

УДК 576.311.342. + 581.1 + 582.561

М.В. МАКАРОВ, И.В. РЫЖИК, Г.М. ВОСКОБОЙНИКОВ

Мурманский морской биологический ин-т Кольского НЦ РАН,
ул. Владимирская, 17, 183010 Мурманск, Россия
e-mail: science@mmbi.info

**ВЛИЯНИЕ ГЛУБИНЫ ПРОИЗРАСТАНИЯ НА МОРФОФИЗИО-
ЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ *FUCUS VESICULOSUS* L.
(*PHAEOPHYCEAE*) (БАРЕНЦЕВО МОРЕ, РОССИЯ)**

Исследованы видовой состав эпифитов и фитофагов, морфология таллома, скорость роста, интенсивность фотосинтеза, состав и соотношение фотосинтетических пигментов, метаболическая активность клеток бурой водоросли *Fucus vesiculosus*, помещенной на глубину 0–15 м. Результаты исследований показали, что при отсутствии межвидовой конкуренции оптимальной для произрастания *F. vesiculosus* в Баренцевом море является глубина 0,5 м.

Ключевые слова: *Fucus vesiculosus*, фотосинтетические пигменты, интенсивность фотосинтеза, метаболическая активность, эпифиты.

Введение

В современном представлении вертикальная зональность произрастания литоральных водорослей зависит от комплекса факторов, из которых верхнюю границу определяют в основном абиотические факторы (освещенность, температура, длительность осушения при отливе), а нижнюю – биотические (межвидовая конкуренция) (Menge, 1975; Kiiirikki, 1996).

В Баренцевом море верхней границей распространения *Fucus vesiculosus* является зона длительного осушения – в основном верхняя и средняя литораль, иногда данный вид может встречаться в верхних горизонтах сублиторали (Зинова, 1953). В Белом и Балтийском морях он может произрастать на глубине до 8–10 м (Возжинская, 1986, Kalvas, Kautsky, 1993; Russell et al., 1998; Gylle et al., 2009, 2011).

Наиболее вероятная причина отсутствия *F. vesiculosus* на больших глубинах в Баренцевом море – конкуренция с другими видами, образующими пояса растительности или крупные скопления на достаточно ограниченной площади поверхности в литоральной зоне. Так, в смешанных ассоциациях, образованных *F. spiralis* L. и *F. vesiculosus* с преобладанием последнего, отмечается подавление роста и развития *F. spiralis* (Charman, 1990). Кроме того, с увеличением глубины произрастания водорослей увеличивается плотность их заселения эпифитами и фитофа-

© М.В. Макаров, И.В. Рыжик, Г.М. Воскобойников, 2012

гами. Следствием разрастания эпифитов является не только уменьшение интенсивности освещения, достигающего поверхности базифита, но и снижение скорости обмена с окружающей средой, в результате чего затрудняется доступ газов и биогенных элементов, отток метаболитов и т.д. Увеличение количества фитофагов приводит к нарушению целостности, разрушению и обрыву талломов.

Одним из способов защиты от обрастателей, кроме синтеза и выделения в окружающую среду токсичных веществ (например, фенольных соединений, при нарушении целостности тканей), является произрастание базифита в литоральной зоне (Menge, 1975; Kiiirikki, 1996; Shibata et al., 2004, 2006). Длительный период нахождения вне водной среды не влияет на жизнеспособность *F. vesiculosus*, но является губительным для поселяющихся на нем организмов. Значительная гидродинамическая активность волн в литоральной зоне препятствует закреплению эпифитов и фитофагов, а также способствует разрушению уже поселившихся обрастателей.

В сублиторальной зоне с увеличением глубины происходит снижение волновой гидродинамики, уменьшение интенсивности и изменение спектрального состава освещения, что оказывает значительное влияние на водоросли-базифиты. Другие важные для функциональной активности растений факторы, как температура, содержание CO₂ и биогенов в диапазоне глубин произрастания водорослей, меняются незначительно, поскольку существует хорошее перемешивание водной массы в прибрежных районах и происходит интенсивный водообмен с открытой частью моря (Зенкевич, 1963; Бардан, Широколов, 1988; Бардан и др., 1989, 1990).

Цель данного исследования – определить возможную нижнюю границу распространения *F. vesiculosus* в Баренцевом море при отсутствии межвидовой конкуренции, а также физиологическое состояние данного вида при произрастании в сублиторальной зоне.

Материалы и методы

Исследование проводили на Дальнезеленецкой сезонной биостанции ММБИ КНЦ РАН (губа Зеленецкая Баренцева моря, 69.07 N 36.04 E) в 2008–2010 гг.

Одновозрастные талломы *F. vesiculosus* (4–5 дихотомических ветвлений), собранные на литорали, закрепляли на вертикальном канате таким образом, чтобы они не затеняли друг друга (рис. 1). По 30 экземпляров растений с января по сентябрь находились на глубине 0; 0,5; 2; 5; 10 и 15 м. В течение этого периода у водорослей оценивали морфологические изменения и определяли состав макроскопических форм эпифитов и фитофагов. Также анализировали физиологическое состояние растений: относительную скорость роста (июль), интенсивность видимого фотосинтеза, содержание фотосинтетических пигментов и метаболическую активность клеток апикальных участков таллома (сентябрь).

Относительную скорость роста определяли по изменению площади апикальных участков таллома за определенный промежуток времени. Для этого у растений, произраставших на определенной глубине, отрезали апексы ($n = 30$ шт.), измеряли их и помещали на 7 сут на ту же глубину в прозрачных перфорированных контейнерах. Площадь апексов регистрировали с помощью компьютерной программы анализа изображения (ВидеоТест 4.0). Относительную скорость роста (прирост площади, % в сут) определяли по формуле:

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

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

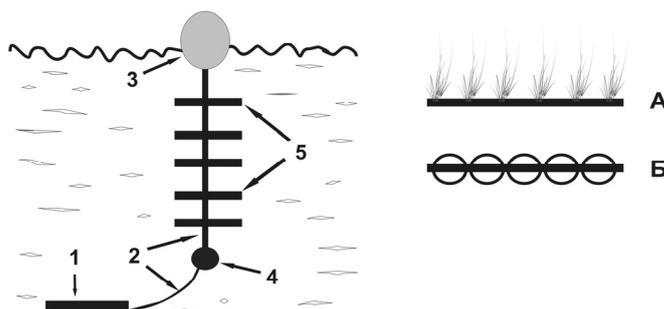


Рис. 1. 1 – основной якорь; 2 – канат; 3 – плавучий буй; 4 – промежуточный якорь; 5 – планки, расположенные на определенной глубине, с закрепленными на них целыми растениями (А) или плексигласовыми контейнерами с отверстиями (Б), в которых помещались апикальные участки водорослей

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 определенной глубине, помещали на той же глубине в прозрачную емкость объемом 1,5 л на 1 ч. Для контроля использовали «холостую» пробу (изменение концентрации кислорода в емкости без водоросли). Содержание кислорода в воде до и после инкубации талломов определяли йодометрическим методом по Винклеру (Лурье, 1973). Интенсивность фотосинтеза рассчитывали в мкг O_2 на 1 г сырой массы таллома в час.

Качественный и количественный состав фотосинтетических пигментов исследовали с помощью спектрофотометра “Specord UV-VIS” (Германия) по модифицированным методикам (Пигменты ..., 1964; Ли, 1978; Маслова и др., 1986). Разделение каротиноидов (β -каротин, виолаксантин, фукоксантин) проводили методом бумажной хроматографии. Содержание хлорофиллов a и c рассчитывали по принятым формулам (Jeffrey, Humphrey, 1975). Концентрацию пигментов рассчитывали на 1 г сырой массы.

Метаболическую активность клеток апикальных участков таллома оценивали с помощью колориметрического метода (Vistica et al., 1991), модифицированного для фукусовых водорослей (Рыжик, 2008). Метаболическую активность клеток *Fucus vesiculosus* анализировали в апикальной (наиболее функционально активной) части талломов. На 1 пробу из верхушек свежесобранных растений пробковым сверлом ($d = 5$ мм) отбирали по 1-2 высечки общей массой 15–20 мкг. Каждую пробу помещали в 200 мкл раствора МТТ и инкубировали, периодически встряхивая при температуре 18 °С, в темноте, в течение 4 ч, в растворе МТТ в морской воде при концентрации 0,8 %. Экстракцию формазана в изопропанол проводили в течение 2 ч. При необходимости элюат центрифугировали в течение 5 мин при 3 тыс. об./мин. Оптическую плотность растворов измеряли при длине волны 570 нм против изопропаноловой вытяжки проб, находившихся в морской воде без МТТ. Активность дегидрогеназ оценивали по оптической плотности растворов, расчет производили на единицу массы высечек ($A_{570 \text{ нм}}/\text{г сыр. массы}$). Измерения проводили в 15-кратной повторности.

Интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР, 400–700 нм) и спектральный состав освещения на различной глубине измеряли погружным квантометром («Квант-А», Севастополь). Интенсивность света различной длины волны определяли с использованием светофильтров (360, 400, 465, 545, 580, 620, 700 нм) с шириной пропускания 5 нм. Проникновение освещения на глубину оценивали как долю интенсивности освещения на поверхности в %.

Результаты и обсуждение

Интенсивность и спектральный состав освещения на различной глубине

Исследование характера проникновения на глубину света различных длин волн в месте проведения экспериментов показало, что УФ-радиация поглощается, а красная (700 нм) и синяя (400 нм) части спектра значительно задерживаются верхними слоями воды. На максимальную глубину проникает зеленый (545 нм), желтый (580 нм) и в меньшей степени оранжевый (620 нм) свет (рис. 2).

В течение летнего периода характер проникновения света в толщу воды оставался неизменным. Около 80 % ФАР задерживалось верхним метровым слоем воды. Глубины 5 м достигает около 6 % ФАР, регистрирующейся возле поверхности, глубины 15 м – около 0,4 % (рис. 3). В осенний период прозрачность воды увеличивалась в основном вследствие снижения концентрации фитопланктона (Бардан и др., 1989), и 1 % ФАР достигал глубины более 30 м.

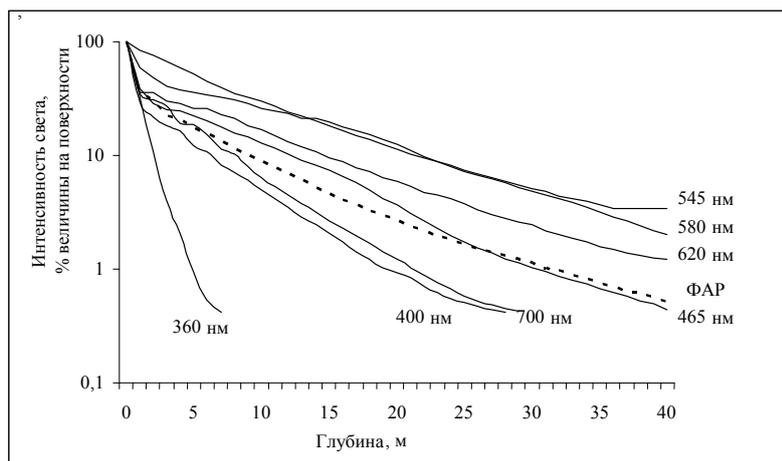


Рис. 2. Проникновение света различной длины волны в толщу воды (губа Зеленецкая, октябрь)

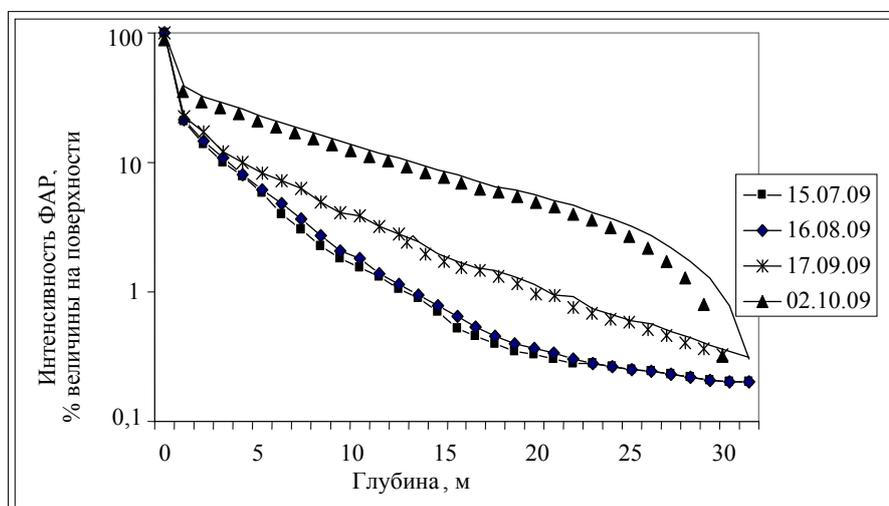


Рис. 3. Изменение интенсивности ФАР с глубиной (% величины на поверхности)

Состав эпифитов, фитофагов и морфология талломов водорослей, находившихся на различной глубине

Весной и в начале лета талломы *F. vesiculosus*, находившиеся в поверхностном слое воды (0–0,5 м), в массе обрастали эпифитными бурыми водорослями *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm. и *Ectocarpus* sp. Также на их поверхности в небольших количествах наблюдали прикрепление проростков *Chorda tomentosum* Lyngb., *Saccharina latissima* (L.) C.E. Lane, C. Mayes, Druhl & G.W. Saund., *Alaria esculenta* (L.) Grev., *Enteromorpha* sp., *Porphyra* sp. Животные организмы практически отсутствовали. К ав-

густу водоросли-эпифиты исчезали, в качестве эпифитов появлялись гидроиды и моллюски-фитофаги.

Талломы, произраставшие на глубине 0–0,5 м, по внешнему виду не отличались от растений из природных зарослей. На растениях, находившихся на глубине 0,5 м, встречались единичные мелкие гидроиды *Obelia geniculata* (Linnaeus, 1758) и мидии (*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758). Растения, произраставшие на глубине 2–5 м, имели более темную окраску, на них поселилось большое количество *O. geniculata* (дл. до 5 см) и мидий, присутствовали брюхоногие моллюски, в основном *Epheria vineta* (Montagu, 1803), редко – *Margarites helacinus* (Phipps, 1774). Разрушений талломов не наблюдалось. У растений на глубине 10 м разрушалась апикальная часть и листовидная пластина на средней части таллома. Эпифиты отсутствовали, на талломах находились брюхоногие моллюски. У растений, произраставших на глубине 15 м, сохранилась только срединная жилка. Апексы, листовидная пластина и воздушные пузыри были разрушены. На растениях отсутствовали эпифиты, но наблюдалось большое количество брюхоногих моллюсков (рис. 4).

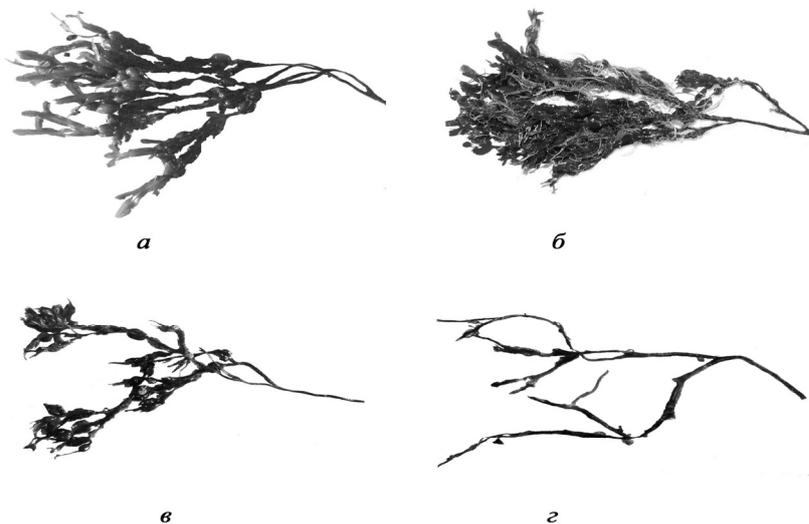


Рис. 4. Внешний вид талломов *Fucus vesiculosus*, произраставших на глубине 0 (а), 5 (б), 10 (в), 15 (г) м

Предполагается, что у водорослей есть несколько механизмов защиты от обрастателей: выделение различных химических веществ, а также повышение устойчивости через активизацию процессов роста (Honkanen, Jormalainen, 2005). Флоротаннины являются основными химическими веществами, защищающими водоросли от эпифитов и травоядных животных (Targett, Arnold, 1998; Nagayama et al., 2003). Поскольку их синтез является светозависимым процессом (Jennings, Steinberg, 1997; Winkel-Shirley, 2002; Koivikko et al., 2005), то увеличение с глубиной количества эпифитов и фитофагов на поверхности водорослей может быть

связано с замедлением синтеза танинов. Некоторые виды эпифитов, такие, например, как мшанки, при обрастании водорослей снижают 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.

Скорость роста и содержание сухого вещества

У *Fucus vesiculosus*, произраставшего в поверхностном слое, скорость роста наибольшая, с увеличением глубины этот показатель снижается (рис. 5). Данный вид относится к светлюбивым, и замедление скорости роста может быть связано с уменьшением освещенности. Однако и на значительной глубине он сохраняет ростовую активность, что свидетельствует о принципиальной возможности его произрастания в сублиторальной зоне Баренцева моря.

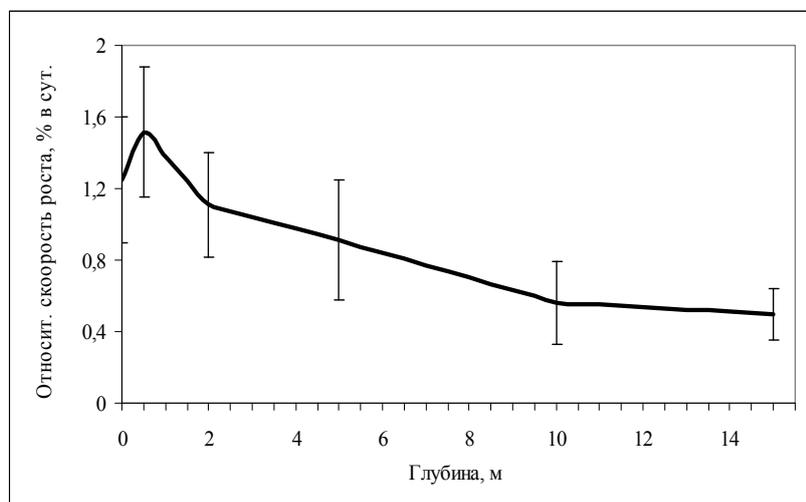


Рис. 5. Относительная скорость роста *Fucus vesiculosus* на разной глубине (среднее \pm стандарт. откл.)

Содержание сухого вещества в апикальной части талломов *F. vesiculosus*, находившихся в толще воды (вне зависимости от глубины), было несколько выше, чем у растений, произраставших на литорали (контроль) или на поверхности воды (рис. 6). Скорее всего, это связано со снижением содержания свободной воды в тканях растений, постоянно находящихся в водной среде и не испытывающих осушения в период отлива.

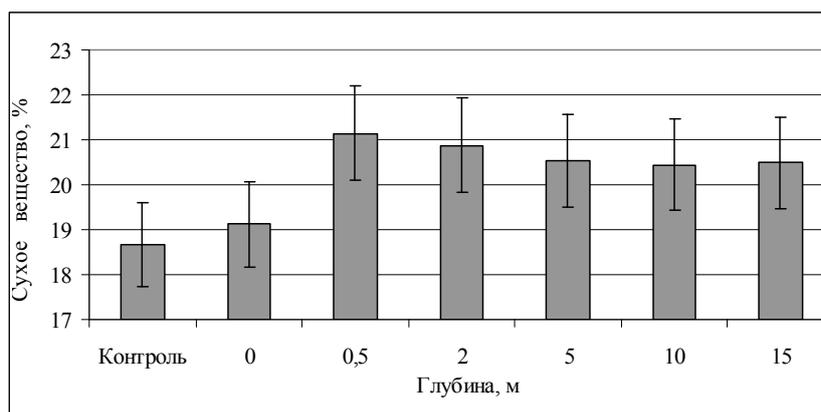


Рис. 6. Содержание сухого вещества (% сырой массы) в талломах водорослей, произраставших в естественных условиях (контроль) и на различной глубине (среднее \pm стандарт. откл.)

Метаболическая активность клеток

Метаболическая активность клеток (МАК) *F. vesiculosus*, произрастающей в поверхностном слое, была сходна с активностью клеток растений из естественных зарослей на литорали (0,004–0,0058 A_{570} нм/г·ч). У растений, находившихся на глубине 5 м, была отмечена наибольшая МАК, при дальнейшем увеличении глубины произрастания данный показатель снижался. Интересен тот факт, что МАК меняется параллельно с изменением содержания фотосинтетических пигментов в клетках водорослей (рис. 7).

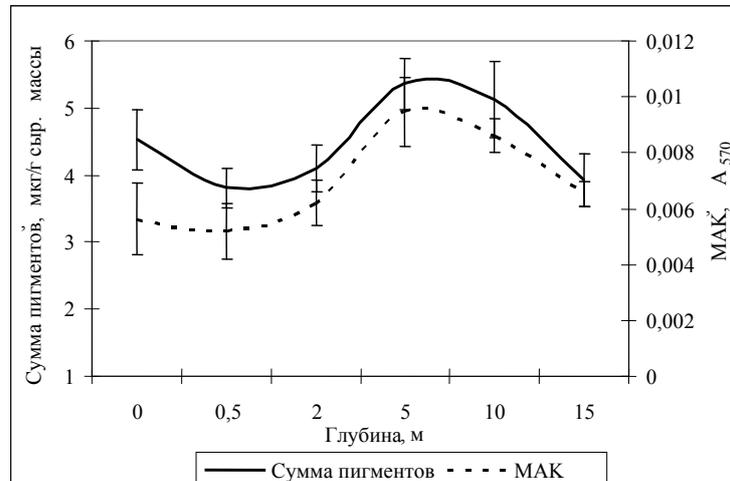


Рис. 7. Содержание фотосинтетических пигментов и метаболическая активность клеток *Fucus vesiculosus* при произрастании на разной глубине (среднее \pm стандарт. откл.)

Содержание фотосинтетических пигментов

Наибольшее количество фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) содержалось в талломах водорослей, произраставших на глубине 5–10 м, наименьшее – на глубине 0,5 и 15 м (см. рис. 7).

Повышение содержания пигментов с увеличением глубины произрастания водорослей является одним из механизмов адаптации фотосинтетического аппарата к снижению интенсивности освещения (Титлянов и др., 1987; Brown, Richardson, 1968; Ramus et al., 1977; Dring, 1986). Низкие расчетные показатели содержания пигментов у водорослей на глубине 15 м связаны не с деградацией фотосинтетического аппарата (поскольку растения осуществляют процесс фотосинтеза, см. далее), а с изменением соотношения внешних фототрофных и внутренних гетеротрофных (лишенных пигментов) слоев клеток. Гетеротрофные клетки преобладают в центральной (относительно оси) части, в краевых участках их значительно меньше. При разрушении краевых участков (происходит на глубине 15 м) увеличивается доля гетеротрофных клеток на единицу массы таллома и, соответственно, уменьшается расчетная концентрация пигментов, хотя их содержание в клетках фототрофного слоя может оставаться неизменным или даже увеличиваться.

Поэтому для оценки адаптивных изменений собственно фотосинтетического аппарата в ответ на снижение интенсивности и изменение спектра освещения необходимо анализировать соотношение фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов), а также размеры и структуру светособирающего комплекса (ССК).

Каротиноиды в составе фотосинтетического комплекса в клетках растений выполняют ряд функций (антиоксидантная, светособирающая, фотохимическая и структурная). В состав ССК бурых водорослей (ксантосомы) входит хл. *a*, хл. *c* и фукоксантин, соотношение пигментов может варьировать в зависимости от видовой принадлежности (Barrett, Anderson, 1980; Katoh et al., 1989, 1993; Mimuro et al., 1990; Passacuet et al., 1991). Миграция поглощенной энергии происходит как от фукоксантина на хл. *a*, так и от хл. *c* на хл. *a* (Alberte et al., 1981; Katoh et al., 1989; Mimuro et al., 1990).

У высших растений и зеленых водорослей содержание хлорофилла *a* в ССК, характеризующее размер данной структуры, рассчитывают по соотношению хл. *a* / хл. *b*, поскольку известно, что весь хл. *b* находится в ССК, соотношение хлорофиллов в нем составляет 1,2, а остальная часть хл. *a* приходится на фотосистемы (Lichtenthaler, 1987). Повышение данного соотношения свидетельствует о наличии у растения фотосинтетического аппарата «теневого» типа (Maslova, Porova, 1993). У бурых водорослей соотношение пигментов в ксантосоме точно не определено, поэтому размер данной структуры мы оценивали по соотношению хл. *a*/хл. *c* + фукоксантин. По аналогии с высшими растениями, наименьшее значение данного показателя указывает на максимальный размер ксантосомы.

Соотношение хлорофилла *a* и каротиноидов (без учета содержания фукоксантина, т.к. он наряду с хлорофиллом *c* входит в состав ССК) оказалось достаточно стабильным показателем. Некоторое увеличение наблюдалось у растений, произраставших на глубине 0,5 м (рис. 8, *a*).

Размер ССК, подобно общему содержанию фотосинтетических пигментов, увеличивался по мере снижения интенсивности освещения. Однако своего максимума данный показатель достигал уже при произрастании растений на глубине 2 м, а с увеличением глубины постепенно снижался (рис. 8, *a*).

Структура ССК при увеличении глубины произрастания водорослей также изменялась. Содержание фукоксантина и хл. *c* находилось в противофазе: до глубины 2–5 м происходит накопление хл. *c* и снижение содержания фукоксантина, при дальнейшем увеличении глубины – наоборот: накопление фукоксантина и снижение хл. *c* (рис. 8, *б*). Возможно, данные перестройки являются адаптивной реакцией фотосинтетического аппарата водорослей к изменению спектрального состава освещения. Вероятно, это связано с функциональной специализацией данных пигментов: энергия квантов света с фукоксантина в большей степени передается на ФС I, а с хл. *c* – на ФС II (Gylle et al., 2011).

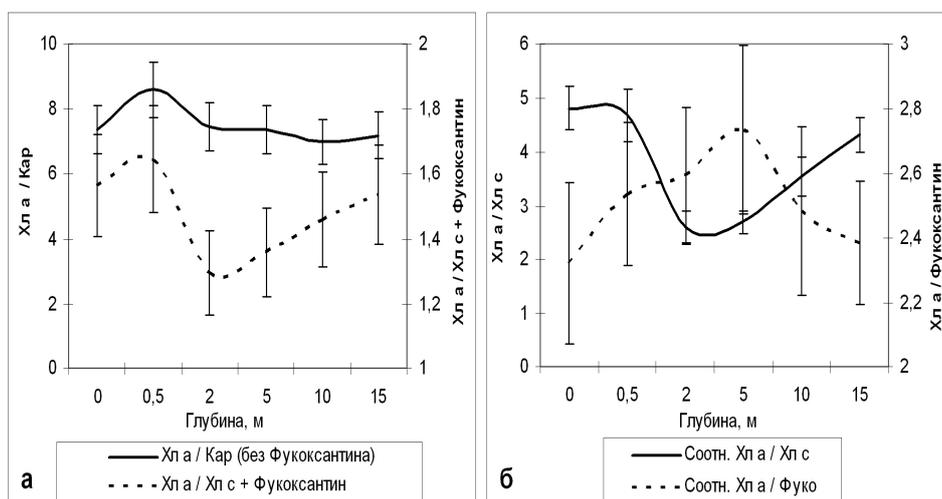


Рис. 8. Соотношение фотосинтетических пигментов при произрастании *Fucus vesiculosus* на разной глубине (среднее \pm стандарт. откл.)

Интенсивность видимого фотосинтеза

У растений *F. vesiculosus*, собранных с литорали непосредственно перед проведением эксперимента и помещенных на различную глубину, интенсивность видимого фотосинтеза снижалась по мере увеличения глубины. Однако и на глубине 15 м данный показатель составлял около 20 % фотосинтеза растений, находившихся возле поверхности (рис. 9).

Водоросли, предварительно в течение 10 сут акклимированные к произрастанию на глубине, показывали интенсивность фотосинтеза большую, чем неакклимированные. При экспоненциальном уменьшении с глубиной количества ФАР интенсивность фотосинтеза снижается линейно. Полученные результаты свидетельствуют об адаптационных перестройках фотосинтетического аппарата, направленных на эффективное использование освещения низкой интенсивности.

Данное исследование показало, что *F. vesiculosus* Баренцева моря способна длительное время существовать в сублиторали.

У растений на глубине 0,5 м снижается содержание фотосинтетических пигментов, однако скорость роста увеличивается, что может быть связано с наличием в верхнем слое воды «бликового» освещения, при котором интенсивность фотосинтеза растений значительно повышается (Greene, Gerard, 1990). С увеличением глубины «бликовое» освещение исчезает, количество ФАР снижается, изменяется спектральный состав освещения. Поселяющиеся на водорослях эпифиты еще больше снижают количество поступающего света. В ответ на изменение освещения происходят адаптационные перестройки фотосинтетического аппарата растений: дополнительный синтез фотосинтетических пигментов и изменение соотношения пигментов, входящих в состав светособирающего комплекса. Данные процессы энергозависимы, что подтверждается увеличением метаболической активности клеток. В связи с этим синтез структурных элементов замедляется и наблюдается снижение скорости роста водорослей.

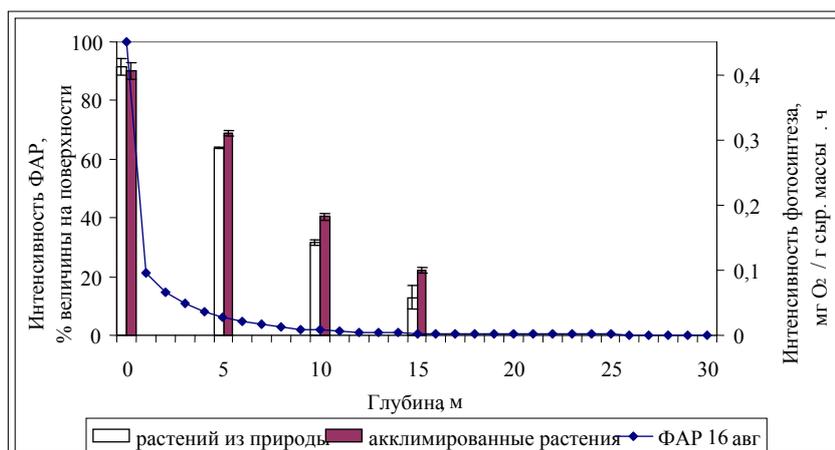


Рис. 9. Изменение интенсивности ФАР (% ее величины на поверхности) и видимого фотосинтеза (мг O₂/г сыр. массы · ч) у адаптированных и неадаптированных растений *Fucus vesiculosus* при произрастании на различной глубине

У водорослей имеется несколько механизмов защиты от обрастателей: выделение различных химических веществ и активизация процессов роста (Nagayama et al., 2003). Синтез таннинов, ответственных за защиту от поедания водорослей травоядными животными, также является

энергозависимым процессом (Jennings, Steinberg, 1997; Winkel-Shirley, 2002; Koivikko et al., 2005). Обрастание талломов водорослей эпифитами может быть связано со снижением содержания таннинов вследствие уменьшения интенсивности фотосинтеза и перераспределения энергии на адаптационные перестройки фотосинтетического аппарата.

У *Fucus vesiculosus*, являющегося представителем светолюбивых видов, при увеличении глубины произрастания достаточно ярко проявляются изменения морфофизиологических показателей. Анализ интенсивности фотосинтеза, содержания и соотношения фотосинтетических пигментов, метаболической активности клеток и скорости роста *F. vesiculosus* показывает, что глубина 0,5 м является оптимальной, а глубина 10 – критической для произрастания данного вида в Баренцевом море. При дальнейшем увеличении глубины произрастания фотосинтетический аппарат водорослей не может адаптироваться к низкому уровню освещения и спектральному составу проникающего в толщу воды света. Кроме того, физиологическую активность клеток водорослей может снижать изменение гидродинамического режима, связанное с глубиной произрастания, поскольку снижается поступление газов и биогенных элементов к талломам водорослей. Отрицательное воздействие могут оказывать и метаболиты эпифитов, поселяющихся на поверхности талломов водорослей, а также животные, использующие водоросли в качестве пищи.

Заключение

Фукус пузырчатый обладает высокой пластичностью и нижняя граница его произрастания в Баренцевом море не лимитируется действием только абиотических факторов. Данный вид способен произрастать в сублиторальной зоне. При отсутствии межвидовой конкуренции оптимальной для его произрастания является глубина 0,5 м. Ограничение распространения обусловлено, очевидно, конкурентными взаимоотношениями с другими видами макрофитов, а также с наличием травоядных животных, что согласуется с работами других авторов (Hawkins, Hartnoll, 1985; South, Whittick, 1987; Russell et al., 1998). Произрастание данного вида в литоральной зоне, где присутствует активное волновое воздействие и длительное осушение, способствует его защите от эпифитов. В сублиторали данный вид становится менее конкурентоспособным, вероятно, вследствие замедления синтеза флоротаннинов (Jennings, Steinberg, 1997). Произрастание *F. vesiculosus* в сублиторальной зоне Балтийского, Норвежского и Белого морей может быть связано с его адаптированностью к имеющимся там условиям. Причем обитающий в этих морях вид отличается от баренцевоморского по морфологическим и физиологическим признакам (Возжинская, 1986; Ruuskanen, Ваиск, 1999; Johansson, André, 2006) и, возможно, является отдельным подвидом.

- Бардан С.И., Дружков Н.И., Байтаз В.А., Челейкин С.А., Крымский А.В. Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): летне-осенний период 1989 г. Структурные характеристики. – Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1990. – 37 с.
- Бардан С.И., Дружков Н.И., Бобров Ю.А., Байтаз В.А. Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): зимне-весенний период 1987-1988 гг. – Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1989. – 42 с.
- Бардан С.И., Широколов В.Н. Гидролого-гидрохимические исследования // Контроль экологической ситуации в районе опытно-промышленной плантации водорослей в губе Дальнезеленецкой (Операт.-информ. мат.). – Апатиты: Изд-во Кол. ФАН СССР, 1988. – С. 18–28.
- Возжинская В.Б. Донные макрофиты Белого моря. – М.: Наука, 1986. – 191 с.
- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 740 с.
- Зинова А.Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 224 с.
- 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. Изд. 2-е. – М.: Химия, 1973. – 376 с.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиол. раст. – 1986. – 33, № 3. – С. 615–619.
- Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследований // Под ред. Д.И. Сапожникова. – М.; Л.: Наука, 1964. – 120 с.
- Рыжик И.В. Тетразолиевый метод как способ оценки метаболической активности тканей фукусовых водорослей // Мат. XXVI конф. молод. уч. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2008. – С. 124–127.
- Титлянов 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 / Под ред. А.Т. Мокроносова. – М.: ВО Агропромиздат, 1989. – 460 с.
- Alberte R.S., Friedman A.L., Gustafson D.L., Rudnick M.S., Lyman H. Light-harvesting systems of brown algae and diatoms. Isolation and characterization of chlorophyll *a/c* and chlorophyll *a*/fucoxanthin pigment-protein complexes // Biochim. Biophys. Acta. – 1981. – 635. – P. 304–16.
- Barrett J., Anderson J.M. The *P*-700-chlorophyll *a*-protein complex and two major light-harvesting complexes of *Acrocarpia paniculata* and other brown seaweeds // Ibid. – 1980. – 590. – P. 309–323.
- Brown T.E., Richardson F.L. The effect of grown environment on the physiology of algae: light intensity // J. Phycol. – 1968. – 4. – P. 38–54.
- Chapman A.R. Effects of grazing, canopy cover and substratum type on the abundances of common species of seaweeds inhabiting littoral fringe tidal pools // Bot. Mar. – 1990. – 33. – P. 319–326.
- 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. – 21. – P. 199–207.

- 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. – **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. – **48**, N 3. – 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. – **47**. – P. 98–105.
- Hawkins S.J., Hartnoll R.* Factors determining the upper limits of intertidal canopy-forming algae // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1985. – **20**. – P. 265–271.
- Honkanen T., Jormalainen V.* Genotypic variation in tolerance and resistance to fouling in the brown alga *Fucus vesiculosus* // *Oecologia*. – 2005. – **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. – **167**. – P. 191–194.
- Jennings J.G., Steinberg P.D.* Phlorotannins versus other factors affecting epiphyte abundance on the kelp *Ecklonia radiata* // *Oecologia*. – 1997. – **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. – **15**. – P. 2013–2029.
- Kalvas A., Kautsky L.* Geographical variation in *Fucus vesiculosus* morphology in the Baltic and North Seas // *Eur. J. Phycol.* – 1993. – **28**. – P. 85–91.
- Katoh T., Mimuro M., Takaichi S.* Light-harvesting particles isolated from a brown alga, *Dictyota dichotoma*. A supramolecular assembly of fucoxanthin-chlorophyll-protein complexes // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1989. – **976**. – P. 233–240.
- Katoh T., Tanaka A., Mimuro M.* Xanthosomes: Supramolecular assemblies of xanthophyll-chlorophyll *a/c* protein complexes // *Meth. Enzym.* – 1993. – **214**. – P. 402–412.
- Kiirikki M.* Mechanisms affecting macroalgal zonation in the northern Baltic Sea // *Eur. J. Phycol.* – 1996. – **31**. – P. 225–232.
- 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. – **31**. – P. 195–212.
- Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic membranes // *Meth. Enzym.* – 1987. – **148**. – P. 350–382.
- Lüning K.* Day and night kinetics of growth rate in green, brown and red seaweeds // *J. Phycol.* – 1992. – **28**. – P. 794–803.
- Maslova T.G., Popova I.A.* Adaptive properties of plant pigment systems // *Photosynthetica*. – 1993. – **29**. – P. 195–203.
- Menge J.L.* Effect of herbivores on community structure of the New England rocky intertidal region: distribution, abundance and diversity of algae // *Abstr. Ph.D. (Biol)*. Cambridge, 1975. – 164 p.
- Mimuro M., Katoh T., Kawai H.* Spatial arrangement of pigments and their interaction in the fucoxanthin-chlorophyll *a/c* protein assembly (FCPA) isolated from the brown alga *Dictyota dichotoma*. Analysis by means of polarized spectroscopy // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1990. – **1015**. – P. 450–456.

- Nagayama K., Shibata T., Fujimoto K., Honjo T., Nakamura T. Algicidal effect of phlorotannins from the brown alga *Ecklonia kurome* on red tide microalgae // *Aquaculture*. – 2003. – **218**. – P. 601–611.
- Passaquet C., Thomas J.C., Caron L., Hauswirth N., Puel F., Berkaloff C. Light-harvesting complexes of brown algae. Biochemical characterization and immunological relationships // *FEBS Lett.* – 1991. – **280**. – P. 21–26.
- 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. – **42**. – P. 293–303.
- Russell G., Ruuskanen A., Kiirikki M. Sunlight, shade and tidal night: photoadaptation in *Fucus vesiculosus* L. // *Sarsia*. – 1998. – **83**. – P. 381–386.
- Ruuskanen A., Baëck S. Morphological variation of northern Baltic *Fucus vesiculosus* // *Ophelia*. – 1999. – **50**. – P. 43–59.
- Shibata T., Hama Y., Miyasaki T., Ito M., Nakamura T. Extracellular secretion of phenolic substances from living brown algae // *J. Appl. Phycol.* – 2006. – **18**. – P. 787–794.
- Shibata T., Kawaguchi S., Hama Y., Inagaki M., Yamaguchi K., Nakamura T. Local and chemical distribution of phlorotannins in brown algae // *Ibid.* – 2004. – **16**. – P. 291–296.
- South G.R., Whittick A. *Introduction to Phycology*. – Oxford: Black. Sci. Publ., 1987. – 341 p.
- Targett N.M., Arnold T.M. Predicting the effects of brown algal phlorotannins on marine herbivores in tropical and temperate oceans // *J. Phycol.* – 1998. – **34**. – P. 195–205.
- Vistica D., Skehan Ph., Scudiero D., Monks A., Pittman A., Boyd M. Tetrazolium-based assays for cellular viability: a critical examination of selected parameters affecting formazan production // *Canc. Res.* – 1991. – **51**. – P. 2515–2520.
- Winkel-Shirley B. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2002. – **5**. – P. 218–223.

Получена 07.06.11

Рекомендовала к печати А.В. Лишук-Курейшевич

M.V. Makarov, I.V. Ryzhik, G.M. Voskoboinikov

Murmansk Marine Biological Institute of the Kola Science Center RAS,
Vladimirskaya St., 183010 Murmansk, Russia

THE EFFECT OF *FUCUS VESICULOSUS* L. (*PHAEOPHYCEAE*) LOCATION IN THE DEPTH ON ITS MORPHOPHYSIOLOGICAL PARAMETERS (BARENTS SEA, RUSSIA)

Investigation of species diversity of epiphytes and phytophages, thalus morphology, growth rates, intensity of photosynthesis, composition and ratio of photosynthetic pigments, metabolic activity of cells of brown seaweed *Fucus vesiculosus*, placed on depths from 0 to 15 m, was carried out. Results of researches have shown that in the absence of an interspecific competition the depth of 0.5 m is more favorable for Barents Sea *F. vesiculosus* growth.

Key words: *Fucus vesiculosus*, photosynthetic pigments, intensity of photosynthesis, metabolic activity, epiphytes.