

На правах рукописи

Стародубцева Анастасия Андреевна

**ЭКОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ
И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗОСТЕРЫ МОРСКОЙ
ZOSTERA MARINA L. НА БЕЛОМ МОРЕ**

03.02.08 – «Экология»

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Санкт-Петербург – 2010

Работа выполнена в Государственном образовательном учреждении высшего профессионального образования Петрозаводском государственном университете

Научный руководитель доктор биологических наук, профессор
Марковская Евгения Федоровна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Слемнев Николай Николаевич

кандидат биологических наук
Спиридонов Василий Альбертович

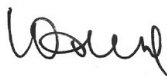
Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук
Мурманский морской биологический
институт Кольского научного центра
РАН

Защита состоится 16 марта 2011г. в _____ часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Учреждении Российской академии наук Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 346-47-06, факс (812) 346-36-43

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Учреждении Российской академии наук Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН

Автореферат разослан «_____ февраля» 2011г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



О. С. Юдина

Актуальность

Zostera marina L. – зостера морская, взморник морской относится к экологической группе морских трав. Морские травы – вторичноводные покрытосеменные растения, произрастающие в морской среде. Интерес ученых к морским травам, в частности к зостере морской, в последнее время сильно возрос (The World Atlas of Seagrasses, 2003; European seagrasses..., 2004; Larkum et al., 2006), что связано с ее гибелью и восстановлением в разных районах мирового океана (Renn, 1936; Кузнецов, Матвеева, 1963; Белое море..., 1995) и современными процессами восстановления популяции вида и биоценологических связей в Белом море (Шкляревич, 1982; Карпович, 1988; Телегин, 2000, 2001; Шкляревич, Сергиенко, 2003; Иванова, Лайус, 2008; Бианки, 2009). Одним из путей оценки процесса восстановления является определение запасов биомассы зостеры, которые активно изучаются на Белом море (Кузнецов, 1960; Паленичко, 1961; Гемп, 1962; Колеватова, 1963; Вехов, 1974, 1980; Букина, Иванов, 2004; Максимович и др., 2005; Букина и др., 2010). Однако ряд районов, в том числе побережье Онежского залива и восточное побережье Белого моря остаются слабо изученными. Процесс восстановления тесно связан с морфо-физиологическими особенностями вида (Вехов, 1992; Larkum et al., 2006). В настоящее время усилился интерес к изучению реакции растений в нестабильных климатических условиях (Марковская и др., 2004). Реакция растений зостеры на периодические изменения условий солености (Biebl, McRoy, 1971; Van Diggelen, 1987; Dawes, 1998; Murphy et al., 2001; Ye, Zhao, 2002; Touchette, 2007; Hogarth, 2007), освещенности (Dennison, 1979; Dennison, Alberte, 1982; Olsen, Sand-Jensen, 1993; Carty, 2003; Rivers, 2006; Hogarth, 2007), температуры (Фельдман, Лютова, 1962; Вехов, 1992; Larkum et al., 2006) активно исследуется в камеральных опытах и значительно меньше работ выполняется в полевых условиях. Современный интерес к реакции растений в естественных условиях произрастания определяется, прежде всего, прогнозами усиления климатической нестабильности в суточном и сезонном циклах особенно в условиях Северо-Запада России (Филатов и др., 2007), что может привести к изменению реакции растений и на периодические природные явления, в том числе и на приливно-отливной зоне в естественных условиях.

Цель исследования – определить продуктивность и морфо-физиологические параметры зостеры морской *Z. marina* в различных условиях произрастания на Белом море.

Задачи:

1. Определить продуктивность *Z. marina* в различных точках ее произрастания на акватории Белого моря

2. Изучить морфометрические показатели *Z. marina* в различных условиях ее произрастания

3. Исследовать осмотический потенциал растений *Z. marina* в различных условиях ее произрастания и в приливно-отливной динамике на литорали

4. Исследовать пигментный аппарат растений у *Z. marina* в различных условиях произрастания и определить интенсивность фотосинтеза у растений в условиях приливно-отливной зоны

Научная новизна. В работе получены современные данные по продуктивности zostеры в менее изученных точках Кандалакшского берега и кутовых островов Кандалакшского залива, Карельского и Поморского берегов Белого моря, которые показали, что популяция zostеры успешно восстанавливается. Установлен диапазон варьирования содержания и соотношения хлорофиллов у zostеры морской в пределах ее мирового ареала: по содержанию хлорофиллов (1,4–8,9 мг/г сух. массы) и их соотношению (1,3–4,9). Эти показатели пигментного аппарата *Z. marina* являются генетически обусловленной характеристикой вида. Показано, что по параметрам световой кривой интенсивности фотосинтеза растения Белого моря сходны с растениями низких широт. Впервые в полевых условиях выявлены закономерности реакции zostеры морской по величине осмотического потенциала в режиме изменения условий на приливно-отливной зоне.

Практическая значимость работы. Все исходные материалы работы по территории заповедника переданы в архив Кандалакшского заповедника. Полученные результаты могут быть включены в мониторинговые наблюдения по прибрежным территориям Кандалакшского заповедника. Результаты работы по продуктивности и выявленные закономерности по реакции растений zostеры на изменения факторов среды в пределах приливно-отливной зоны могут быть использованы при разработке курсов по морской биологии в ВУЗах.

Апробация работы. Основные положения диссертации были представлены на Международной научно-практической конференции «Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт» (г. Мурманск, 2009), на Международных краткосрочных научно-полевых курсах «Лесная экосистема тайги на вечной мерзлоте. Роль мерзлотной зоны в глобальном изменении климата» (г. Якутск, 2009), на Международной конференции Arctic Frontiers 2010

«Living in the High North» (г. Тромсё, Норвегия, 2010), на Международной научной конференции «Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки» (г. Мурманск, 2010), на Международных краткосрочных научно-полевых курсах GCOE-INeT International. Summer School 2010 "Cascading interactions among ecosystems" (Хоккайдо, Япония, 2010), на семинаре Карельского отделения ОФР (г. Петрозаводск, 2010).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 13 работ, в том числе 1 статья в журнале из списка ВАК, 5 статей в других журналах и 7 в материалах международных и российских конференций.

Организация, объем исследования и личный вклад автора. Работа выполнена на кафедре ботаники и физиологии растений Петрозаводского государственного университета в 2005–2010 гг. Автор принимала личное участие в экспериментальных, камеральных и полевых исследованиях, обработке данных, интерпретации материала и подготовке публикаций.

Структура и объем диссертации. Работа включает введение, 3 главы, заключение, выводы, список литературы и приложения. Диссертация изложена на 164 страницах машинописного текста, содержит 62 рисунка, 32 таблицы. Список литературы содержит 164 источника, в том числе 79 зарубежных. В приложении приведены фотоматериалы.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов № 3832 «Морфологические и физиологические аспекты видообразования и формирования адаптационных стратегий видов в прибрежных экосистемах приливных морей Голарктики и Арктики» в рамках АВЦП "Развитие научного потенциала высшей школы», и «Морфолого-физиологические показатели лишайников и сосудистых растений для оценки и прогнозирования состояния прибрежно-водной среды» в рамках ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (ГК 14.740.11.0300).

Глава 1. Обзор литературы

Представлен обзор исследований по распространению и продуктивности *Z. marina* в различных морях мирового океана и дан более подробный анализ по результатам работ на Белом море. Рассмотрены вопросы адаптации к различным факторам на приливно-отливной зоне: механическому воздействию, освещенности, температуре и условиям солености. Рассмотрена роль *Z. marina* в водной экосистеме и ее практическое использование.

Глава 2. Район исследования, объект и методы

2.1. Район и места исследования.

Работа выполнена в 2005-2010 гг. в следующих точках Белого моря: на Канадлакшском берегу (Турий мыс, Порья губа, мыс Каюкова, о. Двойной, губа Долгая, о. Горельий, побережье около деревни Лувеньга), на кутовых островах Кандалакшского залива: о. Олений (Коровья губа), о. Ряшков (Южная губа, Фукусовая губа, Северо-восточный мыс, Восточный берег, Юго-западный мыс); на Карельском берегу (губа Кислая, Чернореченская губа, Кузакотская губа северный берег южного кута, Белая луда, губа напротив о. Березовый), на Поморском берегу (побережье около деревни Колежма). Часть исследованных территорий принадлежит Кандалакшскому государственному природному заповеднику (Турий мыс, Порья губа, побережье около деревни Лувеньга, о. Олений, о. Ряшков).

2.2. Объект исследования

Zostera marina L. [*Z. hornemanniana* Tutin, *Z. angustifolia* (Hornem.) Reichenb.] – зостера морская, взморник морской, морская трава. Класс *Liliopsida*, *Monocotyledones*, порядок *Najadales*, семейство *Zosteraceae* (Тахтаджан, 1934; Цвелев, 1966). В соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995) subsp. *hornemanniana* (Tutin) Lemke = *Z. angustifolia* или var. *angustifolia* Hornem. = *Z. angustifolia* (Tutin, 1938; Czerepanov, 1995). Рядом авторов для Белого моря приводятся и другие виды зостеры. Так В. В. Кузнецов, Л. А. Зенкевич и Н. С. Гаевская указывают для Белого моря и *Z. nana* Roth., Н. Н. Цвелев – *Z. hornemanniana* Tutin (*Z. Angustifolia* (Hornem) Reichenb.) (Гаевская, 1948; Кузнецов, 1960; Зенкевич, 1963; Флора..., 1979). В настоящей работе принято, что на исследуемой территории произрастает один вид – *Z. marina*.

2.3. Методы исследования

Определение биологической продуктивности (биомассы) Z. marina. В каждой географической точке исследования брали по 3–5 проб с помощью металлического цилиндра (площадь сечения 1 дм²) с заостренными краями. Образцы промывались, растения разделяли на надземные и подземные части. Определяли сырую и после высушивания сухую массу (г/м²) с точностью до 0,001 г. *Определение морфометрически параметров.* Проводили на растениях из проб для определения биомассы. В каждой пробе измеряли длину 10 побегов, длину и ширину листьев на них. Рассчитывали площадь одного листа и среднюю площадь листьев одного побега. *Определение осмотического потенциала.* Определяли в клетках листьев сформировавшихся вегетативных побегов. Опыты про-

водили 2–5-кратной повторности. Определение проводили плазмолитическим методом (МПа) (Викторов, 1969). *Определение содержания пигментов.* Определяли на растениях из разных точек исследования, по градиенту глубины произрастания, а также в листьях различных типов побегов: генеративных и вегетативных. Каждая проба представляет собой 5–10 участков листьев длиной по 2 см, взятых из средней части листа. Пробы были взяты в 2–3-кратной биологической повторности. Параллельно были взяты пробы для определения сухой массы. Содержание хлорофиллов а и б и сумму каротиноидов определяли на СФ–26 (Россия) в спиртовой вытяжке по общепринятым методикам (Сапожников и др., 1978; Lichtenthaler, Wellburn, 1983; Маслова и др., 1986; Lichtenthaler, 1987; Maslova, Popova, 1993). *Определение интенсивности фотосинтеза.* *Z. marina* – вторично-водное растение с кутикулярным покровным слоем и адаптированное к условиям литорали. Это позволило провести исследование активности ассимиляционного аппарата с использованием стандартного прибора для наземных растений – газоанализатора LCPro + фирмы ADC BioScientific Ltd. Пробы отбирали на разной глубине (0 см и 70 см) и из литоральной лужи (глубина 10 см) во время отлива. Измерения проводили в 2–4-кратной повторности. *Математическая обработка данных.* Статистическая обработка данных проведена с использованием стандартного пакета программы MS Office 2010 Excel. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента на доверительном уровне $p = 95\%$.

Глава 3. Результаты и обсуждение

3.1. Продуктивность (биомасса) *Z. marina*.

Анализ полученных результатов показал, что общая (надземные и подземные части растения) сухая биомасса *Z. marina* в исследованных точках Белого моря варьирует от 10 до 418 г сух. массы /м². Наибольшая общая биомасса zostеры отмечена в Коровьей губе о. Олений (2006 г.), на о. Ряшков в Фукусовой и Южной губах, а также на побережье около д. Колежма у ручья. В литературе показано, что заросли zostеры хорошо развиваются в эстуарных участках побережья и в местах выхода ручьев (Вехов, 1992, Белое море..., 1995; Гадова, Рыжков, 1999).

Полученные нами значения биомассы надземных органов ниже данных приводимых в литературе для периода до гибели zostеры в 60-е гг. (табл. 1). Это может быть связано с тем, что большая часть исследований проведена на Кандалакшском берегу, где до гибели отмечались значительно более низкие запасы zostеры по сравнению с Карельским и Поморским берегами Белого моря (Паленичко, 1961).

Снижение биомассы надземных органов могут быть связаны с разными причинами: за счет снижения плотности произрастания и/или за счет изменения массы одного растения. Так, на Турьем мысу в 2005 г. и в 2009 г. отмечалась одинаковая продуктивность надземных органов, но ее анализ показал, что масса одного побега различалась и составила 0,3 г и 0,6 г соответственно. Этот факт ранее был отмечен и В. Н. Веховым (1992): в Чернореченской губе в 1979 г. сухая масса 100 побегов составляла 46 г, а в 1980 г. – 14 г, автор связывает это явление с механическим разрежением зарослей в весенний период.

Данные по подземной биомассе *Z. marina* в районе исследования варьируют в более широком диапазоне (5–254 г сухой массы/м²), чем указано в литературе (6–152 г сухой массы/м²) (Вехов, Белое море..., 1995). Запасы подземной массы участвуют в восстановлении зарослей, являются важной составляющей детритных пищевых цепей и структурируют грунты.

Таблица 1

Надземная биомасса *Z. marina* на Белом море

Место	Надземная биомасса, г сырой массы /м ²	Автор
До массовой гибели		
Карельский берег	1640–3880	Кузнецов, 1960
Карельский и Поморский берега	200–6000	Вехов в кн. Белое море..., 1995 по Гемп и Паленичко 1956
После массовой гибели		
Кандалакшский залив, о. Ряшков, луда Девичья	569	Шкляревич, 1982
Воронка; Терский, Зимний и Лямецкий берега	270–470	Возжинская, 1986
район мыса Каргеш	800–1500	Федяков, Шереметьевский, 1991
Западное побережье Белого моря	до 2430	Вехов в кн. Белое море..., 1995
губа Чула	1000–4000	Максимович и др., 2005
Кандалакшский, Карельский и Поморский берега	20–1293	Собственные данные

Соотношение массы подземных и надземных органов является важным показателем развития зарослей zostеры. Этот показатель уменьшается с глубиной произрастания (Holmer et al., 2009). Кроме того отмечается, что на литорали в условиях высокой степени прибойности вклад

подземных органов может увеличиваться (Шкляревич и др., 2008). Однако, по данным, полученным на Турьем мысе (наиболее сильная прибойная волна), оказалось, что в разные годы исследования распределение между надземными и подземными органами изменялось. Это может быть связано с экстремальными значениями других факторов (высокие температуры и низкая освещенность), значимость которых может сильно возрастать в отдельные годы исследования. Эта гипотеза согласуется и с данными камеральных экспериментов. Так в работе (Olsen, Sand-Jensen, 1993) показано, что при низкой освещенности происходит перераспределение ресурсов из корневищ в листья. Исследования закономерностей изменения продуктивности *Z. marina* в зависимости от глубины произрастания растений показали, что наиболее высокие значения получены на нижней литорали и верхней sublиторали, что согласуется с литературными данными (Вехов, 1974, 1992; Bostrom, Ross, Ronberg, 2004).

В работе установлено варьирование величин биомассы *Z. marina* в одних и тех же точках исследования по годам. Так, на Турьем мысе и о. Горелый: величины биомассы в 2005 г. схожи со значениями в 2009 г., но отличаются от 2006 и 2008 гг. По представлениям А. Д. Наумова развитие зарослей *Z. marina* происходит с 5-летним циклом изменения биомассы (Наумов, 2007), что и подтверждается результатами по Турьему мысу и о. Горелый, но не для других точек исследования. Так, на о. Олений, начиная с 2005 г. отмечено значительное снижение биомассы *Z. marina* на sublиторали. На расстоянии 3 км расположен специализированный порт «Витино», где производится перегрузка нефти в танкеры (Шкляревич, Шербакова, 2008), объемы перегрузки увеличиваются и к 2010 году они составили около 6 млн. тонн (Лесихина и др., 2007). Нарушение цикличности возможно происходит за счет антропогенного загрязнения, но это требует дополнительного исследования.

Полученные нами данные по средней плотности произрастания *Z. marina* (267–2340 побегов/м²) хорошо согласуются с данными В. Н. Вехова (48–6656 побегов/м²) (Белое море..., 1995). Однако максимальные значения плотности произрастания (до 6656 побегов/м² в прирусловых участках побережья) почти в 3 раза превышают полученный нами максимум (2340 побегов/м²). Это может быть связано с большой гетерогенностью плотности размещения zostеры даже в пределах одного сообщества (Вехов, 1992) или с действием ледового покрытия на растения литорали (Любезнова, 2010). Соотношение генеративных и вегетативных побегов показывает вклад семенного размножения растений в поддержание популяции *Z. marina*. В наших исследованиях диапазон варьиро-

вания доли генеративных побегов составляет от 0 до 50%, а по литературным данным до 13% (Вехов, 1992) или до 31% (Шкляревич, 1982).

Таким образом, популяция *Z. marina* в исследуемых районах восстанавливается, но для окончательного вывода необходимы подробные исследования запасов зостеры в местах ее наибольшего обилия до гибели (Карельский и Поморский берега Белого моря). Запасы *Z. marina* могут достигать в Белом море очень высоких значений, соизмеримых с данными более южных и других северных морей (Федяков, Шереметьевский, 1991; Вехов, 1992; Olsen, 1999; Hansen et al., 2000; Nakaoka, Aioi, 2001; Duarte, Martinez, Barron, 2002; Букина, Иванов, 2004; Максимович и др., 2005; Мильчакова, 2008). По современным данным максимальные значения биомассы *Z. marina* на Белом море не достигнуты.

3.2. Морфометрические исследования

Высокий уровень морфологической пластичности у клональных растений, к которым относится *Z. marina*, является фенотипической реакцией на гетерогенность условий произрастания (Huges, 2009), что характерно для исследуемых районов. Для оценки пластичности использован показатель – коэффициент вариации, который при анализе морфометрических признаков растений приливно-отливной зоны (около п. Лувеньга, о. Ряшков) показал средние значения около 50%. Это свидетельствует о высоком уровне варьирования исследуемых признаков (длина листа и длина побега), что согласуется с литературными данными по разным морям (Вехов, 1983, Александров, 2002; Short et al., 2007). Так, максимальная длина растения, отмеченная нами на Белом море (62° с.ш.) составляет 60 см, по данным В. Н. Вехова (1992) до 150 см. На Атлантическом побережье Северной Каролины (34–36° с.ш.) длина побегов *Z. marina* в среднем составляет 20 см, а на побережье штата Мэн (43–47° с.ш.) вегетативные побеги достигают 300 см длины, генеративные 400 см длины (Short et al., 2007). Высокий уровень варьирования так же отмечен для длины и ширины листа *Z. marina* как в пределах одного растения (ширина: от 2,0 до 4,0 мм), так и в зависимости от местообитания (ширина: на литорали в среднем $1,6 \pm 0,3$ мм; а на сублиторали – $3,1 \pm 0,7$ мм). Этот анализ свидетельствует о большем вкладе локальных условий местообитания, чем географической широты.

Полученные данные показали, что высокий уровень морфологической изменчивости свидетельствует о большой сложности использования биометрических показателей вегетативных органов в качестве параметров видовой характеристики (Вехов, Пронькина, 1983). Особенно это проявляется при работе в высокогетерогенных условиях на севере, которые характерны для Беломорского побережья.

3.3. Осмотический потенциал клеток листьев zostеры как показатель адаптации растений к условиям солености.

Организмы, обитающие на литорали или в эстуарных участках побережья, подвергаются значительным колебаниям солености, связанным с влиянием приливно-отливных течений, речным стоком, локальными выходами грунтовых вод, выпадением осадков, таянием снега и льда весной и испарением воды во время отлива (Бурковский, 1992; Hogarth, 2007). Зостера обитает в широком диапазоне солености воды и является облигатным галофитом (Tutin, 1938; Van Diggelen, 1987; Секретаева, 2004). По данным Т. Meyer и С. Nehring (2006) в Балтийском море zostера может произрастать при солености от 3 до 30‰, по данным А. Alemzadeh с соавт. (2006) в Японском море и других южных морях от 5 до 42‰. В различных районах и местах исследования значения солености воды варьируют, и с увеличением солености осмотический потенциал клеток листа возрастает (рис. 1). Так, на sublиторали соленость, в зависимости от наличия пресной воды, варьирует от 15 до 23‰ и этим условиям соответствует величина осмотического потенциала эпидермальных клеток zostеры: от 1,4 до 3,1 МПа; на литорали в зависимости от приливно-отливной динамики соленость изменяется от 12 до 24‰, а осмотический потенциал клеток изменяется от 1,5 до 3,5 МПа (рис. 1). Коэффициент детерминации (0,64) свидетельствует о средней силе связи осмотического потенциала с соленостью воды и может свидетельствовать об участии других факторов в регуляции этого показателя.

Если sublиторальные организмы находятся в относительно постоянных условиях солености, то на литорали во время отлива разница между соленостью воды в море и на поверхности грунта может составлять около 10‰ (Бурковский, 1992; Федяков, Шереметьевский, 1991; Hogarth, 2007). Значение осмотического потенциала листьев *Z. marina* в пределах литорали и верхней sublиторали с увеличением глубины произрастания понижается: от $2,9 \pm 0,3$ МПа на верхней границе произрастания до $1,8 \pm 0,1$ МПа на последней площадке трансекты (рис. 2).

Вопрос об изменении осмотического потенциала у растений в процессе отлива и прилива обсуждается в литературе (Van Diggelen, 1987; Ye, Zhao, 2002; Berns, 2003; Murphy et al., 2003). Исследования динамики изменения осмотического потенциала в листьях *Z. marina* во время действия приливно-отливной волны на острове Горелый (25–27 июля 2006, соленость воды 18,6‰, солнечный день) показали, что за полтора часа до максимального отлива осмотический потенциал клеток листа составлял $1,8 \pm 0,3$ МПа (растения покрыты водой), во время максимального отлива он увеличивается до $2,3 \pm 0,4$ МПа (растения не покрыты

водой и находятся на осушке 1,5–2 часа), через полтора часа после максимума отлива сохраняется на достигнутом уровне – $2,3 \pm 0,2$ МПа (растения покрыты водой). Снижение осмотического потенциала после максимума отлива происходит медленнее, чем его повышение во время прилива, что может свидетельствовать о разных механизмах, обеспечивающих его поддержание: более быстрая реакция на уход воды во время отлива и более медленная – на прилив.

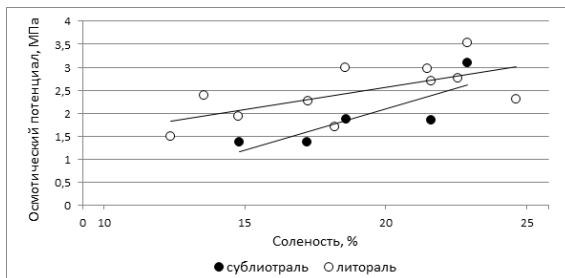


Рис. 1. Осмотический потенциал клеток листа zostеры, произрастающей на литорали и сублиторали (сублитораль – $y=0,1789x-1,488$ $R^2=0,69$; литораль – $y=0,0956x+0,6514$ $R^2=0,42^{**}$)

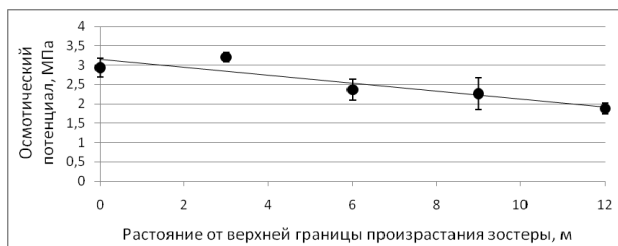


Рис. 2. Зависимость осмотического потенциала от глубины произрастания (о. Горелый, 2006 г., $y = -0,1019x + 3,1437$ $R^2 = 0,82^{**}$)

Аналогичные опыты были проведены в дождливый день (о. Ряшков, 15-17 июля 2009, соленость воды 15,6 ‰, дождь). Высота отлива в этот день составляла 0,4 м, таким образом, растения даже во время отлива находились под водой. За час до максимального отлива осмотический потенциал *Z. marina* был низкий и составлял – $2,0 \pm 0,9$ МПа (растения покрыты 20 см слоем воды), во время максимального отлива – $1,9 \pm 1,7$ МПа (растения покрыты 5-10 см слоем воды), спустя час после максимума отлива осмотический потенциал увеличивается до $2,3 \pm 1,3$ МПа (растения покрыты 20 см слоем воды) (рис. 4). Изменение осмотического

потенциала могут быть как реакцией на распреснение (дождь), так и системной реакцией организма на изменения других факторов в приливно-отливном режиме.

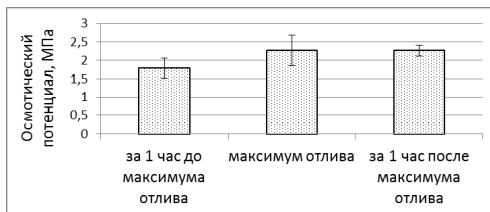


Рис. 3. Динамика осмотического потенциала клеток листьев *Z. marina* (о. Горельи, 2006 г.)

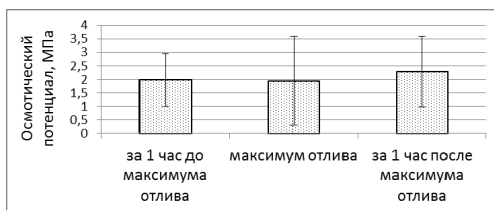


Рис. 4. Динамика осмотического потенциала клеток листьев *Z. marina* (о. Ряшков, Южная губа, 2009 г.)

Так, в работе Н. Л. Фельдмана и М. И. Лютовой (1962) показано, что разные виды zostеры на литорали оказались более устойчивыми к изменениям факторов среды, чем сублиторальные. Растения zostеры при отливе обсыхают примерно на 1,5–2 часа, при этом колебания солёности могут достигать 10–15‰ как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения (Бурковский, 1992, Федяков, Шереметьевский, 1991). Если учесть, что средняя солёность Белого моря составляет 23–25‰ (Кузнецов, 1960), то колебания солёности на литорали во время отлива могут достигать 40–60‰. О реакции морских трав в этих условиях в известной нам литературе имеются единичные работы (Berns, 2003; Murphy et al., 2003), где авторы на основании данных камеральных исследований, отмечают быстрое изменение осмотического потенциала при небольшом и умеренном изменении солёности. В нашей работе на *Z. marina* было показано, что и в полевых условиях после отлива (время на осушке) осмотический потенциал листьев zostеры увеличивается до 3,5 МПа, что составляет увеличение на 15–25% по сравнению со значением до отлива. Эти данные так же показали быструю реакцию, но уже на комп-

лекс факторов в природе, который включает: изменение солёности, температуры и освещённости. Для *Z. marina* в ответ на более длительное выдерживание растений в условиях более высокой солёности отмечают как изменение содержания ионов, так и появление совместимых метаболитов (сахарозы, глюкозы, пролина) (Van Diggelen, 1987; Ye, Zhao, 2002). Можно предположить, что и у *Z. marina* первичное быстрое увеличение содержания неорганических ионов замещается появлением совместимых органических веществ (Touchette, 2007). Выявленная нами временная динамика ответных реакций растений зостеры на приливно-отливной зоне хорошо согласуется с этими представлениями.

Таким образом, варьирования осмотического потенциала у растений приливно-отливной зоны находится, как и у других литоральных организмов (Хлебович, 1976) под контролем систем эндогенной регуляции, а степень ее выраженности определяется конкретными условиями среды.

3.4. Исследования пигментного аппарата и интенсивности фотосинтеза *Z. marina*

Z. marina является вторично-водным высшим сосудистым растением адаптированным, как и все морские травы, к условиям низкой освещённости. Основной фотосинтезирующей тканью является эпидермальный слой клеток листа. Адаптация может происходить за счет увеличения содержания пигментов в хлоропластах, а также увеличения количества хлоропластов в клетке за счет их особой «упаковки» (глубоко расположенные хлоропласты могут поглощать свет, но с низкой эффективностью). Эффект «упаковки» был непосредственно продемонстрирован на двух морских травах: *Tallasia testudinum* Banks et Sol. ex KD Koenig и *Z. marina* (Larkum et al., 2006).

Исследование содержания пигментов в листьях *Z. marina* в разных условиях произрастания показало, что сумма зеленых пигментов изменяется в диапазоне от 1,4 до 8,9 мг/г сух. массы, соотношение хлорофиллов от 1,3 до 4,9. Как считает Ларкум с соавт. (Larkum et al., 2006), содержание хлорофиллов в *Z. marina* может увеличиваться в 5 раз при снижении освещённости. В литературе имеются данные по содержанию пигментов у растений в пределах ареала и сопоставление с нашими данными показало их совпадение (табл. 2). Исключение составляет работа, выполненная на акватории Тихого океана, побережье Канады, Британская Колумбия (Carty, 2003). Полученный в нашей работе широкий диапазон значений содержания хлорофиллов и их соотношений обусловлен широким спектром экотопов и условий произрастания зостеры в Белом море (литораль, верхняя sublитораль, литоральные ванны, наличие нит-

чатых водорослей, с осушкой, без осушки, прибойная волна, степень распреснения и др.). Можно предположить, что выявленный диапазон содержания хлорофиллов (1,4 – 8,9 мг/г сух. массы) и их соотношения (1,3 – 4,9) являются генетически обусловленной характеристикой пигментного аппарата *Z. marina*. Результаты, полученные в других работах (табл. 2), позволяють считать, что в настоящее время выявлен диапазон варьирования содержания и соотношения хлорофиллов у zostеры морской в пределах ее мирового ареала. Зостера произрастает как на сублиторали (постоянно под водой), так и на литорали (периодически под водой). Во время отлива на осушке растения верхней литорали находятся на максимальной освещенности, в то время как на большой глубине, в «пологе» листьев, освещенность может составлять всего 1% фотосинтетически активной радиации (400–700 нм) (Andersen, 2007; Rivers, 2006).

Таблица 2

Содержание пигментов и их соотношения в листьях *Z. marina*, произрастающей в различных морях

Место произрастания	Диапазон изменения (Хл. а/б)	Диапазон изменения (Хл. а+б)
Японское море (Sasil-Orbita, Mukai, 2006)	2,2–2,7	–
Балтийское море, побережье Дании (Olsen, Sand-Jensen, 1993)	–	0,7–2,2 мг/дм ²
Средиземное море (Enriques et al., 2004)	2,4	–
Тихий океан, США, побережье Калифорнии, Калифорнийский залив (Alcoverro et al., 1999)	–	0,5–1,8 мг/г сыр. массы
Тихий океан, США, побережье Калифорнии, Залив Монтерей (Cumings, Zimmerman, 2003)	2,2–2,3	1,7–2,5 мг/г сыр. массы
Тихий океан, побережье Канады, Британская Колумбия (Carty, 2003)	0,4–2,0	6,9–20,6 мг/г сух. массы
Белое море	1,3–4,9	1,4–8,9 мг/г сух. массы

Примечание: Хл. а/б – соотношение хлорофилла а и хлорофилла б, Хл. а+б – сумма хлорофиллов.

Исследование содержания хлорофиллов и каротиноидов у растений с глубиной произрастания на острове Горелый (рис. 5) показало, сублиторальные растения имеют более высокие значения содержания хлорофиллов, причем в большей степени за счет хлорофилла а ($R^2=0,68^{***}$), и суммы каротиноидов ($R^2=0,52^{**}$). Количество пигментов связано с условиями освещенности, но в ряде работ (Dennison, 1983; Carty, 2003)

отмечается, что на глубине у нижних листьев отмечаются более высокие значения содержания пигментов ССК фотосистемы II: хлорофилла б и каротиноидов.

На побережье Онежского залива (д. Колежма) выявлена обратная связь: содержание пигментов (и опять в большей степени хлорофилла а) у растений, произрастающих на меньшей глубине (рис. 6), оказалось выше, но именно в этих условиях отмечалось бурное развитие нитчатых водорослей, которые могли вызвать эффект затенения. Этот результат показал высокую чувствительность вида к световому фактору.

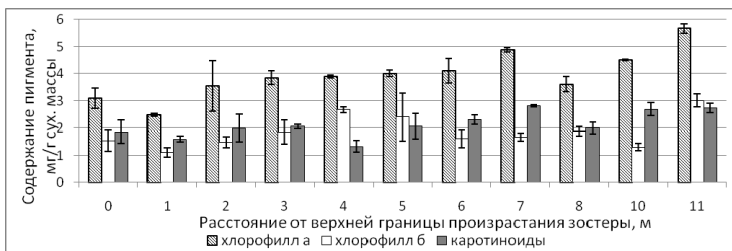


Рис. 5. Содержание пигментов в листьях *Z. marina* по градиенту глубины произрастания (о. Горелый, 2009 г.)

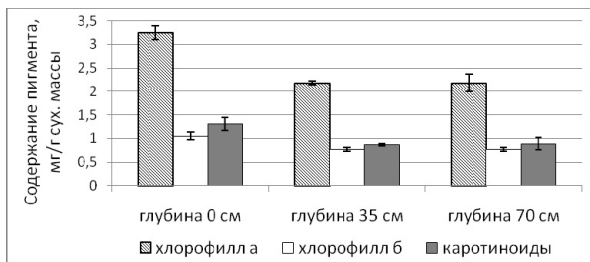


Рис. 6. Содержание пигментов в листьях *Z. marina* по градиенту глубины произрастания (Колежма, 2010 г.)

Значительное варьирование хлорофилла а, отмеченное у *Z. marina* на небольших глубинах в Белом море, заслуживает специального внимания. Эти исследования показали, что природные биотические факторы могут существенно менять условия произрастания морских трав.

Анализ световой кривой фотосинтеза листьев *Z. marina* (рис. 7) показал, что точка световой компенсации у зостеры морской отмечается при $17,8 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, что соответствует значениям светолюбивых, а насыщение кривой отмечается при освещенности $203 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, что

соответствует теневыносливым наземным растениям (Зитте и др., 2008). Полученные данные (по точке светового насыщения и компенсации) совпадают с данными, полученными на *Z. marina* более южных морей (Dennison, Alberte, 1982).

Максимальные значения интенсивности фотосинтеза – около $4,1 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ сравнительно низкие и соответствуют значениям теневыносливых видов. Эти данные показали физиологические особенности отношения этого вида к световому фактору: теневыносливость и высокая чувствительность к низким значениям освещенности. Из литературы известно, что достаточное количество света, необходимое *Z. marina* в условиях южных широт, составляет 20% от полной освещенности, а минимальное – около 2% (Rivers, 2006), что соответствует данным, полученным в нашей работе для *Z. marina*, произрастающей в условиях Белого моря. Сравнительное исследование интенсивности фотосинтеза (ИФ) растений zostеры было проведено во время отлива в разных экотопах на литорали: осушка (без воды), растения под 10 см слоем воды (литоральная лужа), растения под 70 см слоем воды (рис. 8). Наибольшие значения ИФ были получены на растениях из литоральной лужи, снижение ИФ на осушке составило на 15%, а на глубине 70 см – на 25%. Результаты полевых измерений показали, что интенсивность фотосинтеза у растений в естественных условиях во время отлива на литорали только на 10–30% ниже, чем максимально возможный в этих условиях уровень ($4,1 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$).

Все надземные части zostеры зеленые – листья, соцветия, побеги. Исследование содержания пигментов показало, что наиболее высокие значения отмечаются в листьях вегетативных побегов, меньше в листовых пластинках кроющих листьев генеративного побега, еще меньше в участках генеративного побега с соцветиями (табл. 2). Однако соотношения пигментов были схожими (рис. 9).

Если принять гипотезу, что в естественных условиях произрастания содержание пигментов является определяющим фактором интенсивности фотосинтеза, то можно предположить, что вклад листовых пластинок вегетативного побега в общую ассимиляционную деятельность растения составляет около 50%, генеративного побега около 40% и только 10% приходится на систему репродуктивных органов (соцветие и влагалище кроющего листа) при расчете на биомассу растения. Эти рассуждения поддерживают и данные по интенсивности фотосинтеза. Следует отметить, что интенсивность фотосинтеза соцветий с кроющими листьями была только на 5-25% ниже по сравнению листьями с вегетативных побегов (рис. 8).

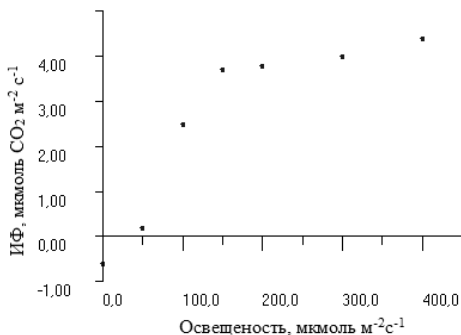


Рис. 7. Световая кривая фотосинтеза для *Z. marina*

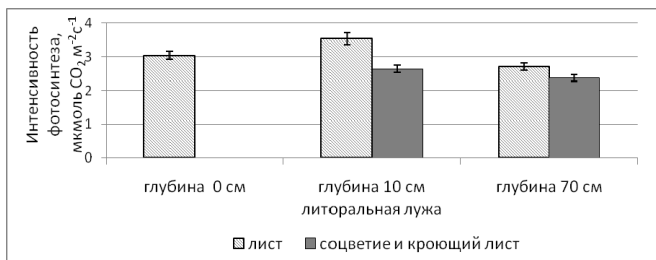


Рис. 8. Интенсивность фотосинтеза *Z. marina* (Колежма, 2010 г.)

Таблица 2

Среднее содержание пигментов в различных органах *Z. marina*

Орган растения	Хлорофилл а		Хлорофилл б		Каротиноиды	
	I	II	I	II	I	II
лист	3,4±1,0	1,3±0,5	1,2±0,6	0,5±0,2	2,0±0,8	0,8±0,3
кроющий лист	2,9±0,8	1,1±0,4	1,0±0,6	0,3±0,1	1,9±0,6	0,8±0,2
соцветие	0,7±0,1	1,0±0,3	0,2±0,1	0,3±0,1	0,5±0,1	0,7±0,2

Примечание: I – мг/г сухой массы, II – мг/дм².

Ассимиляционная способность органов размножения имеет большое биологическое значение: фрагменты генеративного побега (соцветие с кроющим листом) могут осенью обрываться и перемещаться, обеспечивая семенное размножение вида (Kallstrom et al., 2008). В этот период на побеге находятся незрелые семена, и процесс их созревания обеспе-

чивается (соцветия и кроющего листа), за счет ассимилятов собственно-го CO_2 -газообмена и переключения транспортных систем с симпласта на апопласт (Jagels, 1983; Larkum et al., 2006). Это обеспечивает длительную сохранность отделившихся фрагментов растений. Участки генеративных побегов в Балтийском море могут преодолевать расстояния до 150 км за сезон вдоль побережья (Kallstrom et al., 2008). Рафтинг семян на плавающих генеративных побегах – важная стратегия распространения *Z. marina* для колонизации новых и реколонизации старых мест произрастания (Kallstrom et al., 2008), которая определяется их высокой фотосинтетической способностью.

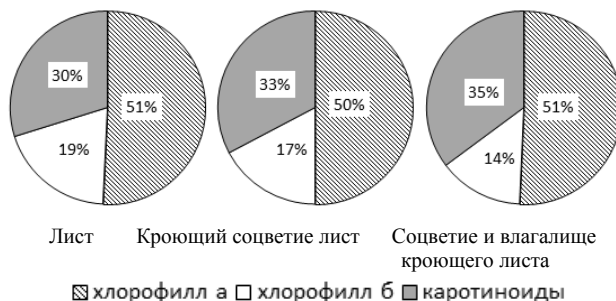


Рис. 9. Соотношение пигментов в различных органах зостеры морской

Заключение

Увеличение хозяйственной деятельности человека на прибрежных территориях приводит к эвтрофикации и уменьшению площадей произрастания морских трав во всем мире (European seagrasses..., 2004; Larkum et al., 2006). Процессы восстановления занимают многолетний период и особенно остро эти вопросы встают для северных территорий, где все экосистемы являются более уязвимыми особенно при антропогенном вмешательстве. Полученные нами данные и сопоставление с литературой показало, что продуктивность популяции зостеры на Белом море практически достигла уровня предшествующего массовой гибели в 60-х годах XX века. К этому же выводу, но по другим районам Белого моря, пришли и другие исследователи (Букина и др., 2010).

Рассматривая пространственно-временную структуры популяции морских трав, исследователи приходят к заключению об интенсивных пространственных и временных флуктуациях, связанных с влиянием как эндогенных (ростовые параметры, демографические процессы, конкуренция между видами), так и экзогенных факторов (физические нарушения, волновой и ледовой режимы, антропогенная эвтрофикация) (Frederiksen,

2004). Эти флуктуации могут быть причиной нарушения закономерностей в динамике различных процессов, в том числе и продуктивности, особенно при сопоставлении разных лет исследования, что мы отмечаем и в нашей работе.

Анализ данных по содержанию пигментов показал диапазон его варьирования у фотосинтетического аппарата zostеры морской на Белом море. Особенности структурной организации листа, как фотосинтезирующего органа, а так же пигментного аппарата (Larkum et al., 2006) позволяет zostере, как вторично-водному растению, адаптироваться к произрастанию на разных глубинах, где отмечается не только резкое снижение освещенности, но и значительное изменение спектрального состава света. Однако возможности zostеры как вторично-водного растения, ограничены в путях хроматической адаптации и это приводит к повышенной чувствительности к такому показателю водной среды как прозрачность воды. Исследователи отмечают феномен ее гибели, если прозрачность снижается и это свойство предлагается использовать в качестве индикатора состояния водоема (Carty, 2003; Rivers, 2006). Исследования показателей пигментного аппарата показало, что эти характеристики могут сигнализировать об ухудшении ситуации раньше, чем снижение биомассы и плотности произрастания и могут быть взяты за основу при разработке методов биоиндикации с помощью zostеры морской, а также мониторинга состояния самой zostеры (Carty, 2003). Однако в литературе до настоящего времени нет конкретных количественных данных, которые должны быть разработаны и, возможно, с учетом региональных особенностей. Анализ мест обитания zostеры, проведенный в настоящей работе, показал изменение прозрачности воды для zostеры в Коровьей губе Кандалакшского залива, что может быть связано с усиливающимся в этом районе локальным антропогенным загрязнением акватории (Лесихина и др., 2007; Шкляревич, Шербак ова, 2008).

Zостера – облигатный галофит, который динамично реагирует как на длительные, так и на кратковременные изменения солёности. Проблема распреснения вод для обитания галофитов является слабо разработанной. В нашей работе и по литературным данным (Вехов, 1992) показано, что в эстуариях рек отмечаются растения zostеры с более высокими значениями продуктивности, что противоречит данным о снижении ростовых процессов у zostеры в условиях распреснения. Ближе к этой проблеме стоит вопрос о скорости и механизмах реагирования zostеры на условия приливно-отливной зоны, которые имеют периодический характер (дважды в сутки), когда одновременно изменяется целый ком-

плекс факторов (влажность, соленость, освещенность и температура). В нашей работе мы показали, что изменения идут достаточно быстро и значимо на уровне осмотического потенциала (до 25% от исходного уровня до отлива). Эта величина изменения свидетельствует о высокой чувствительности и наличии систем регуляции в реакции вида на изменение условий (Flowers et al., 2008).

Проведенное исследование показало, что зостера морская успешно восстанавливается в Белом море, но восстановление нарушенных экосистемных связей требует более длительного времени. Наряду с многочисленными исследованиями зостеры морской во всех странах мира, где произрастает этот вид, остается нерешенным ряд проблем. Это свидетельствует об актуальности продолжения исследований.

Выводы

1. Проведенное исследование показало, что популяция зостеры морской в изученных точках ее произрастания (Кандалакшский берег и кутовые острова Кандалакшского залива, Карельский и Поморский берега) по акватории Белого моря успешно восстанавливается. Показано, что продуктивность зостеры на исследуемых территориях изменяется в диапазоне от 10 г/м² до 418 г/м², что ниже данных литературы по другим территориям.

2. Показана высокая изменчивость морфометрических показателей (Сv больше 50%) зостеры морской в зависимости от условий произрастания.

3. Установлен диапазон варьирования осмотического потенциала листьев вегетативных побегов зостеры морской, произрастающей в исследованных точках Белого моря. Он составляет 1,5–3,5 МПа в диапазоне солености вод от 12 до 24‰.

4. Показано, что значение осмотического потенциала зависит от динамики изменения условий на приливно-отливной зоне: фазы приливно-отливного режима, погодных условий (дождь, солнце, ветер и др.). В ясный солнечный день на отливе величина осмотического потенциала листьев вегетативных побегов растений зостеры может увеличиваться на 15–25% от исходного уровня до отлива.

5. На основании изучения пигментного аппарата растений в широком спектре экотопов на Белом море и привлечения литературных данных установлен диапазон изменения содержания фотосинтетических пигментов в пределах ареала вида, что позволяет его рассматривать как генетическую характеристику *Zostera marina*: содержание хлорофиллов 1,4–8,9 мг сух. массы/г, соотношение хлорофиллов 1,3–4,9.

6. Анализ световой кривой интенсивности фотосинтеза zostеры морской показал, что точка световая компенсации отмечена при $17,8 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, световое насыщение при $203,0 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, максимальные значения интенсивности фотосинтеза около $4 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$

7. Установлено, что все части как вегетативного (листья), так и генеративного (соцветие и кроющий лист) побегов растений zostеры имеют хорошо сформированный пигментный аппарат, который обеспечивает общую фотосинтетическую продуктивность растения и способствует успешному семенному размножению за счет созревания семян на плавающих фрагментах генеративного побега.

Публикации по теме диссертации

Статьи в журналах из списка рекомендованных ВАК РФ:

1. Марковская Е. Ф., Корзунина А. А. Фотосинтетические пигменты *Zostera marina* L. (*Zosteraceae*) // Бот. журн. Т. 95 № 10, 2010. С. 89-97.

Статьи в других журналах:

2. Марковская Е. Ф., Корзунина А. А. Осмотический потенциал как фактор адаптации zostеры морской *Zostera marina* L. к условиям местобитания // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Серия: Естественные и технические науки, Петрозаводск, 2008. С. 40-44.

3. Марковская Е. Ф., Шкляревич Г. А., Корзунина А. А. Биометрические показатели *Zostera marina* L., произрастающей в различных условиях гидрологического режима Кандалакшского залива Белого моря // Труды Петрозаводского государственного университета, серия Биология, Вопросы популяционной экологии, Петрозаводск, 2008. С. 228-234.

4. Шкляревич Г. А., Марковская Е. Ф., Корзунина А. А. Особенности экологии *Zostera marina* L., обитающей на литорали острова Горелый (Порья губа Кандалакшского залива Белого моря) // Труды Петрозаводского государственного университета, серия Биология, Вопросы популяционной экологии, Петрозаводск, 2008. С. 264-270.

5. Марковская Е. Ф., Корзунина А. А. Сравнительная характеристика пигментного аппарата вегетативных и репродуктивных органов zostеры морской // Современные проблемы науки и образования -№6. (приложение "Биологические науки"), 2009, С. 4.

6. Стародубцева А. А., Кособрюхов А. А., Марковская Е. Ф. Влияние световых условий на фотосинтез zostеры морской (*Zostera marina* L.) в условиях литорали Белого моря. // Современные проблемы науки и образования. 2011. - № 6. (приложение "Биологические науки"). – С. 6.

Материалы конференций и тезисы докладов:

7. Корзунина А. А., Шкляревич Г. А. Влияние условий произрастания на продуктивность и физиологические показатели *Zostera marina* L. в условиях Кандалакшской губы Белого моря // Тезисы докладов Годичного собрания общества физиологов растений России и Международной конференции «Физиология растений – Фундаментальные основы современной фитобиотехнологии», Ростов-на-Дону, 2006. С. 111

8. Корзунина А. А. Осмотический потенциал как фактор адаптации *Zostera marina* L. к условиям произрастания в Кандалакшском заливе Белого моря // Материалы 59й научной студенческой конференции ПетрГУ, Петрозаводск, 2007. С. 225

9. Марковская Е. Ф., Корзунина А. А. Фотосинтезирующие пигменты в надземных органах zostеры морской // Материалы международной научно-практической конференции «Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт», Мурманск, 2009. С. 169-172

10. Марковская Е. Ф., Корзунина А. А. Осмотический потенциал как основной механизм адаптации zostеры морской (*Zostera marina* L.) к условиям местообитания // Тезисы докладов Годичного собрания общества физиологов растений России и Международной конференции «Физико-химические механизмы адаптаций растений в антропогенному загрязнению в условиях крайнего Севера», Апатиты, 2009. С. 168

11. Markovskaya E. F., Korzunina A. A. Effect of environmental conditions on the productivity of eelgrass *Zostera marina* L. in the Kandalaksha Bay, White Sea // Book of Abstracts of International conference Arctic Frontiers 2010 «Living in the High North» (24-29 January 2010, Tromso, Norway). – Tromso, 2010. P. 233

12. Марковская Е. Ф., Корзунина А. А., Шмакова Н. Ю. Пигментный аппарат высших растений приливно-отливной зоны северных морей // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: III международ. конф. с элементами школы для молодых ученых, аспирантов и студентов, 22–26 июня 2010 г.: мат. конф. – Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2010. С. 110–111.

13. Корзунина А. А., Марковская Е. Ф. Сравнительный анализ состава пигментов галофитов приливно-отливной зоны Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. (Материалы XI всероссийской конференции с международным участием. 9–11 ноября 2010 г.) – СПб: ЗИН РАН. 2010. С. 85–86.

Примечание: Корзунина – девичья фамилия автора Стародубцевой А. А.

Подписано в печать 09.02.2011. Формат 60x84 ¹/₁₆.
Бумага офсетная. Уч.-изд. л.1. Тираж 100 экз. Изд. № 28.

Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Отпечатано в типографии Издательства ПетрГУ
185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33