

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *UNDARIA PINNATIFIDA* (HARVEY) SURINGAR, 1873 (PHAEOPHYCEAE: LAMINARIALES) В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2012 г. С. Ю. Шибнева, А. В. Скрипцова

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690059
e-mail: licht_gestalt@mail.ru

Статья принята к печати 29.03.2012 г.

Исследована внутривидовая морфологическая изменчивость бурой водоросли *Undaria pinnatifida* в зал. Петра Великого Японского моря. Сравнение морфологии водорослей из восьми районов этого залива, различающихся степенью прибойности, интенсивностью водообмена и освещения, позволило выделить три фенотипически различные группы популяций *U. pinnatifida*. Дискриминантный анализ совокупности морфометрических параметров показал, что наиболее значимый вклад в разграничение выделенных групп вносят ширина нерассеченной части пластины и длина стволика. Установлено, что ширина пластины и ее нерассеченной части зависят, главным образом, от интенсивности водообмена, тогда как на длину стволика и общую длину таллома влияют уровень освещенности и степень прибойности.

Ключевые слова: морфологическая изменчивость, водообмен, освещенность, *Undaria pinnatifida*, зал. Петра Великого, Японское море.

Morphological variability of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873 (Phaeophyceae: Laminariales) in Peter the Great Bay, Sea of Japan. S. Yu. Shibneva, A. V. Skriptsova (A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690059)

Morphological variability of the brown alga *Undaria pinnatifida* was studied in Peter the Great Bay (Sea of Japan). Comparison of the morphology of algae growing at eight sites of the bay with different water movement revealed three phenotypically different population groups. Discriminant analysis of a set of morphological traits demonstrated that the width of the undivided part of the lamina and the stipe length make the most significant contribution to the discrimination of the detected groups. Analysis of the environmental dependence of morphological traits showed that lamina width and width of undivided part of lamina generally depend on water movement intensity, whereas stipe length and thallus length are influenced by light intensity and surf degree. (Biologiya Morya, 2012, vol. 38, no. 5, pp. 370–380).

Key words: morphological variability, water movement, light, *Undaria pinnatifida*, Peter the Great Bay, Sea of Japan.

Морфологическая изменчивость в пределах вида прослеживается у многих морских макрофитов. Это достаточно распространенное явление, которое проявляется либо только на уровне фенотипа, отражая особенности приспособления организма к условиям обитания, либо имеет генетическую закрепленность, выраженную на уровне экотипа и генетически детерминированной популяции.

Фенотипическая пластичность морских макроводорослей рассматривается как ответная реакция организма на внешние факторы среды, ведущими среди которых являются водообмен, освещенность и концентрация биогенных элементов в окружающей среде (Хайлов, Парчевский, 1983; Ковардаков и др., 1985; Blanchette et al., 2002). Движение воды может оказывать на морские макрофиты как прямое механическое воздействие, определяя их устойчивость к повреждениям и ориентацию в пространстве, так и опосредованное – изменяя интенсивность поступления биогенных элементов к поверхности слоевищ. Механическое воздействие часто носит

негативный характер: при движении воды повреждаются верхушки растений и их ветви, макрофит отрывается от субстрата или смещается в пространстве вместе с субстратом (Kawamata, 2001). Воздействие движения воды особенно заметно при большой скорости течения или высокой степени прибойности. Морфологические адаптации к стрессовому воздействию движения воды, как правило, заключаются в формировании более длинных и узких талломов (Wing et al., 2007; Koehl et al., 2008), прочного толстого стволика и плоской пластины (Fowler-Walker et al., 2006; Haring, Carpenter, 2007; Koehl et al., 2008). Иногда адаптации направлены на уменьшение общих размеров таллома (Blanchette, 1997; Blanchette et al., 2002) и снижение его плавучести (Stewart, 2006). Между тем, при увеличении интенсивности водообмена значительно усиливается химический обмен макрофитов со средой, благодаря быстрой смене прилегающего к растению слоя воды, обедненного биогенами и содержащего продукты метаболизма водоросли, на чистую воду, обогащенную элементами минерального питания (Williams,

Carpenter, 1998; Hurd, Pilditch, 2011). Таким образом, сильный водообмен ускоряет рост растения и способствует формированию более крупных талломов, если прочие факторы не лимитируют развитие организма, а механическое воздействие воды не является стрессовым (Thomas, Cornelisen, 2003; Barr et al., 2008).

Интенсивность света – не менее важный фактор внешней среды, определяющий морфологию водорослей (Haring, Carpenter, 2007; Monro et al., 2007; Enriquez et al., 2009). Увеличение глубины произрастания и, соответственно, уменьшение освещенности приводят к формированию у пластинчатых форм длинных, тонких и плоских талломов, что способствует более эффективному улавливанию света макрофитами (Gerard, 1988). Необходимо отметить, что в естественных условиях водообмен и освещенность воздействуют на организм комплексно, а степень влияния каждого из этих факторов зависит от особенностей условий обитания. Так, на участках литорали и верхней сублиторали решающую роль в формообразовании играет движение воды (Хайлов, Парчевский, 1983), на больших глубинах, где стрессовое воздействие движения воды относительно невелико, определяющим фактором в развитии растений становится освещенность (Haring, Carpenter, 2007).

На Дальнем Востоке России *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, 1873 является потенциально промысловым видом. Морфология талломов данного вида – характерный показатель их качества с точки зрения практической значимости (Nanba et al., 2009). В связи с этим знание причин морфологической изменчивости *U. pinnatifida* может способствовать выбору районов с наиболее оптимальным соотношением внешних факторов среды при ее культивировании.

Ранее в пределах вида *U. pinnatifida* были выделены две формы, которые хорошо распознаются на основе морфологических различий: *f. typica* Yendo и *f. distans* (Miyabe, Okamura) Yendo (Yendo, 1911; Okamura, 1915). У формы *U. pinnatifida f. typica* (Yendo, 1911) короткий стволик, неглубоко рассеченная пластина, спорофилл часто сростается с ее основанием. Наличие промежуточной зоны между пластиной и спорофиллом – главный отличительный признак формы *U. pinnatifida f. distans*, которая характеризуется удлиненным стволиком, глубоко рассеченной пластиной и имеет большие спорофиллы, достигающие нижней части стволика (Okamura, 1915). Третья форма, *f. narutensis*, была описана Йендо (Yendo, 1911) как обладающая коротким стволиком и слабо складчатыми спорофиллами, которые сростаются с пластиной и образуют стерильные язычки из края спорофилла. Эта форма впоследствии была определена как крайнее выражение *f. typica* (Okamura, 1915).

В зал. Петра Великого внутривидовой полиморфизм *U. pinnatifida* ранее не изучался, хотя наши предварительные наблюдения показали, что в данном районе этот вид проявляет высокую морфологическую пластичность (Скрипцова, 2008; Shibneva, Skriptsova, 2010).

Поскольку места обитания популяций, различающихся морфологией, характеризуются неоднородностью факторов окружающей среды (Shibneva, Skriptsova, 2010), мы предположили, что морфологическая пластичность *U. pinnatifida* определяется условиями ее обитания.

Целью данного исследования являлось изучение межпопуляционной морфологической изменчивости *U. pinnatifida* в зал. Петра Великого и внешних факторов, ее обуславливающих. Исходя из этого мы попытались проследить изменчивость основных морфологических признаков данного вида в разных районах залива и определить зависимость их формирования от интенсивности водообмена и освещенности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для морфометрического анализа собран в 2000, 2004, 2006 и в 2008–2010 гг. в восьми районах зал. Петра Великого: в бухтах Соболев и Лазурная, у косы Дарагана (прол. Старка), у о-ва Энгельма и у мысов Андреева, Бутакова, Михельсона, Таранцева (рис. 1). Бурюю водоросль *Undaria pinnatifida* собирали с помощью легководолазного снаряжения с глубины 1–3(5) м в местах ее массового произрастания. Образцы отбирали в июне, когда талломы наиболее развиты. Для определения степени влияния освещенности в б. Лазурная и у мысов Андреева и Бутакова водоросли собирали в открытых и затененных местах обитания. Всего нами проанализировано около 300 слоевищ.

Морфометрический анализ проводили по следующим параметрам: общая длина таллома (TL) – расстояние от основания стволика (на границе с ризоидами) до верхушки ребра; длина стволика (StL) – расстояние от основания стволика (на границе с ризоидами) до участка таллома, где начинают формироваться лопасти длиной более 2 см (верхняя граница зоны деления); длина пластины (BL) – расстояние от участка таллома, где начинают формироваться лопасти длиной более 2 см, до верхушки ребра; ширина целой части пластины (WW) – расстояние по обе стороны от ребра в промежутках между лопастями, измеряется в средней части пластины; общая ширина пластины (BW) – максимальная ширина пластины с учетом длины лопастей по обе стороны от ребра (рис. 2). Кроме этого рассчитывали соотношения параметров, наиболее полно демонстрирующие морфологическую неоднородность между популяциями: отношение длины таллома к длине стволика (TL/StL), длины пластины к ее ширине (BL/BW) и ширины пластины к ширине ее целой части (BW/WW).

Параллельно с отбором проб для морфометрического анализа в местах обитания *U. pinnatifida* определяли степень прибойности, измеряли интенсивность водообмена и освещенность. Степень прибойности определяли по схеме, приведенной в работе Кусакина (1977). Интенсивность водообмена измеряли методом гипсовых шаров (Muus, 1968) в модификации Мощенко (2006). Фотосинтетически активную радиацию (ФАР) измеряли при помощи фотометра Li-197S (LiCor, США) в местах произрастания водорослей непосредственно у таллома и рассчитывали как процентную долю от фотосинтетически активной радиации, падающей на поверхность воды (ФАРп). Измерения проводили в полдень в ясную погоду.

Влияние интенсивности освещения на морфологию талломов *U. pinnatifida* определяли также в искусственных условиях при выращивании молодых спорофитов. Для эксперимента были отобраны 30 талломов длиной 5–8 см, сходных по морфо-



Рис. 1. Места сбора *Undaria pinnatifida* в зал. Петра Великого. 1 – б. Лазурная; 2 – б. Соболев; 3 – прол. Старка, у косы Дарагана; 4 – у о-ва Энгельма; 5 – у мыса Михельсона; 6 – у мыса Андреева; 7 – у мыса Таранцева; 8 – у мыса Бутакова.

логии. Водоросли выращивали в аквариумах объемом 3 л (по 10 талломов в каждом) при температуре $10 \pm 0.5^\circ\text{C}$ и разной освещенности – 300, 150 и 30 мкЕ/(м² с). Интенсивность света от 300 до 30 мкЕ/(м² с) – это границы, в пределах которых

данный вид произрастает в заливе. Аквариумы освещали 12 ч в сутки (лампа ДРВ-500); воду меняли через 2 дня, обогащая средой Провазоли (Provasoli, 1968). Продолжительность эксперимента составила 51 день. В начале и в конце эксперимента измеряли основные морфометрические параметры каждого таллома (длину и ширину таллома, длину пластины и стволика). В конце эксперимента дополнительно измеряли ширину нерассеченной части пластины.

Статистическую обработку данных проводили при помощи пакета программ STATISTICA (V 5.5). На основе полученных морфометрических данных проведен дискриминантный анализ, определяющий различия между популяциями и морфометрические параметры, вносящие вклад в эти различия. Степень нагрузки отдельных факторов среды на морфологические различия между популяциями рассчитывали с помощью пошагового регрессионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Условия обитания Undaria pinnatifida в зал. Петра Великого

Результаты измерений, выполненных в восьми районах зал. Петра Великого, показали, что данные районы различаются по степени прибойности, уровню фотосинтетически активной радиации (ФАР) и интенсивности водообмена (табл. 1). Наивысшая интенсивность водообмена – 5.4–5.7 мг гипса/(см² ч) – отмечена у косы Дарагана (прол. Старка), где существуют сильные приливо-отливные течения, усиливающиеся за счет узости пролива (Подорванова и др., 1989). Наименьшая интенсивность водообмена – 2.99–3.19 мг гипса/(см² ч) – наблюдалась у мысов Бутакова и Андреева, а также в б. Лазурная. При этом у мыса Бутакова отмечена сравнительно высокая (4-я) степень прибойности.

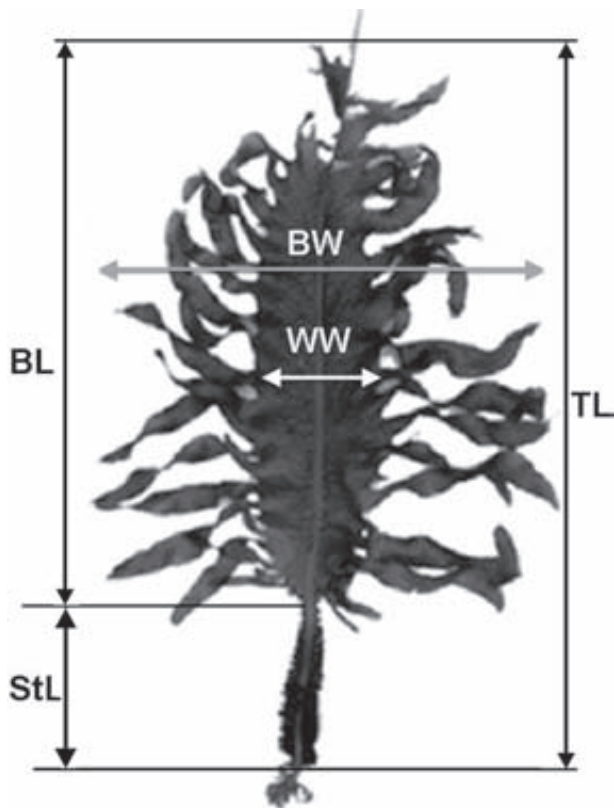


Рис. 2. Морфометрические параметры талломов *Undaria pinnatifida*: TL – длина таллома, BL – длина пластины, StL – длина стволика, BW – ширина пластины, WW – ширина нерассеченной части пластины.

Таблица 1. Характеристика мест обитания *Undaria pinnatifida* и объем проанализированного материала

| Местообитание | Количество образцов | Грунт | Степень прибойности | Глубина, м | Интенсивность водообмена (КТВ), мг гипса/(см ² ч) | Освещенность, % ФАРп |
|--------------------|---------------------|----------|---------------------|------------|--|----------------------|
| Б. Лазурная (L) | 15 | Скальный | 3 | 1 | 3.14±0.25 | 60 |
| | 42 | | | 3 | 3.04±0.32 | 35 |
| Б. Соболев (S) | 50 | Скальный | 3 | 1–2 | 3.83±0.19 | 60 |
| Мыс Бутакова (B) | 40 | Скальный | 4 | 1–1.5 | 3.05±0.04 | 20* |
| | 6 | | | 2.99±0.10 | 56 | |
| Коса Дарагана (D) | 22 | Валуны | 2 | 2 | 5.56±0.19 | 40 |
| Мыс Андреева (A) | 15 | Скальный | 3 | 1 | 3.19±0.12 | 60 |
| | 42 | | | 3 | 3.18±0.26 | 35 |
| Мыс Михельсона (M) | 28 | Валуны | 3 | 1 | Нет данных | Нет данных |
| О-в Энгельма (E) | 31 | Скальный | 3 | 1–2 | 4.04±0.13 | 65 |
| Мыс Таранцева (T) | 8 | Скальный | 3 | 1 | Нет данных | Нет данных |

*Под пологом *Costaria costata*, в остальных случаях на открытых местах.

Уровень ФАР, достигающей слоевищ *U. pinnatifida*, варьировал от 35 до 65% ФАРп и значительно снижался с глубиной произрастания этого вида или под пологом других макрофитов (табл. 1). Существенных различий в уровне ФАР между местообитаниями не отмечено.

Морфометрический анализ U. pinnatifida из разных районов зал. Петра Великого

Исследования показали, что водоросли, собранные в разных районах зал. Петра Великого, значительно различаются по морфометрическим параметрам (табл. 2). Наиболее вариabельными признаками оказались длина таллома (TL) и стволика (StL), а также ширина нерассеченной части пластины (WW). Коэффициент вариации (CV) данных параметров составил 37.3, 47.0 и 48.7% соответственно. Так, длина таллома у макрофитов, собранных у косы Дарагана и мыса Бутакова, различалась почти в 3 раза, ширина нерассеченной части пластины у растений из прол. Старка (коса Дарагана) в среднем была в 2 раза больше, чем у водорослей из других мест обитания (табл. 2). Наименее вариabельными признаками были длина пластины (BL) и общая ширина пластины (BW) (CV = 36.9 и 25.0% соответственно).

Из двумерных диаграмм распределения образцов *U. pinnatifida*, построенных на основе морфометрических параметров таллома (рис. 3), следует, что отношения TL/StL, BW/WW и BL/BW не вносят значимого вклада в разграничение морфологических групп этого вида (рис. 3Б). Согласно диаграмме, построенной на основе размерных признаков (длина таллома и стволика, ширина пластины и ее нерассеченной части) в поле двух канонических переменных, объясняющих 95.3% межгрупповой изменчивости данных, достаточно хорошо дифференцируются водоросли, растущие у косы Дарагана (кластер D) и мыса Бутакова (кластер B). Водоросли, собранные в бухтах Соболев и Лазурная, в зал. Посыета (у мысов Михельсона, Таранцева, Андреева) и у о-ва Энгельма, оказались близки по морфологии и объединились в общий кластер (C) (рис. 3А). Наиболее значимый вклад в различия между отдельными кластерами вносят ширина нерассеченной части пластины и длина стволика (значения λ -Уилкса составляют соответственно 0.072 и 0.069), а наименьший – длина таллома ($\lambda = 0.042$) и ширина пластины ($\lambda = 0.044$).

Первая каноническая переменная, главным образом, выделяет водоросли, растущие у мыса Бутакова и косы Дарагана (рис. 3А). Разделение растений, собран-

Таблица 2. Средняя величина морфометрических параметров талломов *Undaria pinnatifida* из зал. Петра Великого

| Местообитание | TL, см | BL, см | StL, см | WW, см | BW, см | TL/StL | BW/WW | BL/BW |
|---------------|------------|----------|-----------|-----------|----------|---------|----------|---------|
| B | 119.7±4.1* | 87.4±3.2 | 32.3±1.7* | 6.7±0.3 | 50.6±2.6 | 4.0±0.2 | 7.9±0.5 | 1.9±0.1 |
| A | 72.9±2.5 | 58.9±2.1 | 13.5±0.8 | 6.0±0.3 | 45.2±1.7 | 6.2±0.4 | 7.8±0.3 | 1.4±0.1 |
| L | 61.8±2.2 | 49.3±2.1 | 12.4±0.4 | 7.6±0.5 | 35.6±1.8 | 5.1±0.2 | 5.9±1.2 | 1.5±0.1 |
| S | 70.0±2.2 | 56.2±1.9 | 13.8±0.6 | 8.2±0.3 | 39.7±1.4 | 5.4±0.2 | 5.1±0.2 | 1.5±0.1 |
| M | 77.3±2.4 | 63.1±2.3 | 14.1±0.9 | 7.1±0.4 | 58.8±2.8 | 5.9±0.3 | 8.5±0.4 | 1.1±0.1 |
| T | 72.2±6.4 | 57.4±5.5 | 14.7±1.4 | 5.9±0.4 | 57.2±3.9 | 5.1±0.4 | 10.1±0.7 | 1.0±0.1 |
| D | 43.5±2.5 | 30.5±2.3 | 13.1±0.4 | 14.6±0.7* | 54.8±1.9 | 3.4±0.2 | 4.1±0.2* | 0.6±0.1 |
| E | 68.2±2.5 | 55.9±2.1 | 12.3±0.5 | 9.4±0.4 | 47.4±1.6 | 5.6±0.2 | 5.5±0.3 | 1.3±0.1 |

*Морфометрические параметры талломов из данных местообитаний значительно отличаются (при p = 0.05) от таковых у водорослей из других районов зал. Петра Великого.

Примечание. В таблице приведены средние значения и ошибка среднего (SE). Условные обозначения и описание местообитаний см. в табл. 1. Условные обозначения морфометрических параметров см. в разделе "Материал и методика" и на рис. 2.

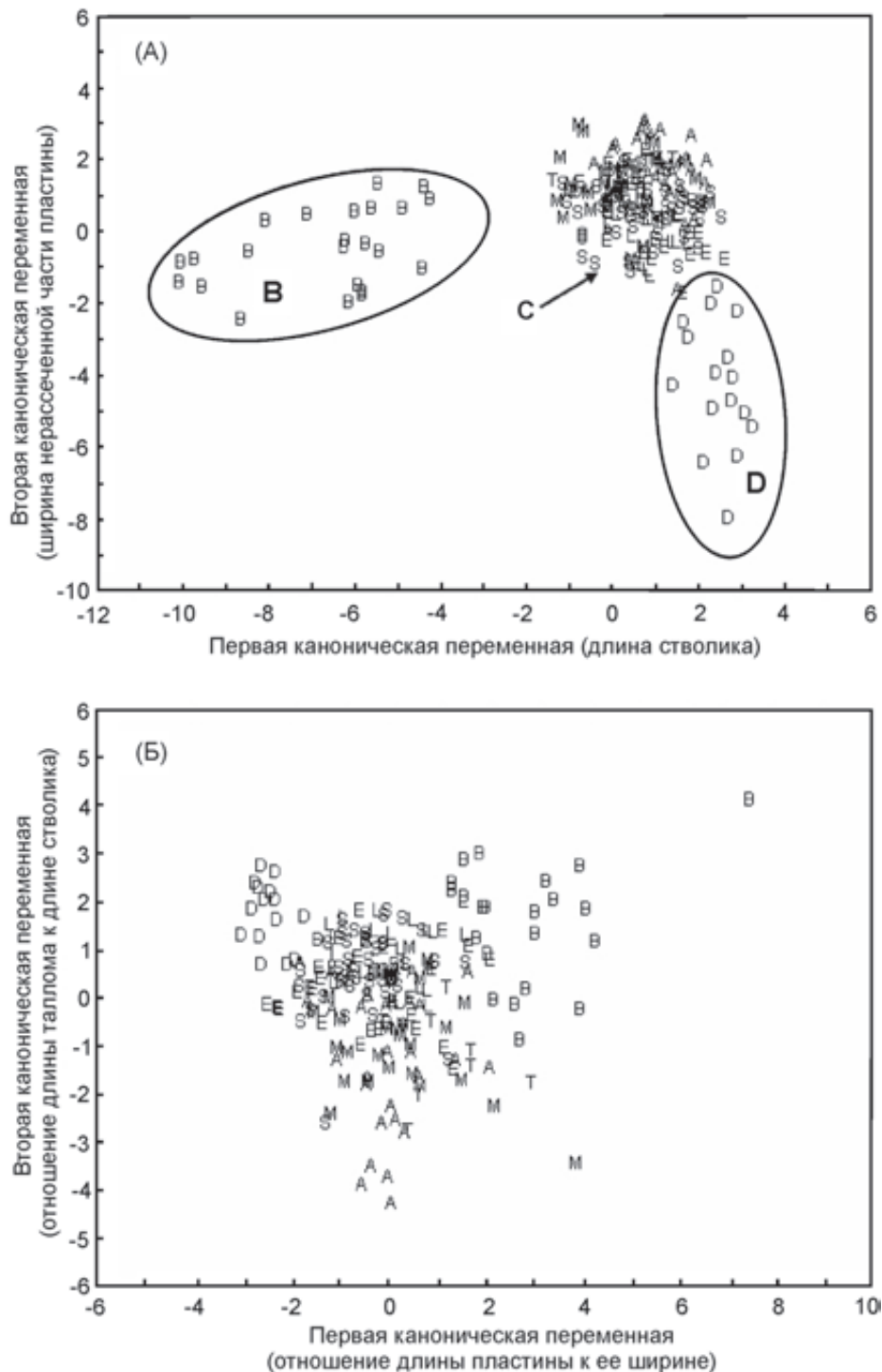


Рис. 3. Результат пошагового дискриминантного анализа образцов *Undaria pinnatifida* из восьми мест обитания на основе абсолютных (А) и относительных (Б) значений морфометрических параметров таллома. Графики построены в осях первой и второй канонических переменных. В, С и D – выделенные кластеры. Условные обозначения местообитаний приведены в табл. 1.

ных у косы Дарагана и в других районах зал. Петра Великого, определяется второй канонической переменной. Для первой канонической переменной максимальные факторные нагрузки имеет длина стволика, для второй канонической переменной – ширина нерассеченной части пластины (табл. 3).

Какой-либо закономерности в морфологической дифференциации *U. pinnatifida* из разных районов зал. Петра Великого не отмечено: водоросли из местообитаний, расположенных в южном (бухты и мысы зал. Посыета) и центральном (б. Соболев) районах залива, имели сходный габитус и формировали один кластер,

Таблица 3. Стандартизированные коэффициенты для 1-й и 2-й канонических переменных и доля объясненной дисперсии, полученные методом дискриминантного анализа на основе морфометрических параметров талломов *Undaria pinnatifida*

| Морфометрический параметр | 1-я каноническая переменная | 2-я каноническая переменная |
|-------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| TL | -0.48 | 0.351 |
| WW | 0.189 | -1.002 |
| BW | 0.064 | 0.38 |
| StL | -0.732 | -0.472 |
| Доля объясненной дисперсии, % | 70 | 25.3 |
| BW/WW | 0.849 | -0.587 |
| BL/BW | 1.115 | 0.389 |
| TL/StL | -0.643 | -0.891 |
| Доля объясненной дисперсии, % | 53.1 | 37.7 |

Примечание. Условные обозначения морфометрических параметров см. в разделе "Материал и методика" и на рис. 2. Жирным шрифтом выделены переменные, наиболее скоррелированные с соответствующими каноническими переменными.

тогда как водоросли, растущие в соседних районах (у о-ва Энгельма и косы Дарагана), были отнесены к разным кластерам (рис. 3А).

Вклад неоднородности условий обитания в морфологическую изменчивость U. pinnatifida в зал. Петра Великого

Длина таллома (TL) и его частей (StL и BL) в большей мере коррелировала со степенью прибойности и в меньшей – с освещенностью; ширина пластины (как WW, так и BW) коррелировала с интенсивностью водообмена (табл. 4). При увеличении степени прибойности и снижении уровня ФАР увеличивались длина стволика и общая длина таллома. Повышение интенсивности водообмена приводило к формированию более короткого, широкого и слаборассеченного таллома. Изученные факторы внешней среды заметно различались по силе влияния на морфологию *U. pinnatifida* (табл. 4). В целом изменчивость отдельных морфологических признаков у этого вида в зависимости от экологических факторов прослеживалась более определенно, чем в зависимости от локализации популяций в зал. Петра Великого (табл. 4, фактор "участок"). Наибольшая степень детерминации исследованными факторами внешней среды отмечена для длины таллома (50.6%), длины пластины (37.7%) и ширины нерассеченной части пластины (38.1%); остальные морфометрические характеристики были детерминированы достаточно слабо (18–21%).

Полученные закономерности изменчивости габитуса таллома *U. pinnatifida* в зависимости от условий освещения подтверждены полевыми наблюдениями и результатами экспериментальных исследований. Так, морфометрические параметры талломов водорослей, произрастающих при разной освещенности в пределах каждого из трех проанализированных место-

Таблица 4. Коэффициенты корреляции отдельных морфометрических параметров талломов *Undaria pinnatifida* с интенсивностью водообмена (КТВ), уровнем ФАР, местообитанием и степенью прибойности

| Морфометрический параметр | Фактор среды | Коэффициент | |
|---------------------------|---------------------|-------------|-----------------|
| | | корреляции | детерминации, % |
| TL | КТВ | -0.337 | 4.3 |
| | ФАР | -0.352 | 11 |
| | Участок | н/а | 2.3 |
| | Степень прибойности | 0.520 | 33 |
| BL | КТВ | -0.300 | 2.8 |
| | ФАР | -0.307 | 8.8 |
| | Участок | н/а | 2.0* |
| | Степень прибойности | 0.449 | 24.1 |
| StL | КТВ | -0.229 | 4.7 |
| | ФАР | -0.266 | 6.0 |
| | Участок | н/а | 1.2* |
| | Степень прибойности | 0.401 | 21.0 |
| BW | КТВ | -0.229 | 8.0 |
| | ФАР | -0.266 | 5.5 |
| | Участок | н/а | 3.4 |
| | Степень прибойности | -0.085* | 4.4 |
| WW | КТВ | 0.555 | 30.4 |
| | ФАР | -0.028* | 3.1 |
| | Участок | н/а | 3.4 |
| | Степень прибойности | -0.159* | 1.1 |
| TL/StL | КТВ | 0.036* | – |
| | ФАР | 0.0041* | – |
| | Участок | н/а | – |
| | Степень прибойности | -0.021* | – |
| BW/WW | КТВ | -0.257 | – |
| | ФАР | -0.079* | – |
| | Участок | н/а | 16.3 |
| | Степень прибойности | 0.144* | 4.5 |
| BL/BW | КТВ | -0.373 | 1.3* |
| | ФАР | -0.197* | 2.4* |
| | Участок | н/а | 1.0* |
| | Степень прибойности | 0.361 | 13.7 |

*Данные не являются статистически значимыми при $p = 0.001$.

Примечание. Условные обозначения морфометрических параметров см. в разделе "Материал и методика" и на рис. 2; "–" – зависимость не показана; н/а – зависимость не анализировали.

битаний (б. Лазурная, мысы Андреева и Бутакова), подтверждают зависимость длины таллома и его частей от освещенности (рис. 4). Средняя длина таллома и пластины у водорослей, выращенных в аквариумах при освещенности 300 мкЕ/(м² с), была значительно меньше, чем у водорослей, выращенных при 150 мкЕ/(м² с).

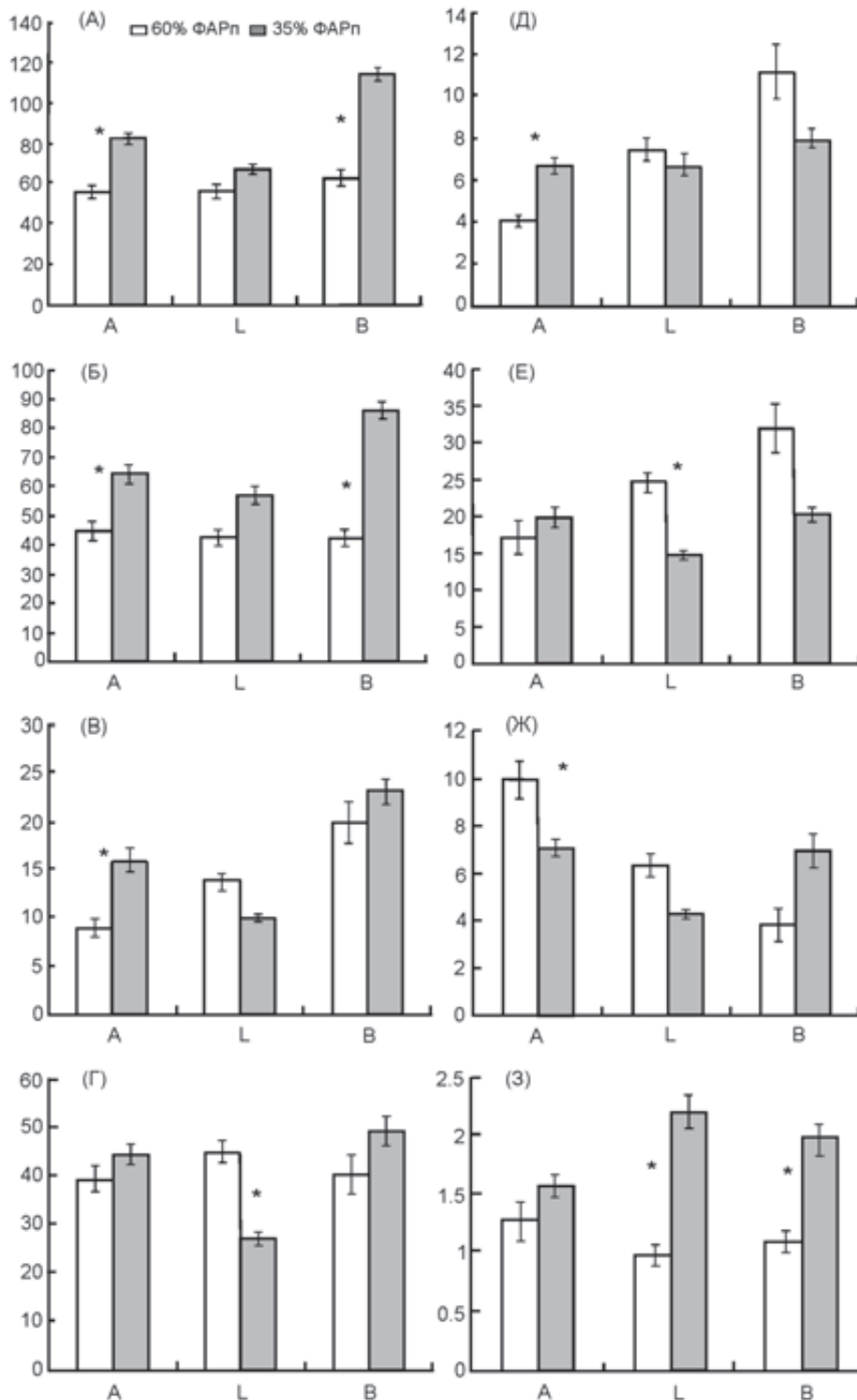


Рис. 4. Изменчивость морфометрических параметров талломов *Undaria pinnatifida* из трех районов зал. Петра Великого в зависимости от освещенности (средние значения \pm SE). А – общая длина таллома, TL; Б – длина пластины, BL; В – длина стволика, StL; Г – ширина пластины, BW; Д – ширина нерассеченной части пластины, WW; Е – отношение TL/StL; Ж – отношение BW/WW; З – отношение BL/BW. *Различия значимы при $p = 0.01$. У мыса Бутакова, где *U. pinnatifida* растет под пологом *Costaria costata*, освещенность составляет около 20% ФАРп. Условные обозначения местообитаний приведены в табл. 1.

Значимых различий в длине стволика, ширине пластины и ее нерассеченной части у водорослей при этих значениях интенсивности света не наблюдалось (рис. 5). При освещенности 30 мкЕ/(м² с) все морфометрические па-

раметры водорослей были в 1.5–2 раза ниже, чем при 150 мкЕ/(м² с); при низкой освещенности формировались достаточно узкие, короткие и слаборассеченные талломы (рис. 5).

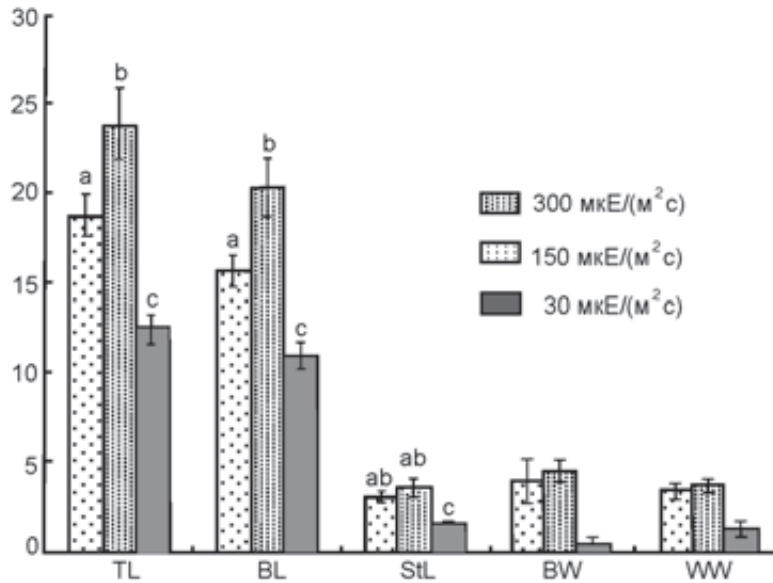


Рис. 5. Значения морфометрических параметров талломов *Undaria pinnatifida*, выращенных при разной интенсивности освещения (продолжительность эксперимента 51 день). Разными буквами обозначены статистически достоверно различающиеся показатели водорослей, выращенных при разной интенсивности освещения ($p < 0.05$). Условные обозначения морфометрических параметров см. на рис. 2.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что *Undaria pinnatifida* в зал. Петра Великого достаточно полиморфна и характеризуется большой степенью изменчивости всех изученных морфологических признаков. Сравнение совокупностей морфологических признаков водорослей из восьми районов этого залива позволило выделить три фенотипически различные группы популяций: у мыса Бутакова, у косы Дарагана (прол. Старка) и переходную между ними группу, образованную морфологически сходными растениями из разных, иногда достаточно удаленных друг от друга районов зал. Петра Великого.

Водоросли, растущие у мыса Бутакова (рис. 6А), по своему габитусу соответствуют форме *U. pinnatifida* f.

distans, описанной ранее у побережья Японии (Okamura, 1915). Для этих водорослей, как и для растений, относящихся к f. *distans*, характерно наличие длинного стволика (до 30–50 см), по длине примерно равного пластине или несколько короче ее, а также четко выраженной переходной зоны (длиной от 5 до 20 см) между спорофиллом и пластиной. Пластина глубококорезанная. Растения до 120 см длиной. Согласно Окамура (Okamura, 1915), у побережья Японии данная форма распространена преимущественно у о-ва Хонсю к северу от мыса Куросаки, а также в более южных районах острова на большой глубине. Для *U. pinnatifida*, встречающейся в прол. Старка (у косы Дарагана), характерны короткие (40–60 см) и широкие (50–80 см) талломы с широкой нерассеченной

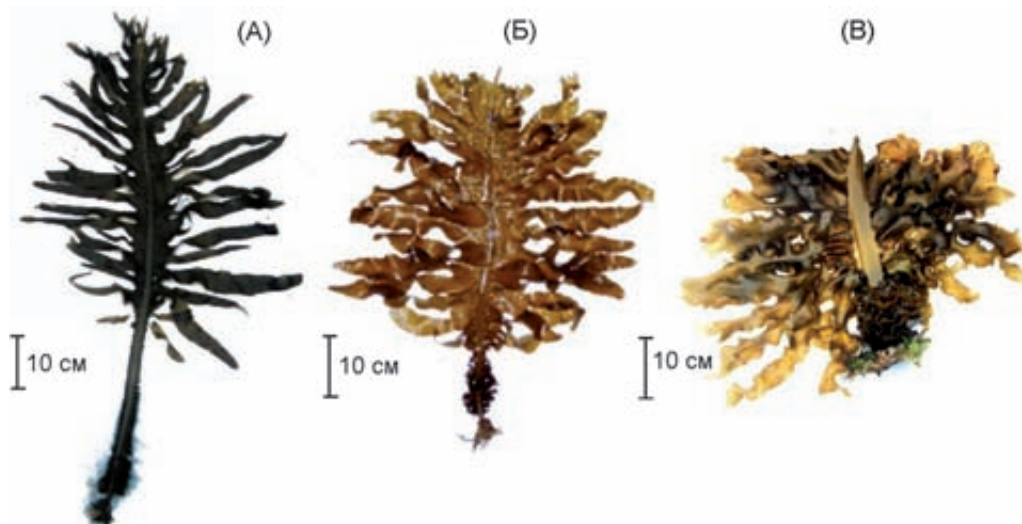


Рис. 6. Морфологические формы *Undaria pinnatifida* из зал. Петра Великого.

частью пластины (12–20 см) и отсутствием переходной зоны между пластиной и спорофиллом (рис. 6В). Ширина таллома, как правило, превышает его длину.

Помимо этих двух форм с крайне выраженными морфологическими различиями можно выделить переходную форму, которая наиболее широко распространена в зал. Петра Великого (рис. 6Б). Длина таллома у растений варьирует в пределах 60–80 см, ширина пластины составляет в среднем 35–60 см, ширина нерассеченной части – 6–10 см. Стволик обычно имеет короткую (до 5 см) переходную зону между пластиной и спорофиллом. По нашим наблюдениям, эта форма встречается в бухтах Лазурная и Соболев, в зал. Посыета (у мысов Андреева, Таранцева, Скалистый, Михельсона, Алеут), у островов Энгельма и Желтухина. Она близка форме *U. pinnatifida* f. *typica*, описанной Йендо (Yendo, 1911), для которой характерны неглубоко рассеченная пластина, короткий стволик и спорофилл, часто срастающийся с основанием пластины.

На данном этапе исследований мы не можем сказать, является ли специфическая морфология обнаруженных нами в зал. Петра Великого морф *U. pinnatifida* генетически детерминированной. Неоднозначными до сих пор остаются и сведения о генетической закрепленности морфологических особенностей двух выделенных ранее (Okamura, 1915) внутривидовых форм этого вида. В некоторых работах отмечены внутривидовые различия только на уровне экоморфы (Stuart et al., 1999), но другие исследования подтверждают существование генетически различных морф *U. pinnatifida* (Dan, Kato, 2008). В экспериментах образцы, выращенные в одинаковых условиях, сохраняли отличительные морфологические признаки, что позволило авторам сделать вывод о генетической детерминированности форм. Однако в результате генетического анализа по ITS и *gbcL*-маркерам, проведенного японскими фикологами, не было найдено каких-либо различий в геноме этих форм (Uwai et al., 2006).

Известно, что морфология организмов, определяемая их геномом, может в значительной степени изменяться под воздействием условий обитания (Agrawal, 2001; Niklas, 2009). Как показали наши наблюдения, в зал. Петра Великого *U. pinnatifida* обитает в достаточно широком диапазоне интенсивности водообмена – от 3 до 5.6 мг гипса/(см² ч), а также степени прибойности – от 2 до 4. Необходимо отметить, что эти параметры не всегда напрямую связаны между собой: на участках побережья со слабой прибойностью, но с сильным течением, интенсивность водообмена может быть значительно выше, чем у открытых участков побережья с сильной прибойностью.

Наши исследования показали, что при увеличении интенсивности водообмена у *U. pinnatifida* увеличивается ширина пластины и ее нерассеченной части, тогда как длина таллома и его частей (стволика, пластины) почти не зависит от этого экологического фактора. Так, ме-

стообитание у косы Дарагана в прол. Старка характеризуется наиболее сильным водообменом, обусловленным наличием мощных приливо-отливных течений из-за узости пролива. Здесь у растений формируются массивные короткие слаборассеченные и широкие талломы. К тому же это район с низкой степенью прибойности, где макрорифты не подвержены разрушающему действию волн. Отмеченные нами морфологические особенности водорослей из данного местообитания согласуются с наблюдениями других исследователей (Sjötun, Fredriksen, 1995; Kawamata, 2001; Кулепанов и др., 2002; Haring, Carpenter, 2007; Wing et al., 2007), которые показали, что у пластинчатых макроводорослей в защищенных от воздействия волн местообитаниях формируются более короткие и широкие талломы, чем в открытых районах.

Анализируя влияние интенсивности водообмена на морфологию водорослей, необходимо принимать во внимание, что данный фактор может оказывать и опосредованное воздействие на гидробионтов, изменяя скорость поступления питательных веществ к поверхности таллома. Даже при равных концентрациях этих веществ в среде в местообитаниях с интенсивным водообменом водоросли лучше обеспечены элементами минерального питания, чем в местах со слабым движением воды. В условиях интенсивного водообмена таллом и отдельные его части растут быстрее, формируя более крупные слоевища (Thomas, Cornelisen, 2003; Bagg et al., 2008). По нашему мнению, формирование массивных, широких, слаборассеченных слоевищ *U. pinnatifida* в районе косы Дарагана в прол. Старка в большой степени обусловлено хорошей обеспеченностью растений биогенами. В то же время высокая скорость течения в данном местообитании способствует обрыву верхушек и уменьшению длины талломов. Все это в комплексе ведет к формированию специфической морфологии *U. pinnatifida*. Однако не исключено, что морфология данного вида у косы Дарагана генетически детерминирована, но это требует дальнейшей экспериментальной проверки.

Морфологические особенности *U. pinnatifida* у мыса Бутакова, вероятно, определяются другим комплексом факторов среды. Среди всех исследованных районов зал. Петра Великого это местообитание характеризуется наивысшей степенью прибойности (табл. 1). Следовательно, несмотря на относительно низкую интенсивность водообмена, сравнимую с таковой в других анализируемых районах залива, водоросли, растущие у мыса Бутакова, испытывают высокую гидродинамическую нагрузку. Согласно литературным данным, у пластинчатых талломов из местообитаний с высокой степенью прибойности формируются длинные узкие и толстые слоевища с гладкой поверхностью. При такой морфологии слоевищ снижается турбулентность вокруг таллома, увеличиваются его обтекаемость и прочность, следовательно, уменьшается вероятность смещения таллома током воды, а также повышается его

устойчивость к отрыванию от субстрата и повреждению (Kawamata, 2001; Haring, Carpenter, 2007; Koehl et al., 2008). Кроме того, у мыса Бутакова в месте произрастания *U. pinnatifida* отмечены наименьшие значения ФАР. Как известно, освещенность является одним из наиболее важных абиотических факторов, определяющих морфологию фотосинтезирующих организмов (Haring, Carpenter, 2007). Эффективная ориентация фотосинтетических структур к потоку света – это одна из основных биологических реакций, которая соответствует интенсификации поглощения света и связана с увеличением площади поверхности организма (Haring, Carpenter, 2007). Морфологическая адаптация к недостатку света направлена на увеличение площади фотосинтезирующей поверхности (за счет увеличения площади поверхности таллома и изменения соотношения фотосинтезирующей и нефотосинтезирующей ткани), а также на подъем фотосинтезирующих органов над поверхностью водорослевого покрова, что достигается путем удлинения стволиков и талломов (Mongol et al., 2007). На основании этого можно утверждать, что формирование длинных глубококорассеченных талломов *U. pinnatifida* у мыса Бутакова, растущей под пологом других водорослей, вполне закономерно и обусловлено высокой степенью прибойности и низкой освещенностью.

Зависимость морфологии талломов *U. pinnatifida* от интенсивности освещения была подтверждена как полевыми наблюдениями, так и экспериментально. У водорослей, растущих в естественных условиях при низкой освещенности (под пологом других макрофитов, на большой глубине) или в эксперименте при интенсивности света 150 мкЕ/(м² с), формировались более длинные слоевища, чем у растений, растущих на хорошо освещенных участках или при освещенности 300 мкЕ/(м² с). Однако, как и любой другой фактор, освещенность имеет определенные границы, за пределами которых она начинает ограничивать рост и развитие растения. У многих исследованных видов морских макрофитов при низкой освещенности наблюдалось снижение скорости роста (Novaczek, 1984; Weinberger et al., 2008, и др.). Растения из сильно затененных местообитаний, как правило, отличались меньшими размерами и имели более тонкие пластины (Ruyter van Steveninck et al., 1988). Подобный эффект наблюдался и в нашем эксперименте: недостаток света тормозил рост *U. pinnatifida*. Выращенные при слабом освещении 30 мкЕ/(м² с) талломы в конце эксперимента имели значительно меньшие размеры, чем талломы, содержащиеся при более интенсивном освещении 150 и 300 мкЕ/(м² с). Наблюдаемый для *U. pinnatifida* оптимум глубин, составляющий 5–6 м (Кулепанов, 2005), позволяет заключить, что в природных условиях на глубинах со слабым освещением этот вид либо сильно угнетен, либо не встречается.

Вариабельность морфометрических параметров *U. pinnatifida* в зал. Петра Великого характеризует ее высокую пластичность, которая, по-видимому, является приспособительной реакцией, позволяющей водорос-

ли существовать в динамичных условиях побережья. Однако, как показало наше исследование, изменчивость факторов внешней среды не может в полной мере объяснить существование морфологически разных популяций данного вида в сходных условиях обитания в пределах изученной акватории. Высказано предположение, что специфическая морфология *U. pinnatifida* может быть генетически детерминированной. Для проверки этого предположения требуются дальнейшие исследования, которые должны включать генетический анализ и выращивание водорослей разных форм в одинаковых условиях.

Авторы выражают благодарность А.И. Пудовкину за предоставленный пакет программ STATISTICA (V 5.5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ковардаков С.А., Празукин А.В., Фирсов Ю.К., Попов А.Е. Комплексная адаптация цистозиры к градиентным условиям: Научные и прикладные проблемы. Киев: Наукова думка. 1985. 216 с.
- Кулепанов В.Р. Рост и развитие *Undaria pinnatifida* (Laminariaceae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Раст. ресурсы. 2005. Вып. 3. С. 32–39.
- Кулепанов В.Н., Суховеева М.Н., Жильцова Л.В. Морфологическая изменчивость талломов костарии ребристой у побережья Приморья // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 347–353.
- Кусакин О.Г. Литоральные сообщества // Биология океана. М.: Наука. 1977. Т. 2. С. 111–133.
- Моценко А.В. Роль микромасштабной турбулентности в распределении и изменчивости бентосных животных. Владивосток: Дальнаука. 2006. 321 с.
- Подорванова Н.Ф., Ивашишников Т.С., Петренко Т.С., Хомичук Л.С. Основные черты гидрохимии залива Петра Великого (Японское море). Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. 201 с.
- Скрипцова А.В. Биология и экология *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta) в зал. Петра Великого Японского моря // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы науч. конф., посвященной 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: ТИНРО-центр. 2008. С. 254–258.
- Хайлов К.М., Парчевский В.П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев: Наукова думка. 1983. 256 с.
- Agrawal A.A. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species // Science. 2001. Vol. 294. P. 321–326.
- Barr N.G., Kloeppe A., Rees T.A.V. et al. Wave surge increases rates of growth and nutrient uptake in the green seaweed *Ulva pertusa* maintained at low bulk flow velocities // Aquat. Biol. 2008. Vol. 3. P. 179–186.
- Blanchette C.A. Size and survival of intertidal plants in response to action: a case study with *Fucus gardneri* // Ecologia. 1997. Vol. 78, no. 5. P. 1563–1578.
- Blanchette C.A., Miner B.G., Gaines S.D. Geographic variability in form, size and survival of *Egregia menziesii* around Point Conception, California // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2002. Vol. 239. P. 69–82.
- Dan A., Kato S. Differences of morphology and growth between the two culture varieties originating from *Undaria pinnatifida* f. *distans* and *Undaria pinnatifida* f. *typical* in Naturo Strait //

- Bull. of Tsuchiura Prefectural Agriculture, Forestry and Fisheries Technology Support Center. Fisheries Research Institute. Japan. 2008. No. 6. P. 79–83.
- Enriquez S., Avila E., Carballo J.L. Phenotypic plasticity induced in transplant experiments in a mutualistic association between the red alga *Jania adhaerens* (Rhodophyta, Corallinales) and the sponge *Haliclona caerulea* (Porifera: Haplosclerida): morphological responses of the alga // J. Phycol. 2009. Vol. 45. P. 81–90.
- Fowler-Walker M.J., Wernberg Th., Connel S.D. Differences in kelp morphology between wave sheltered and exposed localities: morphologically plastic or fixed traits? // Mar. Biol. 2006. Vol. 148. P. 755–767.
- Gerard V.A. Ecotypic differentiation in light-related traits of the kelp *Laminaria saccharina* // Mar. Biol. 1988. Vol. 97. P. 25–36.
- Haring R.N., Carpenter R.C. Habitat-induced morphological variation influences photosynthesis and drag on the marine macroalga *Pachydiction coriaceum* // Mar. Biol. 2007. Vol. 151. P. 243–255.
- Hurd C.L., Pilditch C.A. Flow-induced morphological variations affect diffusion boundary layer thickness of *Macrocystis pyrifera* (Heterocontophyta, Laminariales) // J. Phycol. 2011. Vol. 47. P. 341–351.
- Kawamata S. Adaptive mechanical tolerance and dislodgement velocity of the kelp *Laminaria japonica* in wave-induced water motion // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2001. Vol. 211. P. 89–104.
- Koehl M.A.R., Silk W.K., Liang H., Mahadevan L. How kelp produce blade shapes suited to different flow regimes: a new wrinkle // Integr. Comp. Biol. 2008. Vol. 48, no. 6. P. 834–851.
- Monro K., Poore A.G.B., Brooks R. Multivariate selection shapes environment-dependent variation in the clonal morphology of a red seaweed // Evol. Ecol. 2007. Vol. 21. P. 765–782.
- Muus B.J. A field method of measuring "exposure" by means of plaster balls // Sarsia. 1968. Vol. 34. P. 61–68.
- Nanba N., Fujiwara T., Kuwano K. et al. Effect of pre-incubation irradiance on survival of cryopreserved gametophytes of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta) and morphology of sporophytes formed from the gametophytes // Aquat. Bot. 2009. Vol. 90. P. 101–104.
- Niklas J.K. Functional adaptation and phenotypic plasticity at the cellular and whole plant level // J. Biosci. 2009. Vol. 34, no. 4. P. 613–620.
- Novaczek I. Development and phenology of *Ecklonia radiata* at two depths in Goat Island Bay, New Zealand // Mar. Biol. 1984. Vol. 81. P. 189–197.
- Okamura K. *Undaria* and its species // Bot. Mag. (Tokyo). 1915. Vol. 29. P. 266–278.
- Provasoli L. Media and prospects for the cultivation of marine algae // Cultures and collections of algae: Proc. of U.S. / Japan Conf. (Hakone, September 1966). Japanese Society of Plant Physiology. 1968. P. 63–75.
- Ruyter van Steveninck E.D. de, Kamermans P., Breeman A.M. Transplant experiments with two morphological growth forms of *Lobofora variegata* (Phaeophyceae) // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1988. Vol. 49. P. 191–194.
- Shibneva S.Y., Skripstova A.V. Intraspecific polymorphism of *Undaria pinnatifida* in Peter the Great Bay // Comparison on marine biodiversity in the Northwest Pacific Ocean: Proc. of China-Russia Bilateral Symp. (10–11 October 2010, Qingdao, China). Qingdao. 2010. P. 46–55.
- Sjotun K., Fredriksen S. Growth allocation in *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae) in relation to age and wave exposure // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1995. Vol. 126. P. 213–222.
- Stewart H.L. Morphological variation and phenotypic plasticity of buoyancy in the macroalga *Turbinaria ornata* across a barrier reef // Mar. Biol. 2006. Vol. 149. P. 721–730.
- Stuart M.D., Hurd C.L., Brown M.T. Effects of seasonal growth rate on morphological variation of *Undaria pinnatifida* (Alariaceae, Phaeophyceae) // Hydrobiologia. 1999. Vol. 398/399. P. 191–199.
- Thomas F.I.M., Cornelisen C.D. Ammonium uptake by seagrass communities: effects of oscillatory versus unidirectional flow // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2003. Vol. 247. P. 51–57.
- Uwai S., Yotsukura N., Serisawa Y. et al. Intraspecific genetic diversity of *Undaria pinnatifida* in Japan, based on the mitochondrial *cox3* gene and the ITS1 of nrDNA // Hydrobiologia. 2006. Vol. 553. P. 345–356.
- Weinberger F., Buchhols B., Karez R., Wahl M. The invasive red alga *Gracilaria vermiculophylla* in the Baltic Sea: adaptation to brackish water may compensate for light limitation // Aquat. Biol. 2008. Vol. 3. P. 251–264.
- Williams S.L., Carpenter R.C. Effects of unidirectional and oscillatory water flow on nitrogen fixation (acetylene reduction) in coral reef algal turfs, Kaneohe Bay, Hawaii // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1998. Vol. 226. P. 293–316.
- Wing S.R., Leichter J.J., Perrin C. et al. Topographic shading and wave exposure influence morphology and ecophysiology of *Ecklonia radiata* (C. Agardh 1817) in Fiordland, New Zealand // Limnol. Oceanogr. 2007. Vol. 52. P. 1853–1864.
- Yendo K. The development of *Costaria*, *Undaria* and *Laminaria* // Ann. Bot. 1911. Vol. 25. P. 691–715.