



УДК 581.526.323.3+582.272.74+582.275.39(268.46)(262.5)

## СОЛЁНОСТЬ СРЕДЫ И МОРСКИЕ МАКРОВОДОРОСЛИ: ПРОЯВЛЕНИЯ ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ *IN VITRO* И *IN SITU*

**О.В. Максимова**

Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, Нахимовский пр., 36, 117997 Москва, Россия;  
e-mail: ovmaximova@mail.ru

### РЕЗЮМЕ

Обсуждается роль солёности среды в модификационной изменчивости макроводорослей. Для черноморской багрянки *Phyllophora crispa* кардинальные изменения морфологии и биологии были прослежены в лабораторных условиях при повышении солёности от природных 18‰ до 25, 32 и 39‰, а для беломорских бурых *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* – напротив, в природных условиях при опреснении (до 7–17‰).

**Ключевые слова:** макроводоросли, солёность среды, экологические формы

## SALINITY AND MARINE MACROALGAE: ECO-MORPHOLOGICAL PLASTICITY *IN VITRO* AND *IN SITU*

**O.V. Maximova**

P.P. Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, Nakhimovsky Pr. 36, 117997 Moscow, Russia;  
e-mail: ovmaximova@mail.ru

### ABSTRACT

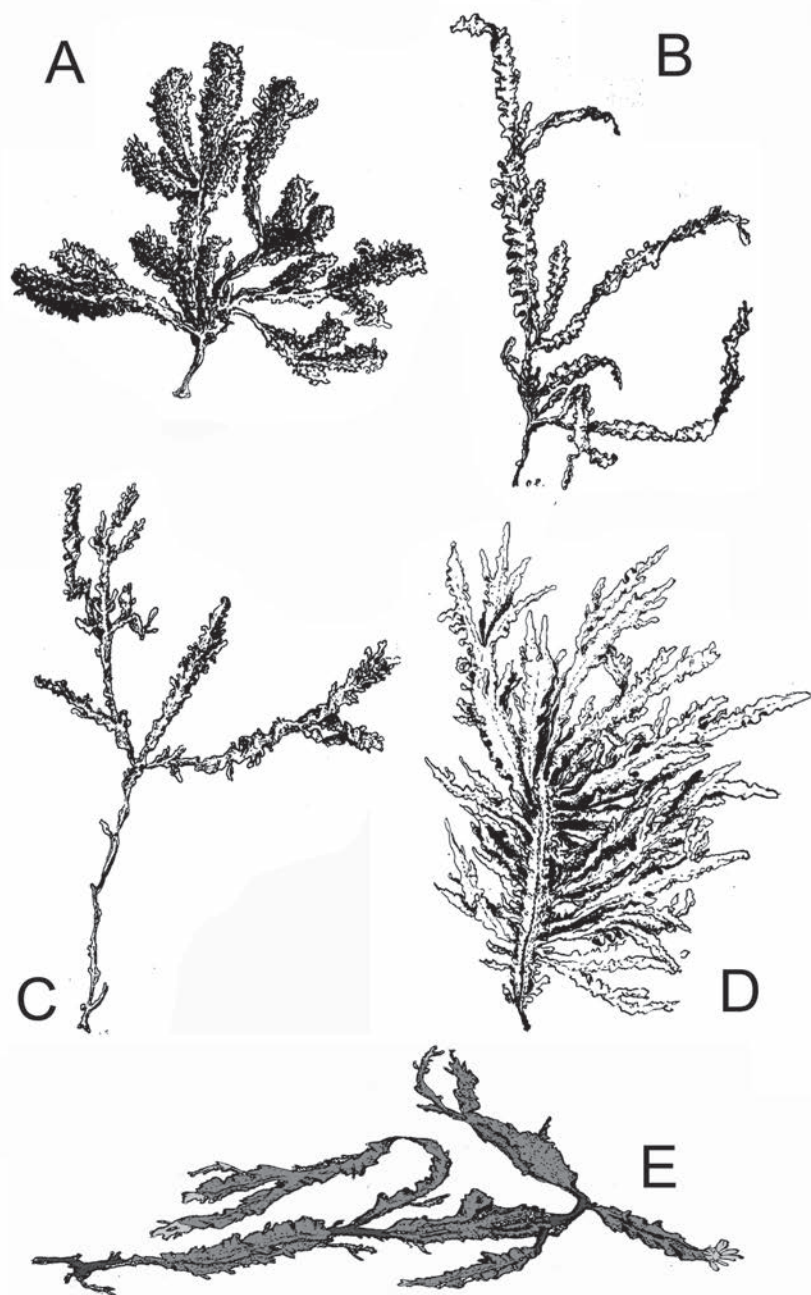
The role of salinity in modification of macroalgae is discussed. The essential morphological and biological changings were observed: for *Phyllophora crispa* (Black Sea) as a result of experimental raise of salinity from natural 18‰ up to 25, 32 and 39‰, and on the contrary, for *Fucus vesiculosus* and *Ascophyllum nodosum* (White Sea) *in situ* in brackish (7–17‰) habitats.

**Key words:** macroalgae, salinity, ecological forms

Наиболее интересные результаты, полученные лабораторией экологии прибрежных донных сообществ ИО РАН в области альгологических исследований, связаны с влиянием солёности среды на морфологию макрофитов. Это касается как черноморской филлофоры *Phyllophora crispa* (Hudson) P.S. Dixon, 1964, так и беломорских фукоидов – *Fucus vesiculosus* L., 1753 и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis, 1863. Эти совершенно различные макроводоросли (красную и бурые) объединяет одно свойство: они исключительно пластичны морфологически, т.е. обладают способностью образовывать многочисленные эко-

гические формы (экады) и морфотипы (морфы) в разных условиях среды (рис. 1 и 4) (Зинова, 1953; Калугина-Гутник, 1975; Максимова, Рыбников, 1993; Максимова, 2007).

Работы с черноморской филлофорой (тогда её называли *Ph. nervosa*) мы начали в 1983 г. с целью разработки научных основ марикультуры промысловых водорослей. Филлофора – это промысловый вид: её добывали на знаменитом Филлофорном поле Зёрнова, образованном неприкрепленной пластообразующей формой (рис. 1), и перерабатывали в агароид, близкий к агар-агару. Природный материал для экспериментов



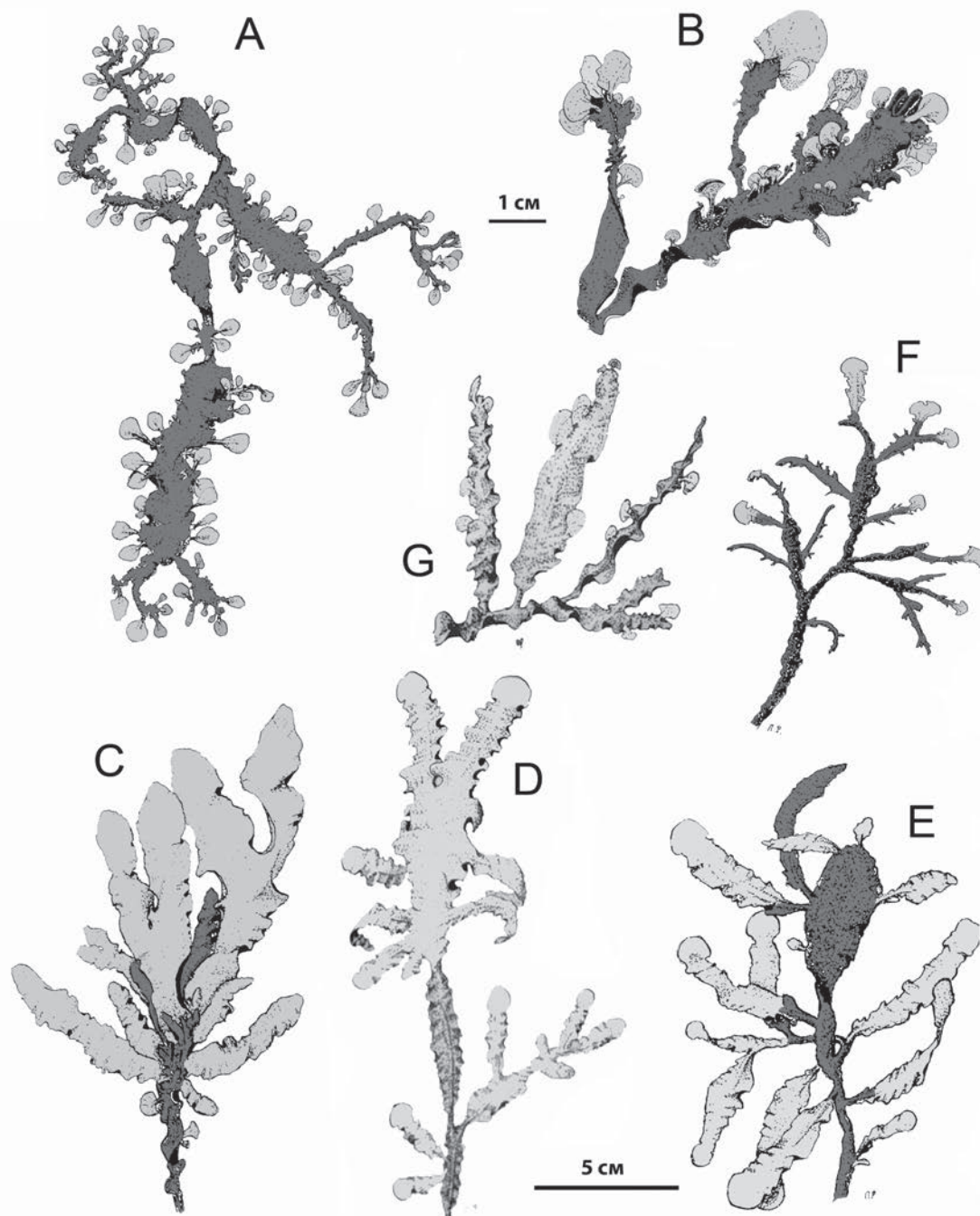
**Рис. 1.** Морфологическое разнообразие *Phyllophora crispa* (по: Максимова, Рыбников, 1993): А–D: прикреплённая мелководная (скальная) экада: А – курчавая морфа (*crispa*); В – типичная морфа (*nervosa*); С – вытянутая морфа (*longiarticulata*); D – перистая морфа (*pinnata*); E – фрагмент таллома глубоководной (пластообразующей) экады (глубина 39 м). (Рис. П.В. Рыбникова.)

**Fig. 1.** Morphological diversity of *Phyllophora crispa* (from: Maximova, Rybnikov, 1993): A–D: attached shallow-water ecad: A – morphotype *crispa*; B – typical morphotype *nervosa*; C – elongated morphotype *longiarticulata*; D – morphotype *pinnata*; E – the deep-water (bed-forming) ecad, part of thallus (depth 39 m). (Drawing by P.V. Rybnikov).

был легко доступен: около Южного отделения ИО РАН в Геленджике на глубинах от 20 см до почти 30 м были мощные заросли прикреплённой (скальной) экады филлофоры. Пластообразующая экада была отобрана на Филлофорном поле с глубины 39 м с борта НИС «Витязь» (апрель 1988 г.). В ЮО ИО РАН нами была смонтирована многокамерная аквариальная установка (аквафи-

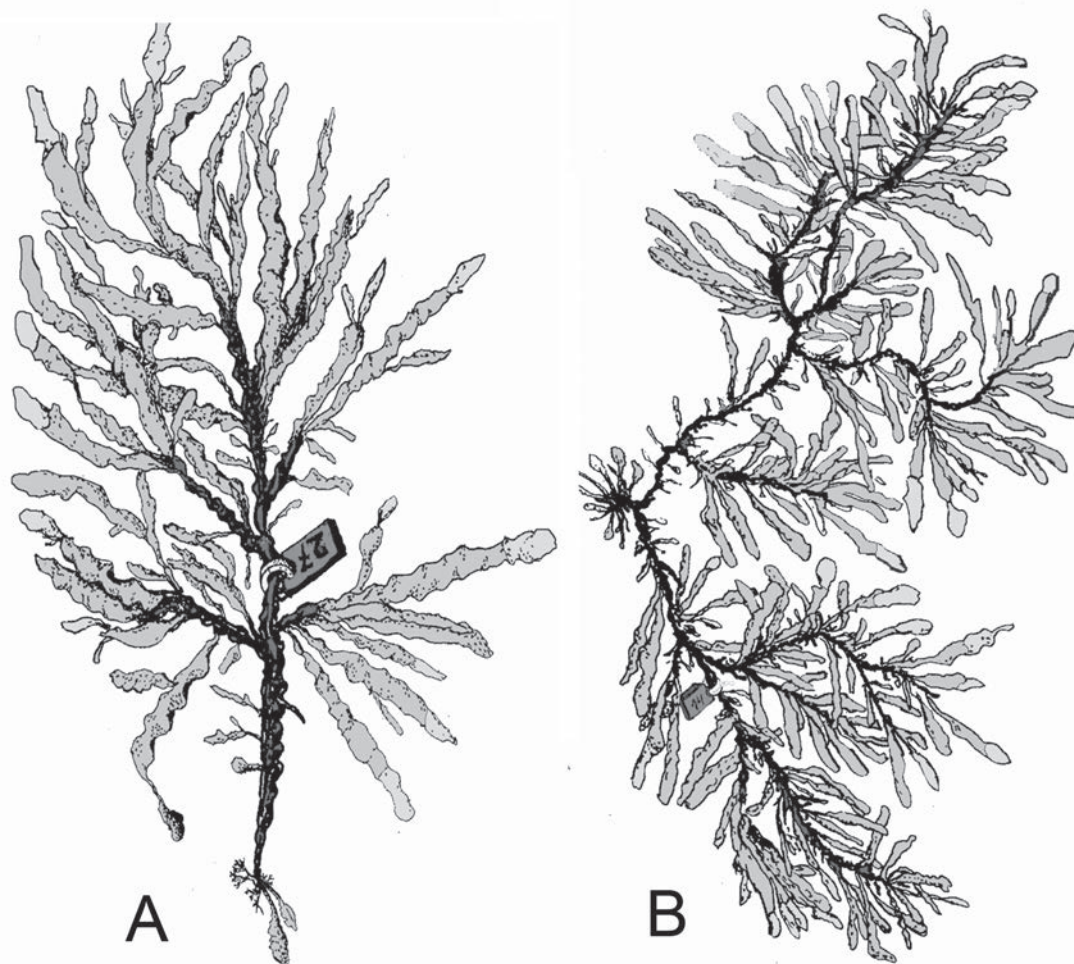
тотрон) с регуляцией основных параметров среды (фотопериод, освещённость, температура воды) (Кучерук и др., 1987).

В течение почти 2 лет мы не могли добиться, чтобы филлофора росла. Она переживала зиму, слабо фотосинтезировала, но никакого прироста (ни видимого линейного, ни весового) не наблюдалось. Мы меняли режимы освещённости и



**Рис. 2.** Результаты лабораторных экспериментов (по: Лучина и др., 1993), ювенильные пролификации – светлые: А, В, F: «взрывной рост» у глубоководной (А) и скальной (В) экад, солёность 25‰; F – то же, глубоководная экада, 39‰; С, D, E: приросты через 4 месяца: С – скальная экада, 25‰; D – то же, 32‰; E –глубоководная экада, 25‰; G – приросты скальной экады в природе (конец вегетационного сезона). (Рис. П.В. Рыбникова).

**Fig. 2.** The results of experimental work with *Phyllophora* (from: Luchina et al., 1993), juvenile proliferations – light-grey: A, B, F: «explosive growth» of deep-water (A) and shallow-water (B) ecads, salinity 25‰; F – the same, deep-water ecad, 39‰; C, D, E: thalli gain after 4 months: C – shallow-water ecad, 25‰; D – the same, 32‰; E – deep-water ecad, 25‰; G – natural gains of shallow-water ecad (the end of vegetation season). (Drawing by P.V. Rybnikov).



**Рис. 3.** Унификация габитуса разных экад филлофоры через год после начала эксперимента (25‰): А – скальная, В – глубоководная. (Рис. П.В. Рыбникова).

**Fig. 3.** Habitual unification of *Phyllophora* thalli in a year after the beginning of experiment (25‰): А – shallow-water ecad, В – deep-water ecad. (Drawing by P.V. Rybnikov).

температуры, использовали биогенные и микроэлементные добавки к среде – ситуация не менялась. Наконец, мы изменили солёность, вспомнив, что филлофора – изначально средиземноморский вид, обитающий при солёности вдвое большей, чем черноморская: 36–38‰ против 18‰.

Увеличение солёности до 25‰, 32‰ и 39‰ дало поразивший нас эффект, который мы назвали «взрывным ростом» («explosive growth»): примерно через месяц после помещения талломов филлофоры в среду с солёностью 25‰ и 32‰ они покрылись множеством ярко-розовых пролифи-

каций (рис. 2, А и 2, В), и с этого момента начался неуклонный рост массы талломов. При солёности 39‰ «взрывной рост» начался через 17 дней, но большая часть пролификаций была уродливой, изогнутой или тонко-игольчатой (рис. 2, F), и поэтому накопление массы было не столь интенсивным. Максимальный прирост массы был получен при солёности 25‰: здесь её удвоение произошло всего за 15 дней. Через 4 месяца молодые пролификации достигли у растений, обитавших в среде с солёностью 25‰ и 32‰, весьма впечатляющих размеров (рис. 2, С, 2, D и 2, E). Подобные величи-

ны прироста никогда не наблюдались у филлофоры в природе (рис. 2, G) (Лучина и др., 1993).

При длительном (около года) содержании талломов филлофоры при повышенной солёности область оптимума роста сместилась в сторону более высоких значений солёности. При перемещении талломов, адаптированных к 25‰, в аквариумы с более высокой солёностью (вплоть до 39‰) накопление массы усиливалось. Угнетения роста, как при краткосрочных экспериментах, не происходило (Максимова и др., 1993).

Кроме того, под влиянием повышенной солёности и в условиях отделённости от субстрата габитус изначально резко различающихся пластообразующей и скальной экад стал практически одинаковым, и если бы не номерные метки на талломах, мы не всегда смогли бы сказать, какое растение дало начало тому или иному конгломерату переплетённых пролификаций (рис. 3) (Лучина и др., 1993).

Таким образом, было опровергнуто мнение о том, что морфологическая перестройка талломов филлофоры должна занимать очень длительное время (Щапова, 1954). В наших аквариумах эта перестройка произошла всего за 8–9 месяцев, что, кстати, соответствует расчётному времени, за которое оторвавшиеся от субстрата талломы филлофоры могут преодолеть расстояние от скал Крыма до района Филлофорного поля с помощью придонных течений (Максимова, Кучерук, 1993).

К сожалению, по независящим от нас причинам в 1992 г. исследования филлофоры были прекращены, зато мы получили возможность исследовать беломорские фукоиды.

Мы работаем в Кандалакшском заливе Белого моря: в проливе Великая Салма, губе Чернореченская, эстуарии р. Чёрная, на о. Оленевский. Помимо реки, здесь имеется множество ручьёв, опресняющих отдельные бухты. В зависимости от сезона, фазы приливо-отливного цикла и направления ветра солёность меняется от 21–24‰ в Чернореченской губе до 7–17‰ в эстуарии, во время половодья падая до нуля (Бурковский, 1992; Мазей, 2002).

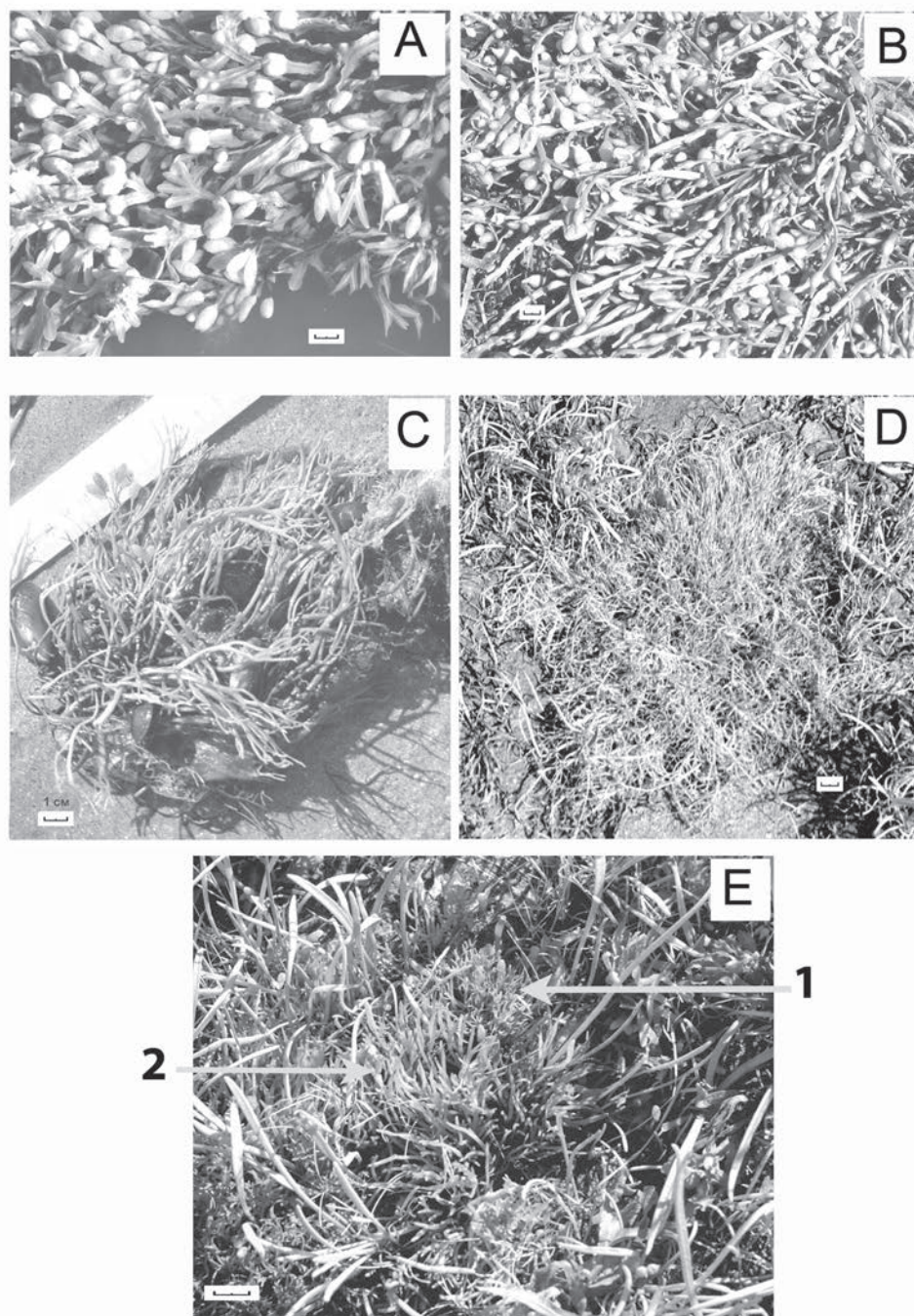
В этом районе мы обнаружили три новые экологические формы (экады) местных фукоидов. Две из них были новыми для науки, а третью никогда не отмечали в альгофлоре Белого моря, хотя она была известна уже 100 лет для многих районов Европы и Северной Америки (Вагер,

Bohling, 1916; Максимова, 2007). Это – карликовый мохообразный *F. vesiculosus* ecad *muscooides*, который частью западных альгологов считается отдельным видом *F. cottonii* (Wynne, Magne, 1991; Mathieson, Dawes, 2001). Он не имеет ни органов прикрепления, ни воздушных пузырей, ни органов размножения и образует очень тесные (до 130 тыс. экз/м<sup>2</sup>) и обширные дерновины в нижнем ярусе литоральной галофитной растительности в опресняемых местообитаниях (рис. 4, E-1). Карликовая экада, скорее всего, берёт начало от обрывков талломов «нормального» фукуса (рис. 4, A), вынесенных штормами в маршевые участки побережья и захороненных в песчано-илистом грунте (Максимова, Мюге, 2007).

Мы впервые обнаружили и описали мохообразную экаду аскофиллума (*A.nodosum* ecad *muscooides*) (рис. 4, E-2), причём её происхождение прослежено нами *in situ*: карликовая экада отрастает от погружённых в грунт талломов характерной для солёных маршей экады *scorpioides* (Mathieson et al., 1982) (рис. 4, D). Затем она воспроизводится самостоятельно путём вегетативного размножения, точно так же, как и мохообразный фукус. Генетически все три экады аскофиллума идентичны (Максимова, Мюге, 2007).

И, наконец, мы нашли оригинальный фукус, обитающий в опреснённых заиленных местах на литорали и в верхней sublиторали (до глубины 2 м). Генетический анализ показал принадлежность и карликового, и этого фукуса к кластеру *Fucus vesiculosus*. Поскольку он встречается исключительно в ассоциации с *Zostera marina*, которую изучал наш учитель В.Н. Вехов, мы назвали эту экаду *vehovianus*. В 2011 г. мы обнаружили на о. Оленевский один таллом с парными воздушными пузырями, что ещё раз подтверждает происхождение экады от фукуса пузырьчатого (Максимова, Мюге, 2007).

Как известно, макроводоросли, теряющие связь с субстратом, вскоре теряют и способность к половому размножению (Калугина-Гутник, 1975; Петров, 1977). Бентосные пластообразующие водоросли (филлофора, грацилярия, анфельция, фурцеллярия), а также плейстонные саргассы Саргассова моря не продуцируют половых продуктов, но зато они обрели способность к интенсивному вегетативному размножению путём простой фрагментации таллома (как, кстати, и наша экспериментальная филлофора). «Зостеро-



**Рис. 4.** Морфологическое разнообразие *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*: А – типичная форма *F. vesiculosus* (фрагмент таллома); В – типичная форма *A. nodosum*; С – *F. vesiculosus* ecad *vehovianus*; D – *A. nodosum* ecad *scorpioides*; E – смешанная куртина карликовых фукоидов *F. vesiculosus* ecad *muscooides* (стрелка 1) и *A. nodosum* ecad *muscooides* (стрелка 2). (Фото Н.В. Кучерука и О.В. Максимовой).

**Fig. 4.** Morphological diversity of *Fucus vesiculosus* and *Ascophyllum nodosum*: А – typical *F. vesiculosus* (part of a thallus); В – typical *A. nodosum*; С – *F. vesiculosus* ecad *vehovianus*; D – *A. nodosum* ecad *scorpioides*; E – mixed bed of dwarf fucoids *F. vesiculosus* ecad *muscooides* (arrow 1) and *A. nodosum* ecad *muscooides* (arrow 2). (Foto by N.V. Kucheruk and O.V. Maximova).

вый» фукус лишён органов прикрепления и прекрасно фрагментируется, однако один из 10–15 талломов несёт рецептакулы с хорошо развитыми однополюми гаметангиями, как и у *F. vesiculosus* (рис. 4, С).

Мы проследили превращение экады *muscoides* в экаду *vehovianus*: на краю куртин мохообразного фукуса образуются более вытянутые талломы. Постепенно они вымываются из грунта, образуют тесно переплетённые комки и начинают «путешествовать» по дну, влекомые приливо-отливными течениями. Попадая в заросли взморника, они зацепляются за его кусты и постепенно «заякориваются» с помощью биссуса мидий и матов нитчатых водорослей. Вторично прикреплённый таллом начинает интенсивно расти, ветвиться и через какое-то время образует рецептакулы. И происходит всё это только в опреснённых местах.

Таким образом, солёность среды – один из основных агентов адаптивных морфологических изменений морских макроводорослей, а изначальная способность вида к фенотипическим изменениям обеспечивает ему преимущества при заселении нетипичных местообитаний. Филлофоре эта способность позволила не только вселиться в опреснённое Чёрное море, но и стать там одним из доминантов донной растительности в прикреплённом виде, а в неприкреплённом – сформировать уникальный биоценоз Филлофорного поля. Ещё более разительные трансформации морфологии и биологии мы наблюдаем у беломорских фукоидов, успешно заселяющих солоноватоводные местообитания. При этом как для филлофоры, так и для фукоидов очень важную роль играет вегетативное размножение, «замещающее» утрачиваемое половое. Однако вторичное прикрепление к субстрату способно «вернуть» половой процесс, что мы наблюдали *in situ* на примере *Fucus vesiculosus* ecad *vehovianus*.

## ЛИТЕРАТУРА

- Зинова А.Д. 1953.** Определитель бурых водорослей северных морей СССР. Москва–Ленинград: АН СССР, 225 с.
- Калугина-Гутник А.А. 1975.** Фитобентос Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 247 с.
- Кучерук Н.В., Вайсман А.Л., Максимова О.В. и Лучина Н.П. 1987.** Экспериментальная аквариальная в Южном отделении ИОАН: первая очередь аквафитотрона. // Биология объектов мариккультуры, Москва: ИОАН, с. 111–115.
- Лучина Н.П., Максимова О.В., Рыбников П.В. и Кучерук Н.В. 1993.** Влияние солёности и температуры воды на морфологию и интенсивность роста черноморской филлофоры в условиях отделенности от субстрата. // Биология черноморских агарифитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. Москва: ИО РАН, с. 76–96.
- Мазей Ю.А. 2002.** Организация сообщества микробентоса в зоне смешения речных и морских вод. Автореферат диссертации кандидата биологических наук. Москва: МГУ, 24 с.
- Максимова О.В. 2007.** Обзор исследований карликовых и бентоплейстонных фукусовых (*Fucales*, *Phaeophyceae*). *Ботанический журнал*, **92**(6): 858–877.
- Максимова О.В. и Кучерук Н.В. 1993.** Эколого-морфологическая пластичность черноморской *Phyllophora nervosa* и проблема существования Филлофорного поля Зернова. // Биология черноморских агарифитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. Москва: ИО РАН, с. 97–106.
- Максимова О.В. и Мюге Н.С. 2007.** Новые для Белого моря формы фукоидов (*Fucales*, *Phaeophyceae*): морфология, экология, происхождение. *Ботанический журнал*, **92**(7): 965–986.
- Максимова О.В. и Рыбников П.В. 1993.** Морфологическое разнообразие прикрепленной *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. в северо-восточной части Чёрного моря: проблемы классификации. // Биология черноморских агарифитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. Москва: ИО РАН, с. 25–38.
- Петров Ю.Е. 1977.** Размножение и циклы развития водорослей. В кн.: М.М. Голлербах (Ред.). Жизнь растений. Том 3. «Водоросли. Лишайники». Москва: Просвещение, с. 38–42.
- Baker S.M. and Bohling M.H. 1916.** On the Brown Seaweeds of the Salt Marsh. Part II. *Journ. Linn. Soc., Bot.* **18**: 325–380 + 3 Plates.
- Mathieson A.C. and Dawes C.J. 2001.** A muscoides-like *Fucus* from a Maine salt marsh: its origin, ecology, and taxonomic implication. *Rhodora*. **103**(914): 172–201.
- Mathieson A.C., Penniman C.A., Busse P.K. and Tvetter-Gallagher E. 1982.** Effects of ice on *Ascophyllum nodosum* within the Great Bay Estuary System of New Hampshire – Maine. *J. Phycol.* **18**(3): 331–336.
- Wynne M.J. and Magne F. 1991.** Concerning the name *Fucus muscoides* (Cotton) J. Feldman et Magne. *Cryptogamie: Algologie*. **12**(1): 55–65.