и *F. distichus* приблизительно одного возраста (6–8 дихотомических ветвлений) отбирали из естественных зарослей (каменисто-песчаная литораль, 3–4-я степень прибойности) и закрепляли на вертикальных канатах плантации, располагавшейся в 50 м от места сбора материала. Исследование проводили в два этапа. В 2011 г. анализировали скорость роста, внешний вид, морфологию и обрастание эпибионтами водорослей, которые в течение 3 мес. (июль–октябрь) находились на глубинах 0, 0.5, 2, 5, 10 и 15 м. В 2012 г. определяли интенсивность фотосинтеза, содержание фотосинтетических пигментов, растворимых флоротаннинов, метаболическую активность клеток, содержание сухого вещества и удельную площадь водорослей, находившихся 3 мес. (июль–октябрь) на глубинах 0 и 5 м. Полученные результаты сравнивали с показателями этих же водорослей из естественных фитоценозов.

Относительную скорость роста определяли по изменению площади апикальных частей таллома. Для этого у растений, произраставших в течение 3 мес. на определенной глубине, отрезали апексы ($n = 30$ экз.) и измеряли их площадь, затем апексы в прозрачных перфорированных контейнерах помещали на 7 сут на ту же глубину. Площадь апексов измеряли с помощью компьютерной программы анализа изображения (ВидеоТесТ 4.0). Относительную скорость роста (прирост площади, %/сут) определяли по формуле:

$$V = (\ln S_2 - \ln S_1) / T \times 100\%,$$

где S_2 и S_1 – конечная и начальная площадь растений; T – продолжительность эксперимента (Фотосинтез и биопродуктивность..., 1989).

Интенсивность видимого фотосинтеза водорослей определяли по изменению содержания кислорода в воде за период их инкубации. Для этого целое растение (массой около 6 г), находившееся на известной глубине, очищали от обрастателей и помещали на той же глубине в прозрачную емкость объемом 1.5 л на 1 ч. Содержание кислорода в воде до и после инкубации таллобов определяли йодометрическим методом по Винклеру (Лурье, 1973). Измерения проводили в трех повторностях. Интенсивность фотосинтеза рассчитывали в мкг O_2 на 1 г сырой массы таллома в час с учетом "холостой" пробы (изменение концентрации кислорода в емкости без водоросли), находившейся в тех же условиях.

Содержание сухого вещества в апикальных частях таллобов водорослей оценивали после высушивания предварительно взвешенных высечек в сушильном шкафу при температуре 105°C в течение 24 ч. Взвешивали высечки на весах с точностью до 0.001 г. Удельную площадь водорослей определяли по соотношению площади и массы апикальных частей таллобов.

Качественный и количественный состав пигментов водорослей исследовали по модифицированным методикам (Пигменты..., 1964; Ли, 1978; Маслова и др., 1986). Содержание хлорофиллов *a* и *c* определяли в смеси пигментов спектрофотометрически по принятым формулам (Jeffrey, Humphrey, 1975). Разделение каротиноидов (β -каротин, виолаксантин, фукоксантин) проводили методом бумажной хроматографии. Количество пигментов определяли с помощью спектрофотометра "Specord UV-VIS" (Carl Zeiss, Германия). Концентрацию пигментов определяли из расчета на 1 мм² площади апикальной части таллома.

Содержание растворимых флоротаннинов в апикальных частях таллобов водорослей оценивали по методу Суэйна и Хиллиса (Методы..., 1975).

Метаболическую активность клеток апикальных частей таллобов водорослей определяли тетразолиевым методом (Vistica et al., 1991), модифицированным для фукусовых водорослей (Рыжик, 2013). Расчет производили на 1 г сырой массы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состояние водорослей, произраставших на плантации

Эпибионты на поверхности водорослей поселялись в течение первого месяца произрастания растений на плантации. Так как эксперименты начинались во второй половине лета, в эпибиозе были только животные.

Водоросли, находившиеся в поверхностном слое воды (0–0.5 м), по внешнему виду не отличались от растений из естественных зарослей. На водорослях, произраставших на большей глубине (до 2 м), встречались единичные мелкие особи гидроида *Obelia geniculata* и двустворчатого моллюска *Mytilus edulis*. Растения с глубины 2–5 м имели более темную окраску, на них поселилось большое количество гидроидов и мидий, в обрастании отмечены также брюхоногие моллюски, в основном *Epheria vincta* и редко *Margarites helacinus*. Разрушения таллобов не наблюдалось.

На глубине более 5 м водоросли обильно обросли гидроидами, присутствовали колонии мшанок *Lichenopora verrucaria* (Fabricius, 1780) и *Electra pilosa* (Linnaeus, 1768). Апикальные части таллобов начинали разрушаться, на стволиках в большом количестве поселились мидии. По внешнему виду (количество обрастателей, цвет таллома, наличие повреждений и т.д.) талломы *F. serratus* выглядели более жизнеспособными, чем *F. distichus*.

Скорость роста

Скорость роста таллобов у обоих видов водорослей на плантации была одинаковой: около 1.4%/сут на поверхности и около 0.4%/сут на глубине 15 м. С глу-

биной скорость роста *F. distichus* снижалась ступенчато, а *F. serratus* – плавно (рис. 1).

Интенсивность фотосинтеза

Интенсивность видимого фотосинтеза у *F. serratus* была в 2–3 раза выше, чем у *F. distichus*. На поверхности плантации интенсивность фотосинтеза у обоих видов была значительно выше. И хотя на глубине 5 м данный показатель снижался, в целом у водорослей с плантации он был равен таковому у растений из природных зарослей (контроль 0 м) или выше (рис. 2).

Содержание сухого вещества и удельная площадь

В естественных условиях содержание сухого вещества у обоих видов водорослей не различалось и составляло около 21%. На плантации у *F. serratus* этот показатель достоверно снижался, а у *F. distichus* – увеличивался (рис. 3А). Данные изменения не связаны с обводнением талломов, о чем может свидетельствовать достоверное ($P < 0.05$) увеличение их удельной площади (рис. 3Б), которую рассчитывали на сырую массу. У *F. serratus* повышение удельной площади было обу-

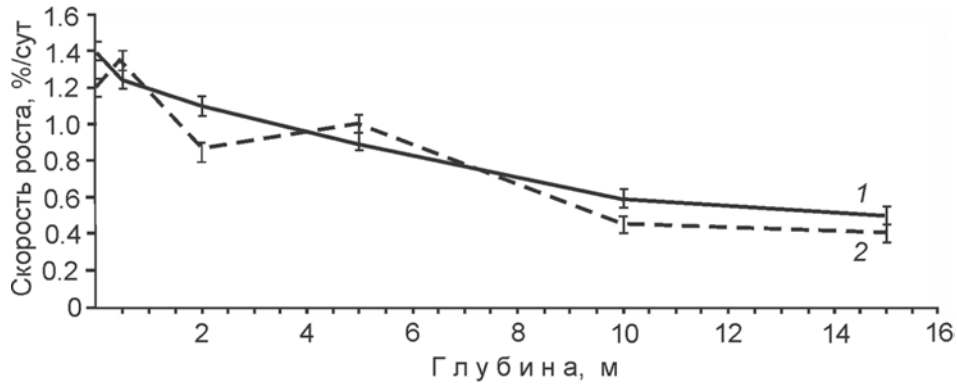


Рис. 1. Скорость роста *Fucus serratus* (1) и *F. distichus* (2) на разной глубине.

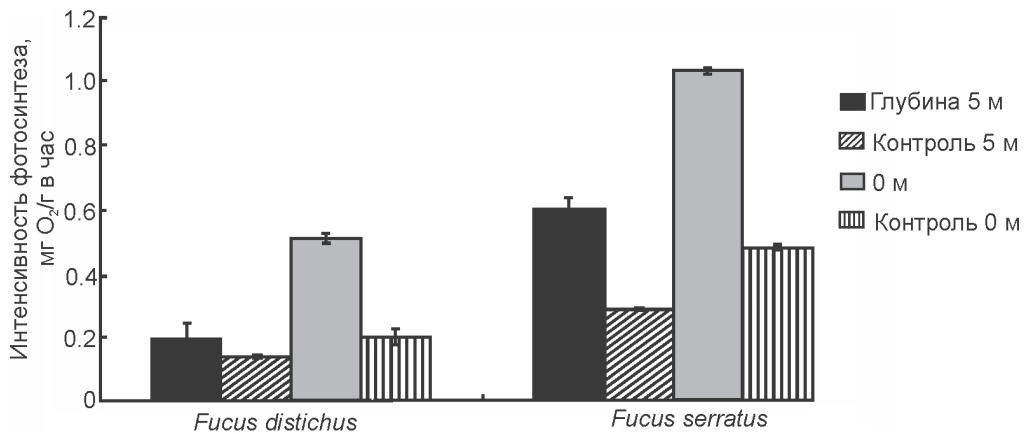


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза водорослей при выращивании на плантации.

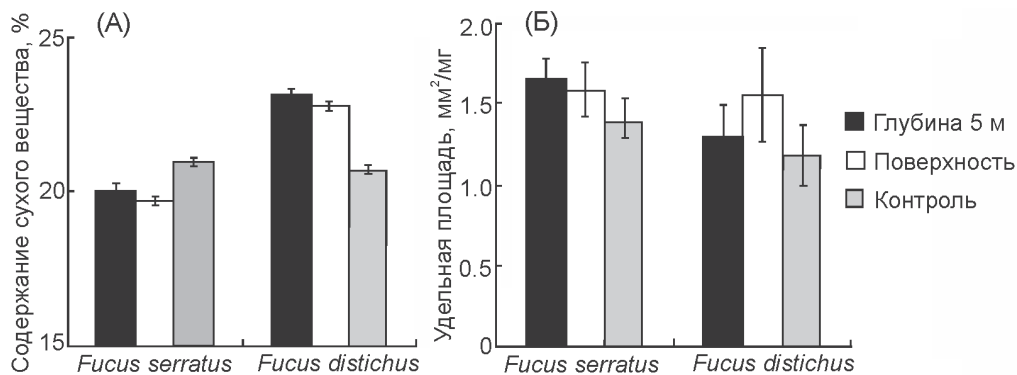


Рис. 3. Содержание сухого вещества в апикальных частях талломов *Fucus serratus* и *F. distichus* (А) и их удельная площадь (Б) на плантации и в естественных условиях (контроль).

словлено снижением сухих веществ, у *F. distichus* – более быстрым приростом площади по сравнению с массой.

Содержание фотосинтетических пигментов

У обоих видов водорослей в естественных условиях содержание фотосинтетических пигментов в апикальных частях талломов было примерно одинаковым (0.29 ± 0.03 мкг/мм² – у *F. serratus* и 0.34 ± 0.03 мкг/мм² – у *F. distichus*). На плантации содержание пигментов в талломах водорослей было выше. И если для растений, произраставших на поверхности, различия с контролем были недостоверны, то для талломов с глубины 5 м они были существенными (рис. 4).

Содержание растворимых флоротаннинов

Содержание растворимых флоротаннинов у растений с глубины 5 и 0 м не различалось и составляло 6.7 мкг/г сырой массы. Сходное количество флоротаннинов отмечено в этот же период и у растений из естественных зарослей (около 6.8 мкг/г сырой массы).

Метаболическая активность клеток

Метаболическая активность клеток апикальных частей талломов *F. distichus* и *F. serratus* из естественных

условий и произраставших на плантации на глубине 5 м оказалась примерно одинаковой. У растений, произраставших на плантации в поверхностном слое воды, этот показатель был в 2–2.5 раза ниже (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку *Fucus distichus* и *F. serratus* являются близкородственными видами и в Баренцевом море обитают практически в одинаковых условиях, их ответная реакция на изменение факторов среды оказалась сходной. *F. distichus* произрастает несколько выше и, вероятно, является более светолюбивым видом. Возможно, с этим связано ступенчатое изменение скорости роста данного вида при увеличении глубины. Этот показатель (при отсутствии лимитирующих факторов) напрямую зависит от интенсивности фотосинтеза. Снижение скорости роста растений обоих видов связано с уменьшением освещенности. Однако и на глубине 15 м они сохраняли ростовую активность, что свидетельствует о возможности их произрастания в сублиторальной зоне Баренцева моря.

Интенсивность видимого фотосинтеза у *F. serratus* в природных условиях была более чем в 2 раза выше, чем у *F. distichus*. При произрастании на плантации в поверхностном слое воды интенсивность фотосинтеза у

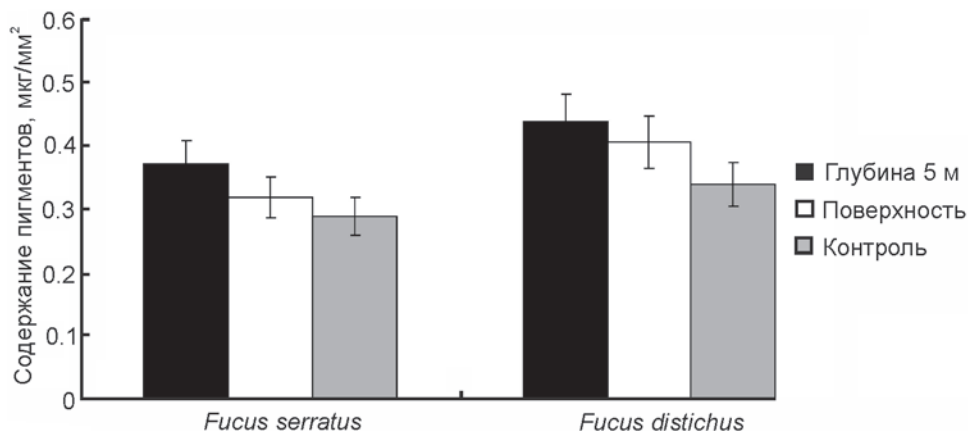


Рис. 4. Содержание фотосинтетических пигментов в апикальных частях талломов *Fucus serratus* и *F. distichus* на плантации и в естественных условиях (контроль).

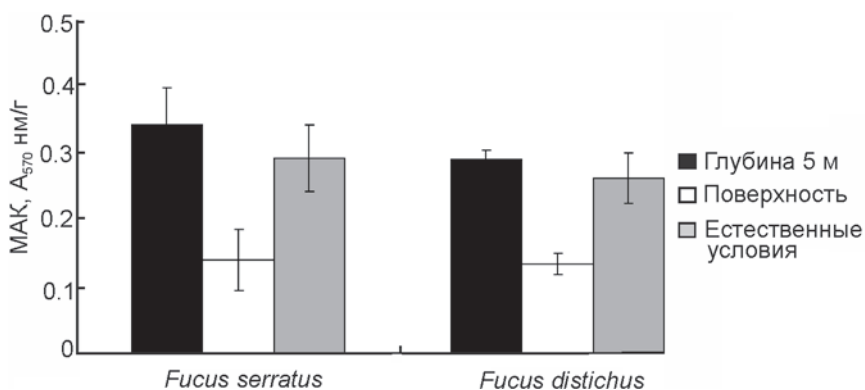


Рис. 5. Метаболическая активность клеток (МАК) *Fucus serratus* и *F. distichus* на плантации и в естественных условиях.

обоих видов значительно повышалась вследствие наличия "бликового" освещения (Greene, Gerard, 1990; Wing, Patterson, 1993), что было показано также для *Fucus vesiculosus* (Макаров и др., 2012). У исследованных нами растений, находившихся на глубине 5 м, данный показатель снижался, что может быть связано с уменьшением доступной ФАР, уровень которой в губе Зеленецкая на глубине 5 м в 10 раз ниже, чем на поверхности (Макаров и др., 2012). Однако и на такой глубине интенсивность фотосинтеза адаптированных растений оказалась выше (*F. serratus*) или была равна (*F. distichus*) фотосинтезу растений из естественных мест обитания.

Увеличение содержания фотосинтетических пигментов с глубиной – хорошо изученная адаптивная перестройка фотосинтетического аппарата (ФСА), связанная со снижением интенсивности освещения (Brown, Richardson, 1968; Ramus et al., 1977; Dring, 1986; Титлянов и др., 1987; Макаров, 2010). Однако у обоих изученных видов не выявлено перестроек ФСА в виде изменения размеров или структуры светособирающего комплекса (ксантосомы), как это происходит у *F. vesiculosus* (Макаров, 2010; Макаров и др., 2012). В данном случае наблюдалось постоянство размеров ксантосомы (соотношение ХлА/ХлС + фукоксантин достоверно не изменялось и составляло около 0.5) или структуры данного комплекса (соотношения ХлА/ХлС и ХлА/фукоксантин были постоянными и равными 1). Соотношение суммы хлорофиллов и каротиноидов также не изменялось и составляло 1.7. Ранее было установлено, что при изменении условий освещения ФСА бурых водорослей более стабилен, чем красных и зеленых, причем наблюдается обратная зависимость этого показателя от глубины естественного обитания водоросли (Макаров, 2010).

Еще одним свидетельством адаптивных перестроек, происходящих при увеличении глубины произрастания растений, является повышение метаболической активности клеток водорослей, что было показано и для *F. vesiculosus* (Макаров и др., 2012).

Таким образом, в результате исследования функционального состояния двух видов фукусовых водорослей выявлена их принципиальная способность произрастать при отсутствии периодического осушения. Однако продолжительные эксперименты в природных условиях показали, что для баренцевоморских фукоидов данная способность не реализуется, поскольку, находясь длительное время на плантации, они становятся субстратом для эпифитных водорослей и беспозвоночных.

Ключевые механизмы самозащиты водорослей от обрастателей – это выделение различных химических веществ и активизация процессов роста (McNaughton, 1983; Nay, Fenical, 1988; Honkanen, Jormalainen, 2005). Основными химическими веществами, защищающими водоросли от эпифитов и травоядных животных, являются флоротаннины (Targett, Arnold, 1998; Nagayama et al., 2003), синтез которых зависит от интенсивности освещения (Jennings, Steinberg, 1997; Winkel-Shirley, 2002; Koivikko et al., 2005). Увеличение с глубиной

количества эпифитов и фитофагов на поверхности водорослей может быть связано с недостаточным содержанием таннинов. К тому же, при обрастании водорослей такими видами эпифитов, как мшанки, снижается не только уровень освещения, но и площадь активной поверхности, через которую осуществляется обмен со средой, в результате чего значительно замедляется физиологическая активность клеток базифитов. Кроме того, некоторые животные, например брюхоногие моллюски, повреждают талломы, что вызывает разрушение и обрыв растений.

Синтез фенольных соединений у водорослей в естественных условиях является ритмическим процессом. Установлено, что у *F. vesiculosus* в Баренцевом море их содержание увеличивается в весенний и летний периоды до 14.40 мкг/г сырой массы, а с августа по октябрь снижается с 10.04 до 6.70 мкг/г сырой массы (наши неопубликованные данные). Сходные изменения отмечены и для *F. vesiculosus*, обитающего у берегов Канады (Connan et al., 2004). У некоторых видов водорослей и высших растений синтез таннинов увеличивается при наличии травоядных животных или обрастателей (Steinberg, 1992; Pavia et al., 1997; Honkanen, Jormalainen, 2002). В данном исследовании стимуляции выработки таннинов в ответ на воздействие эпифитов и травоядных животных не отмечено. Произрастание же фукусовых водорослей в сублиторальной зоне Балтийского, Норвежского и Белого морей можно объяснить их адаптированностью к местным условиям. Причем обитающие в этих морях виды отличаются от баренцевоморских по морфологическим и физиологическим признакам (Возжинская, 1986; Ruuskanen, Vaèck, 1999; Johannesson, André, 2006). В Баренцевом море основной способ защиты фукусовых водорослей от обрастателей – это поселение в литоральной зоне, поскольку многие эпифиты не выдерживают осушения.

Нами установлена принципиальная возможность существования фукусовых водорослей Баренцева моря на глубине до 5 м без осушения. Анализ морфофункциональных показателей *F. serratus*, *F. distichus* (данное исследование) и *F. vesiculosus* (Макаров и др., 2012) показал, что их можно использовать в качестве водорослевой составляющей плантации-биофильтра. Это обусловлено способностью данных видов создавать устойчивую и эффективную симбиотическую ассоциацию с нефтеокисляющими бактериями. Для увеличения срока службы санитарной плантации рекомендуется подвергать каналы с водорослями периодическому осушению с целью подавления развития эпифитов и фитофагов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биологические аспекты загрязнения морской среды. Киев: Наукова думка. 1988. 156 с.
- Возжинская В.Б. Донные макрофиты Белого моря. М.: Наука. 1986. 191 с.
- Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Рыжик И.В., Малавенда С.В. Влияние абиотических факторов на структуру фитоценозов, морфологические и физиологические

- особенности водорослей-макрофитов Баренцева моря // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. Владивосток: Дальнаука. 2007. С. 357–386.
- Ли Б.Д. Экологические аспекты фотосинтеза морских растений. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. 1978. С. 38–54.
- Лурье Ю.Ю. Унифицированные методы анализа вод. 2-е изд. М.: Химия. 1973. 376 с.
- Макаров М.В. Адаптация водорослей Баренцева моря к условиям освещения: Автореф. дис.... докт. биол. наук. Мурманск. 2010. 51 с.
- Макаров М.В., Рыжик И.В., Воскобойников Г.М. Влияние губины произрастания на морфофизиологические показатели *Fucus vesiculosus* L. Баренцева моря // Альгология. 2012. Т. 22, № 4. С. 345–360.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиол. раст. 1986. Т. 33, № 3. С. 615–619.
- Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. Киев: Наукова думка. 1975. 247 с.
- Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследований. М.; Л.: Наука. 1964. 120 с.
- Рыжик И.В. Оценка метаболической активности клеток фукусовых водорослей тетразолиевым методом // Альгология. 2013. Т. 23, № 1. С. 10–19.
- Степаньян О.В. Действие нефти и нефтепродуктов на развитие *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae, Fucales) // Материалы XX конф. молодых ученых ММБИ. Мурманск: Изд-во ММБИ КНЦ РАН. 2002. С. 153–160.
- Степаньян О.В., Воскобойников Г.М. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфофункциональные особенности морских макроводорослей // Биол. моря. 2006. Т. 32, № 4. С. 241–248.
- Тутлянов Э.А., Колмаков П.В., Лелеткин В.А., Воскобойников Г.М. Новый тип адаптации водных растений к свету // Биол. моря. 1987. № 2. С. 48–57.
- Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения. М.: Агропромиздат. 1989. 460 с.
- Brown T.E., Richardson F.L. The effect of grown environment on the physiology of algae: light intensity // J. Phycol. 1968. Vol. 4. P. 38–54.
- Connan S., Goulard F., Stiger V. et al. Interspecific and temporal variation in phlorotannin levels in an assemblage of brown algae // Bot. Mar. 2004. Vol. 47. P. 410–416.
- Dring M.J. Pigment composition and photosynthetic action spectra of sporophytes of *Laminaria* (Phaeophyta) grown in different light qualities and irradiances // Brit. Phycol. J. 1986. Vol. 21. P. 199–207.
- Driskell W.B., Ruesink J.L., Lees D.C. et al. Long-term signal of disturbance: *Fucus gardneri* after the Exxon Valdez oil spill // Ecol. Appl. 2001. Vol. 11. P. 815–827.
- Greene R.M., Gerard V.A. Effects of high-frequency light fluctuations on growth and photo-acclimation of the red alga *Chondrus crispus* // Mar. Biol. 1990. Vol. 105. P. 337–344.
- Gylle A.M., Nygard C.A., Ekelund N.G.A. Desiccation and salinity effects on marine and brackish *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) // Phycologia. 2009. Vol. 48. P. 156–164.
- Gylle A.M., Rantamaki S., Ekelund N.G.A., Tyystjarvi E. Fluorescence emission spectra of marine and brackish-water ecotypes of *Fucus vesiculosus* and *Fucus radicans* (Phaeophyceae) reveal differences in light-harvesting apparatus // J. Phycol. 2011. Vol. 47. P. 98–105.
- Hay M.E., Fenical W. Marine plant-herbivore interactions: the ecology of chemical defense // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1988. Vol. 19. P. 111–145.
- Honkanen T., Jormalainen V. Within-alga integration and compensation: effects of simulated herbivory on growth and reproduction of the brown alga, *Fucus vesiculosus* // Int. J. Plant Sci. 2002. Vol. 163. P. 815–823.
- Honkanen T., Jormalainen V. Genotypic variation in tolerance and resistance to fouling in the brown alga *Fucus vesiculosus* // Oecologia. 2005. Vol. 144. P. 196–205.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. 1975. Vol. 167. P. 191–194.
- Jennings J.G., Steinberg P.D. Phlorotannins versus other factors affecting epiphyte abundance on the kelp *Ecklonia radiata* // Oecologia. 1997. Vol. 109. P. 461–473.
- Johannesson K., André C. Life on the margin: genetic isolation and diversity loss in a peripheral marine ecosystem, the Baltic Sea // Mol. Ecol. 2006. Vol. 15. P. 2013–2029.
- Koivikko R., Loponen J., Honkanen T., Jormalainen V. Contents of soluble, cell-wall-bound and exuded phlorotannins in the brown alga *Fucus vesiculosus*, with implications on their ecological functions // J. Chem. Ecol. 2005. Vol. 31. P. 195–212.
- McLachlan J., Chen L.C.-M., Edelstein T. The culture of four species of *Fucus* under laboratory conditions // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. P. 1463–1469.
- McNaughton S.J. Compensatory plant growth as a response to herbivory // Oikos. 1983. Vol. 40. P. 329–336.
- Nagayama K., Shibata T., Fujimoto K. et al. Algicidal effect of phlorotannins from the brown alga *Ecklonia kurome* on red tide microalgae // Aquaculture. 2003. Vol. 218. P. 601–611.
- Pavia H., Cervin G., Lindgren A., Åberg P. Effects of UVB radiation and simulated herbivory on phlorotannins in the brown alga *Ascophyllum nodosum* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. Vol. 157. P. 139–146.
- Ramus J., Lemons F., Zimmerman C. Adaptation of light-harvesting pigments to downwelling light and the consequent photosynthetic performance of the eulittoral rockweeds *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* // Mar. Biol. 1977. Vol. 42. P. 293–303.
- Russell G., Ruuskanen A., Kiirikki M. Sunlight, shade and tidal night: photoadaptation in *Fucus vesiculosus* L. // Sarsia. 1998. Vol. 83. P. 381–386.
- Ruuskanen A., Baëck S. Morphological variation of northern Baltic *Fucus vesiculosus* // Ophelia. 1999. Vol. 50. P. 43–59.
- Steinberg P.D. Geographical variation in the interaction between marine herbivores and brown algal secondary metabolites // Ecological roles of marine natural products. New York: Cornell Univ. Press. 1992. P. 51–92.
- Targett N.M., Arnold T.M. Predicting the effects of brown algal phlorotannins on marine herbivores in tropical and temperate oceans // J. Phycol. 1998. Vol. 34. P. 195–205.
- Vistica D., Skehan Ph., Scudiero D. et al. Tetrazolium-based assays for cellular viability: a critical examination of selected parameters affecting formazan production // Cancer Res. 1991. Vol. 51. P. 2515–2520.
- Wing S.R., Patterson M.R. Effects of wave-induced lightflecks in the intertidal zone on photosynthesis in the macroalgae *Postelsia palmaeformis* and *Hedophyllum sessile* (Phaeophyceae) // Mar. Biol. 1993. Vol. 116. P. 519–525.
- Winkel-Shirley B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress // Curr. Opin. Plant Biol. 2002. Vol. 5. P. 218–223.