

На правах рукописи

ШИБНЕВА
Светлана Юрьевна

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАССОВЫХ ВИДОВ
МАКРОВОДОРОСЛЕЙ В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО**

03.02.10 - гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток
2013

Работа выполнена в Лаборатории физиологии автотрофных организмов Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН (ИБМ ДВО РАН)

Научный руководитель

доктор биологических наук,
профессор

Титлянов Эдуард Антонинович

Официальные оппоненты:

Мощенко Александр Владимирович,

доктор биологических наук,
ФГБУН Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, ведущий научный сотрудник

Кулепанов Владимир Николаевич,

кандидат биологических наук,
ФГУП Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ТИНРО-центр), заведующий сектором

Ведущая организация

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН (ММБИ КНЦ РАН)

Защита состоится «26» декабря 2013 года в 11 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17, факс (4232)2310900. Электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН.

Автореферат разослан «__» ноября 2013 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Многие виды морских макрофитов, относящихся к отделам красных и бурых водорослей, обладают высокой степенью морфологической изменчивости, что связано как с действием внешних факторов среды на организм в процессе онтогенеза, так и с внутренней генетической обусловленностью, задающей границы способности реагировать на внешние условия путем изменения морфофизиологических параметров.

В настоящее время процессу формирования внутривидовых форм водорослей посвящено достаточно большое количество работ, но почти все они при исследовании затрагивают лишь влияние одного или двух совокупно воздействующих факторов среды на морфологию, тогда как данный процесс обусловлен влиянием гораздо более сложного комплекса внешних факторов. Поэтому наиболее целесообразно применять совокупный анализ, изучая комплекс внешних факторов, воздействующих на растения, ответ особей на действие этих факторов и характеристики генома организма, что позволит более полно понять закономерности и механизмы адаптивных процессов.

Несмотря на большое количество работ, посвященных исследованию морфологического разнообразия морских макрофитов в зал. Петра Великого (Перестенко, 1980; Крупнова, 1985; Пржеменецкая, 1988; Титлянова и др. 1990; Титлянов и др. 1993; Скрипцова и др., 1998; Кулепанов и др., 2002; Яковлева, Скрипцова, 2002; Иванова, Гусарова, 2005; Skriptsova, Yakovleva, 2002; Чербаджи, Титлянов, 1998), лишь в немногих исследованиях уделяется внимание изучению вклада отдельных морфологических признаков в межпопуляционную морфологическую неоднородность (Титлянова и др. 1990; Кулепанов и др., 2002; Skriptsova, Yakovleva, 2002). Вопросы формообразования в зависимости от условий внешней среды массовых видов красных и бурых водорослей в зал. Петра Великого в настоящее время являются актуальными в связи с климатическими изменениями и антропогенным прессом и нуждаются в более тщательном изучении. Выяснение характера и степени воздействия основных факторов среды на формирование морфологических особенностей морских макрофитов в процессе онтоморфогенеза способствует выяснению базовых процессов формообразования, способных объяснить эволюционную направленность видообразования и их экологическую обусловленность. Кроме того, к настоящему времени остаются открытыми вопросы, касающиеся таксономического статуса некоторых внутривидовых форм полиморфных видов водорослей. Несмотря на то что полиморфизм пластинчатой бурой водоросли *Undaria pinnatifida* изучался и ранее (Скрипцова, 2008; Dan, Kato, 2008), для зал. Петра Великого сведения о полиморфизме и его причинах к настоящему времени практически отсутствуют. Кроме того, в более тщательных исследованиях причин полиморфизма нуждаются виды макрофитов, встречающиеся в зал. Петра Великого в прикрепленном и неприкрепленном состоянии, в частности виды красных водорослей *Chondrus armatus* и *Ahnfeltiopsis flabelliformis*.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы было изучение морфологической изменчивости полиморфных широко распространенных в зал. Петра Великого бурых и красных макроводорослей в градиентных условиях среды и выявление ведущих факторов, определяющих эту изменчивость.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1) выявление внутривидовых форм у водорослей из отдела Ochrophyta – *Undaria pinnatifida* и отдела Rhodophyta – *Chondrus armatus*, *Ahnfeltiopsis flabelliformis*;

2) исследование внутри- и межпопуляционной изменчивости таксономически значимых признаков;

3) уточнение таксономического статуса форм исследуемых видов в пределах зал. Петра Великого и выявление диагностических макроморфологических признаков;

4) выявление характера зависимости количественных морфологических признаков от условий внешней среды, установление общих закономерностей процесса формообразования у этих видов в зависимости от гидрологических, гидрохимических и световых условий обитания.

Научная новизна. Впервые для зал. Петра Великого описаны три морфологически различающиеся формы бурой водоросли *Undaria pinnatifida*. Доказано, что специфическая морфология этих форм не закреплена генетически, а формируется в результате адаптации к факторам внешней среды, ведущими из которых являются интенсивность водообмена, освещенности и степень прибойности.

Впервые доказано, что прикрепленная и неприкрепленная морфологические формы красной водоросли *Ahnfeltiopsis flabelliformis* существенно различаются генетически, что указывает на существующую изоляцию популяции неприкрепленной формы и правомерность присвоения ей отдельного таксономического статуса в пределах рода *Ahnfeltiopsis*.

Установлено, что прикрепленная и неприкрепленная морфологические формы *Chondrus armatus* генетически не дифференцированы. Предполагается, что неприкрепленная форма, обитая в водорослевом пласте, адаптируется к условиям слабого водообмена и низкой интенсивности освещения через морфофизиологические изменения талломов.

Личный вклад автора. Автором обработан материал, собранный в зал. Петра Великого с 2009 по 2012 гг., выполнена статистическая и графическая обработка полученных данных, их анализ, обобщение и сопоставление с имеющими литературными данными. Объем фактического материала – 740 образцов для морфологического анализа и 241 образец для генетического и аллозимного анализа.

Практическая значимость работы. Объекты исследования, представленные в настоящей работе, включают как промысловые, так и потенциально пригодные для промысла виды красных и бурых водорослей. Выявление морфологически наиболее продуктивных форм водорослей и условий их формирования может быть использовано на практике при их промышленном культивировании.

Апробация работы. Результаты работы были представлены на Китайско-Российском билатеральном симпозиуме «Comparison on Marine Biodiversity in the Northwest Pacific Ocean» (2010 г.), на ежегодных конференциях молодых ученых Института биологии моря ДВО РАН (2010-2013 гг.), на Второй Всероссийской научной молодежной конференции-школе «Проблемы экологии морского шельфа» (2011), на XI Региональной конференции студентов, аспирантов вузов и научных организаций Дальнего Востока России «Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии»

(2012), на Китайско-Российском билатеральном симпозиуме «Marine Ecosystems under the Global Change in the Northwestern Pacific» (2012).

Публикации. Материалы диссертации представлены в 6 публикациях, в том числе в двух статьях, опубликованных в отечественном и зарубежном рецензируемых журналах.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы, включающего 254 источника, из которых 199 на иностранном языке, и приложения. Работа изложена на 190 страницах, иллюстрирована 24 рисунками и 23 таблицами.

Благодарности. Автор выражает глубочайшую благодарность научным руководителям: д.б.н. Э.А. Титлянову и к.б.н. А.В. Скрипцовой за неоценимую помощь на всех этапах планирования, выполнения и написания работы, надежное руководство, ценные замечания и советы, а также коллективу лаборатории физиологии автотрофных организмов за поддержку, помощь и понимание. Большое спасибо сотруднику лаборатории генетики Н.И. Заславской за помощь и содействие на практическом этапе выполнения работы и консультации по необходимым вопросам. Хочется поблагодарить всех тех сотрудников ИБМ им. Жирмунского ДВО РАН, кто тем или иным образом содействовал выполнению работы, за помощь, поддержку и доброжелательное отношение.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ ПОЛИМОРФИЗМА МОРСКИХ МАКРОФИТОВ

Явление внутривидового морфологического полиморфизма достаточно широко распространено у многих морских макрофитов (Хайлов, Парчевский, 1983; Mathieson et al., 1981). Данные организмы являются в этом отношении показательными объектами с широкими возможностями адаптации к градиенту условий среды.

Морфология морских макрофитов обуславливается влиянием совокупности внутренних и внешних факторов. Внутренним фактором является генотип вида, определяющий основные закономерности морфогенеза растения и задающий определенные границы вариабельности морфофункциональных характеристик в ответ на изменение условий среды обитания, а также неравномерность роста частей таллома в онтогенезе, в результате чего разновозрастные особи одного и того же вида в одинаковых условиях могут существенно различаться морфологически.

Важнейшими экзогенными факторами, оказывающими влияние на жизнедеятельность и особенности формирования талломов морских макрофитов, считаются движение воды (гидродинамика), освещенность (количество и качество света) и концентрация биогенных веществ (Хайлов, Парчевский, 1983; Ковардаков и др., 1985; Возжинская, Камнев, 1994; Dudgeon et al., 1995; Blanchette et al., 2002 и др.). Меньшее влияние на морфологию водорослей оказывают температура (Силкин и др., 2010; Serisawa et al., 2002a), соленость (Малавенда, 2007), биотические факторы (Van Alstyne, 1989; Duffy, Hay, 1990), а также взаимодействие различных внешних факторов (Cheshire, Hallam, 1989; van Tussenbroek, 1989). Изменение того или иного параметра среды

вызывает ответную реакцию организма, направленную на компенсацию воздействия данного фактора путем морфологических и физиологических перестроек. Часто эти реакции сходны у морфологически близких видов (Lüning, 1979; Duggins et al., 2003; Koehl et al., 2008). В главе подробно рассматривается степень изученности характера воздействия биогенных и абиогенных факторов среды, а также комплексного влияния внешних факторов на закономерности формирования морфологии пластинчатых и кустистых талломов и их адаптивные возможности.

Полиморфизм морских растительных организмов – достаточно актуальная тема с точки зрения эволюционного подхода к формированию видов и внутривидовых различий. Выявление факторов, оказывающих значимое влияние на процессы формообразования, позволяет прояснить вопрос об историческом процессе адаптации и об условиях, которые сопровождали вид и его формирование на протяжении больших отрезков времени.

В заливе Петра Великого к настоящему времени исследован полиморфизм таких видов как *Tichocarpus crinitus* (Яковлева, Скрипцова, 2002), *Gracilaria vermiculophylla* (Рыгалов и др., 1988; Скрипцова и др., 1998; Skriptsova, Yakovleva, 2002) (Rhodophyta) и *Sacharina japonica* (= *Laminaria japonica*) (Крупнова, 1985; Иванова, Гусарова, 2005), *Costaria costata* (Пржеменецкая, 1988; Кулепанов и др., 2002) (Phaeophyceae). Однако проведенные исследования недостаточно раскрывают закономерности распределения полиморфных видов в градиенте условий среды обитания и причины, обуславливающие наличие морфологически различных форм видов макрофитов в заливе, что требует дальнейших более тщательных исследований как по воздействию отдельных факторов на полиморфные виды, так и комплексный подход, включающий полевые наблюдения и экспериментальные исследования.

В настоящей работе основное внимание было уделено выявлению зависимости морфологических признаков от таких внешних факторов как освещенность и водообмен (интенсивность движения воды и степень прибойности), поскольку данные параметры являются определяющими как в распространении водорослей, так и в их морфологических особенностях. Кроме того, была рассмотрена внутренняя природа полиморфизма как возможная причина устойчивого сохранения морфологических различий у исследуемых видов.

Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования морфологической изменчивости водорослей проводили в акватории залива Петра Великого. Залив Петра Великого расположен в северо-западной части Японского моря. Береговая линия залива очень извилиста и образует много вторичных заливов и бухт, наиболее крупными и значительными из них являются заливы Посъета, Амурский, Уссурийский, Стрелок, Восток и Находка. В главе дана краткая характеристика районов исследования, включающая Уссурийский, Амурский заливы, пролив Старка, о-в Энгельма, заливы Посъет и Восток, бухту Сивучью. При описании природных условий указанных районов основное внимание уделено факторам среды, оказывающим наибольшее влияние на морфологию водорослей.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований послужили макроводоросли с пластинчатыми: *Undaria pinnatifida* (Ochrophyta, класс Phaeophyceae) и кустистыми талломами: *Chondrus armatus* и *Ahnfeltiopsis flabelliformis* (Rhodophyta). Перечисленные виды характеризуются высокой морфологической изменчивостью (Макиенко, 1970; Перестенко, 1980; Скрипцова, 2008).

Исследования, послужившие основой для написания настоящей диссертационной работы, проводились с 2009 по 2012 годы. Они включали сбор образцов выбранных для анализа видов из 12 различных по особенностям комплекса факторов среды местобитаний в зал. Петра Великого (рис. 1) и последующий их морфолого-анатомический и генетический анализ. Кроме того, проводились лабораторные и полевые эксперименты по изучению влияния факторов среды на морфологию.



Рис. 1. Места сбора материала в зал. Петра Великого. 1 – м. Зеленый (L); 2 – бухта Соболев (S); 3 – м. Красный (I); 4 – п-ов Песчаный, напротив г. Столовой, пласт *Ahnfeltia tobuchiensis* (N); 5 – коса Дарагана (пролив Старка) (D); 6 – о-в Энгельма (E); 7 – м. Михельсона (M); 8 – м. Андреева (A); 9 – м. Таранцева (T); 10 – м. Бутакова (B); 11 – м. Островок Фальшивый (F), 12 – б. Восток (зал. Восток) (V)

Для того, чтобы определить вклад факторов внешней среды в формирование морфологических особенностей исследуемых видов, были исследованы основные параметры, включающие интенсивность освещенности на глубине произрастания исследуемых видов, степень открытости мест волновому воздействию, определяющую степень прибойности, интенсивность водообмена, отражающую микромасштабные потоки воды вокруг талломов, концентрации биогенных элементов (ионов аммония и фосфатов, растворенных в воде).

Логическая схема исследований дана на рис. 2.



Рис. 2. Алгоритм анализа фенотипической изменчивости макроводорослей

Глава 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ *UNDARIA PINNATIFIDA* В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО И ФАКТОРЫ, ЕГО ОБУСЛАВЛИВАЮЩИЕ

4.1. Морфологическая изменчивость *Undaria pinnatifida* в зал. Петра Великого

Статистически значимые различия обнаружены у особей *U. pinnatifida* из 8 местообитаний в зал. Петра Великого. Все измеренные морфологические параметры слоевища (длина таллома, пластины, стволика, ширина пластины и ее нерассеченной части) значимо различаются среди водорослей, собранных в разных участках акватории (табл. 1).

Наиболее вариабельными признаками являются длина таллома (TL) и стволика (StL) и ширина нерассеченной части пластины (WW). Все исследованные особи *Undaria pinnatifida* были разделены на три группы (рис. 3). Достоверность выделения данных

кластеров подтверждена статистически (ANOSIM: $R(C-B)=0.886$; $R(C-D)=0.654$; $R(B-D)=1.000$; $p<1\%$). В первую группу вошли растения с м. Бутакова (группа В, рис. 3), во вторую – с косы Дарагана (группа D, рис. 3). Группу С образовали водоросли, собранные из бухт Соболев и Лазурная, а также из залива Посыета (м. Михельсона, м. Таранцева, м. Андреева) и у о-ва Энгельма. Выделение этих групп наиболее очевидно по размерным морфологическим признакам (длина таллома и стволика, ширина пластины и ее нерассеченной части).

Таблица 1

Средние величины измеренных морфологических признаков *Undaria pinnatifida* в заливе Петра Великого

| Место-обитание | TL, см | BL, см | StL, см | WW, см | BW, см | BW/WW |
|----------------|------------|----------|-----------|-----------|----------|----------|
| В | 119.7±4.1* | 87.4±3.2 | 32.3±1.7* | 6.7±0.3 | 50.6±2.6 | 7.9±0.5 |
| А | 72.9±2.5 | 58.9±2.1 | 13.5±0.8 | 6.0±0.3 | 45.2±1.7 | 7.8±0.3 |
| Л | 61.8±2.2 | 49.3±2.1 | 12.4±0.4 | 7.6±0.5 | 35.6±1.8 | 5.9±1.2 |
| С | 70.0±2.2 | 56.2±1.9 | 13.8±0.6 | 8.2±0.3 | 39.7±1.4 | 5.1±0.2 |
| М | 77.3±2.4 | 63.1±2.3 | 14.1±0.9 | 7.1±0.4 | 58.8±2.8 | 8.5±0.4 |
| Т | 72.2±6.4 | 57.4±5.5 | 14.7±1.4 | 5.9±0.4 | 57.2±3.9 | 10.1±0.7 |
| Д | 43.5±2.5 | 30.5±2.3 | 13.1±0.4 | 14.6±0.7* | 54.8±1.9 | 4.1±0.2* |
| Е | 68.2±2.5 | 55.9±2.1 | 12.3±0.5 | 9.4±0.4 | 47.4±1.6 | 5.5±0.3 |

*- данные морфологические признаки у водорослей из данных местообитаний значительно отличаются (при $p<0.05$) от таковых у водорослей из прочих участков залива Петра Великого. В таблице даны средние значения и ошибка среднего ($\pm SE$). TL – длина таллома, BL – длина пластины, StL – длина стволика, WW – ширина нерассеченной части пластины, BW – общая ширина пластины, TL/StL – отношение длины таллома к длине стволика, BW/WW – отношение ширины пластины к ширине ее нерассеченной части, BL/BW – отношение длины пластины к ее ширине. Условные обозначения экотопов даны на рис. 1.

Сравнение совокупностей признаков особей, произрастающих в восьми местообитаниях залива, позволило выделить три морфологически различные формы (рис. 4).

Форма В включает растения, имеющие удлинённый таллом с длинным стволиком, составляющим до 1/3 длины таллома, и наличие четко выраженной переходной зоны между спорофиллом и пластиной. Особи данной формы встречаются у м. Бутакова, в местообитании с наивысшей, 4-й степенью прибойности.

Особи **формы С** характеризуются промежуточными значениями морфологических параметров между формами В и D и наиболее широко распространены в заливе Петра Великого. Интенсивность водообмена в местах произрастания данной формы варьирует в пределах 3–4.1 мг гипса/(см²ч), для них отмечена третья степень прибойности, соответствующая умеренно защищенным берегам.

Для растений **формы D** характерно отношение длины пластины к ее ширине, составляющее менее 1, широкая нерассеченная часть пластины и отсутствие переходной зоны между спорофиллом и пластиной. Коса Дарагана в прол. Старка, где встречается форма D,

характеризуется высокой интенсивностью водообмена (5.4-5.7 мг гипса/(см²ч)) и наименьшей степенью прибойности (2-я), связанной с тем, что это узкий пролив, закрытый от волн.

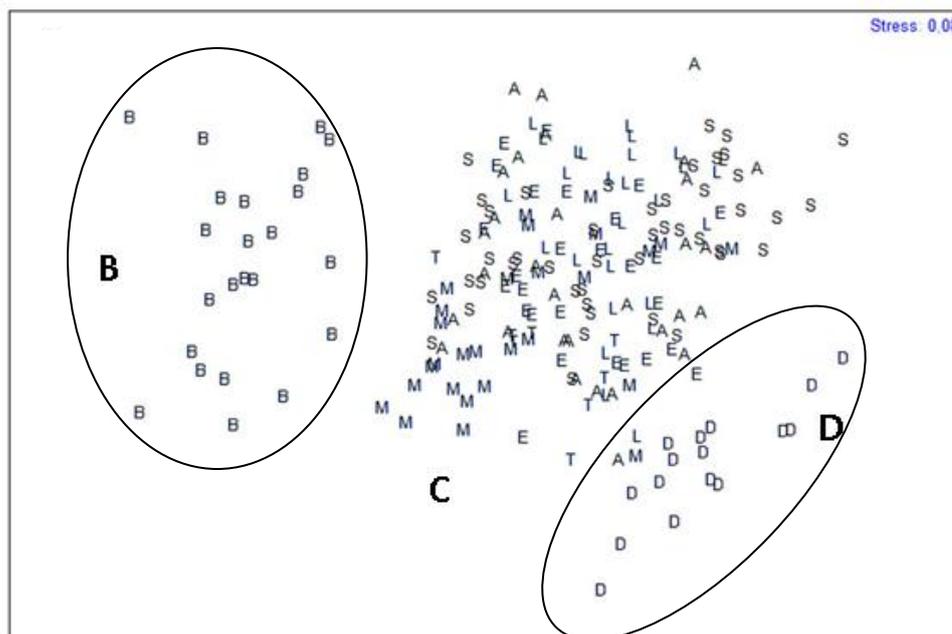


Рис. 3. Результат MDS анализа исследованных образцов *Undaria pinnatifida* на основе абсолютных значений морфологических параметров таллома. **В**, **Д** и **С** – выделенные кластеры. Условные обозначения экотопов даны в главе «Материалы и методы»

Результаты микросателлитного и ПДАФ анализа показали, что генетический полиморфизм *U. pinnatifida* в зал. Петра Великого достаточно низкий. Наиболее генетически удаленной оказалась популяция у м. Бутакова, представленная морфологически дифференцированной формой В. Следует отметить, что генетические различия между особями одного вида с различающейся морфологией не всегда подтверждают, что их специфические морфологические признаки закреплены на генетическом уровне. Поэтому дополнительно было осуществлено выращивание трех морфологически дифференцированных форм в одинаковых условиях среды.

Экспериментальное выращивание двух наиболее морфологически дистантных форм *U. pinnatifida* (В и D) в одинаковых условиях среды на плантации показало, что потомки формы D после выращивания потеряли свои специфические морфологические признаки, такие как: короткая и широкая пластина и отсутствие переходной зоны между спорофиллом и пластиной – и по габитусу приблизилась к форме В (рис. 4). Особи формы В также утратили одну из характерных особенностей – глубоко рассеченную пластину (рис. 4). Следует отметить, что условия выращивания были близки по набору факторов среды к местообитанию, где произрастает форма В.

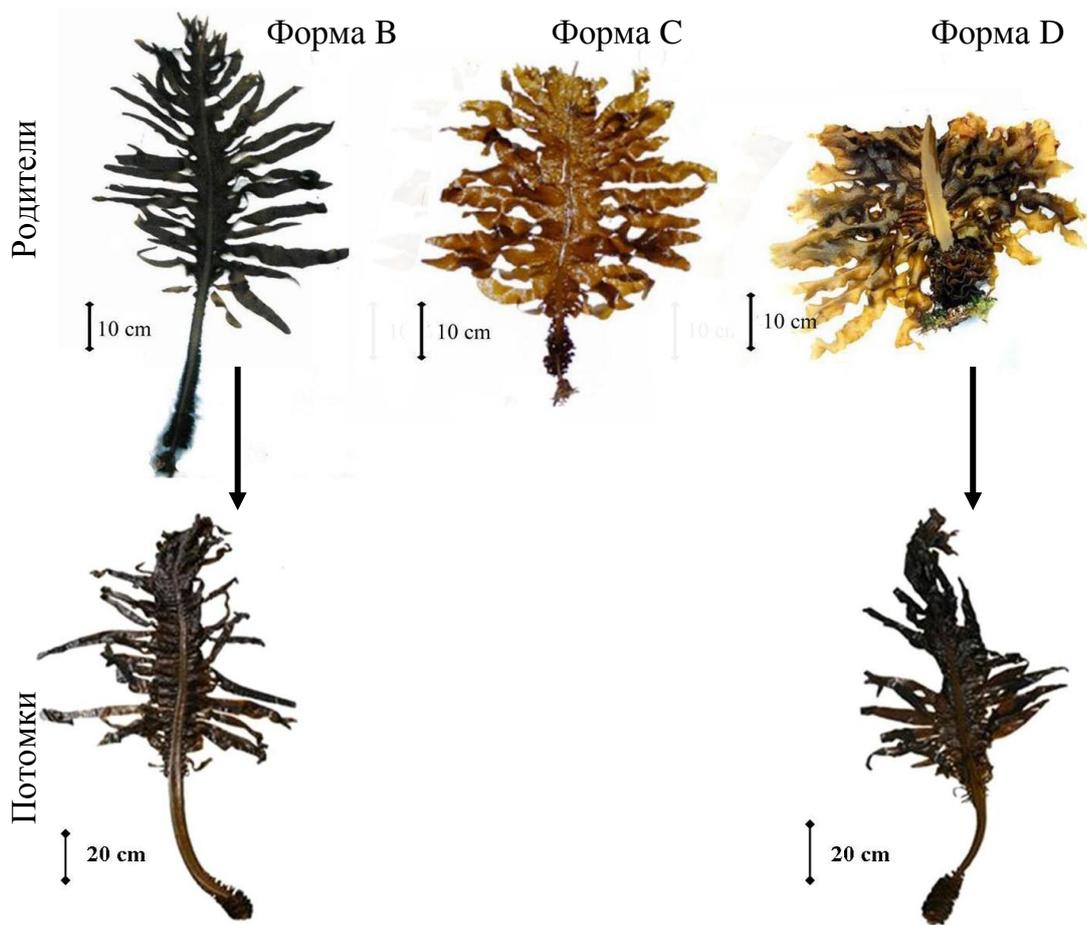


Рис. 4. Внешний вид трех форм *Undaria pinnatifida* и потомков форм В и D, выращенных в одинаковых условиях на плантации

Таким образом, комплексное исследование, включающее генетический анализ и экспериментальное выращивание трех морфологически дифференцированных форм *U. pinnatifida* в одинаковых условиях среды, показало, что специфическая морфология выделенных форм в заливе Петра Великого не является генетически детерминированной, а формируется под влиянием условий их обитания. Это дает основание отнести исследуемые формы *U. pinnatifida* к экоморфам (Алеев, 1986).

4.2. Фенотипическая изменчивость *Undaria pinnatifida* в градиенте условий обитания

Изучение вклада условий обитания в формирование той или иной морфологии талломов *U. pinnatifida* проводилось с помощью полевых наблюдений и экспериментальных исследований. Показано, что уменьшение интенсивности освещения способствует формированию более длинной и широкой пластины и длинного стволика у исследуемого вида. Также для *U. pinnatifida* отмечено увеличение длины таллома, пластины и стволика, а также отношения длины пластины к ее ширине с увеличением степени прибойности, поскольку такая морфология способствует снижению негативного воздействия этого фактора. При интенсивном водообмене у водоросли отмечено увеличение ширины нерассеченной части пластины и уменьшение длины пластины за счет истирания талломов о субстрат и друг о друга. Лабораторными экспериментами была подтвер-

ждена зависимость морфологических параметров ундарии от интенсивности водообмена и освещенности.

Таким образом, в акватории зал. Петра Великого многообразии условий обитания способствует возникновению фенотипического полиморфизма у *Undaria pinnatifida*. Ведущими факторами внешней среды, определяющими морфологию данного вида в зал. Петра Великого, являются освещенность, степень прибойности и интенсивность водообмена. Общими закономерностями формообразования пластинчатых водорослей под действием факторов среды являются повышение площади поверхности таллома за счет увеличения длины или ширины пластины при снижении освещенности, а также формирование узких удлиненных пластин в условиях сильной прибойности.

Глава 5. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ *CHONDRUS ARMATUS* И *AHNFELTIOPSIS FLABELLIFORMIS* В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО И ФАКТОРЫ, ЕГО ОБУСЛАВЛИВАЮЩИЕ

5.1. Морфологическая изменчивость *Chondrus armatus* и *Ahnfeltiopsis flabelliformis* в зал. Петра Великого

Между прикрепленной и неприкрепленной формой *Ahnfeltiopsis flabelliformis* были выявлены значимые морфологические различия (табл. 2), тогда как особи прикрепленной формы, собранные из 4-х разных местообитаний, были морфологически сходны.

Таблица 2

Основные морфометрические признаки прикрепленной и неприкрепленной форм *Ahnfeltiopsis flabelliformis* и *Chondrus armatus* из зал. Петра Великого

| | <i>Ahnfeltiopsis flabelliformis</i> | | <i>Chondrus armatus</i> | |
|----------------|-------------------------------------|-----------------------|-------------------------|-----------------------|
| | Прикрепленная форма | Неприкрепленная форма | Прикрепленная форма | Неприкрепленная форма |
| h | 6.71±0.21 | 9.42±0.26* | 9.81±0.66 | 14.2±0.69* |
| N | 9.6±0.28 | 6.85±0.17* | 4.25±0.2 | 7.75±0.32* |
| k | 15.7±2.17 | 12.5±1.04 | 10.8±1.14 | 29.8±3.62 |
| N ₀ | 1.84±0.25 | 2.32±0.27 | 3.53±0.24 | 2.32±0.27 |
| N ₁ | 3.71±0.7 | 3.36±0.38 | 4.39±0.28 | 3.41±0.4* |
| N ₂ | 3.38±0.37 | 2.43±0.16* | 5.96±0.48 | 2.41±0.17* |
| N ₃ | 3.69±0.43 | 2.62±0.19* | 6.5±0.7 | 2.67±0.19* |
| L ₀ | 1.44±0.25 | 1.8±0.29 | 7.41±0.59 | 1.84±0.31 |
| L ₁ | 0.75±0.1 | 1.38±0.12* | 1.74±0.12 | 1.41±0.13 |
| L ₂ | 0.87±0.12 | 1.46±0.1* | 0.66±0.12 | 1.48±0.1 |
| L ₃ | 0.62±0.07 | 1.53±0.12* | 0.41±0.06 | 1.52±0.13* |

*- данные морфологические признаки значимо различаются у прикрепленной и неприкрепленной формы вида (при $p < 0.05$). В таблице даны средние значения и ошибка среднего ($\pm SE$). h – высота таллома, см; N – количество порядков ветвления, k – степень кустистости, N₀-N₃ – удельное количество ветвей на оси 0-3-го порядка, шт/см; L₀-L₃ – длина ветвей неограниченного роста 0-3-го порядков, см. Прикрепленная форма была собрана у м. Красный, неприкрепленная – из пласта анфельдии, расположенного в Амурском заливе в районе г. Столовой.

Такие признаки как высота таллома, количество порядков ветвления, степень кустистости, средняя длина ветвей 1-го, 2-го и 3-го порядков и удельное количество ветвей на осях 2-го и 3-го порядков у неприкрепленной формы значительно отличались от особей всех популяций, представленных прикрепленной формой. Прикрепленная и неприкрепленная формы *A. flabelliformis* статистически достоверно ($R = 0.616$, $p < 0.1\%$, ANOSIM) разделяются по морфологии на два кластера (рис. 5).

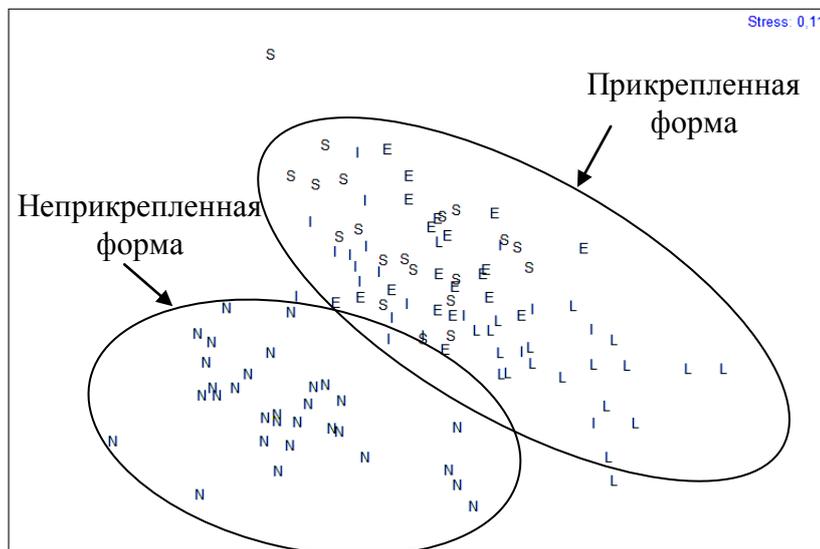


Рис. 5. Результат MDS анализа исследованных образцов *Ahnfeltiopsis flabelliformis* на основе абсолютных значений морфологических параметров таллома. Условные обозначения экотопов даны в главе «Материалы и методы» (рис. 1)

Наши исследования подтвердили существование двух четко различающихся морфологических форм *A. flabelliformis* в зал. Петра Великого. Диагностическими признаками неприкрепленной формы *A. flabelliformis* являются отсутствие репродуктивных органов и органов прикрепления. Неприкрепленная форма ветвится редко, равно- или неравнодихотомически по всей длине таллома. Цилиндрические ветви примерно одинаковой толщины по всей длине таллома, сдавленные только у верхушек, верхушки заостренные. Встречается только в пластах *Ahnfeltia tobuchiensis* в зал. Петра Великого (Макиенко, 1970; Перестенко, 1980).

Проведенный ПДАФ-анализ популяций прикрепленной и неприкрепленной формы *Ahnfeltiopsis flabelliformis* выявил высокую степень межпопуляционной дифференциации. На основе 10 парных комбинаций праймеров было выделено 268 фрагментов ДНК, из них 152 (56.72%) были полиморфны для обеих популяций. Индекс генетического сходства Нея (Nei, 1978) между двумя формами из двух популяций из Амурского залива достаточно низок и составляет 0.66, что свидетельствует о высокой степени генетической обособленности популяций друг от друга. На дендрограмме, построенной с использованием невзвешенного парно-группового метода кластерного анализа, генетическое расстояние между выделившимися кластерами, представляющими прикрепленную и неприкрепленную формы, превышает 0.3 (рис. 6).

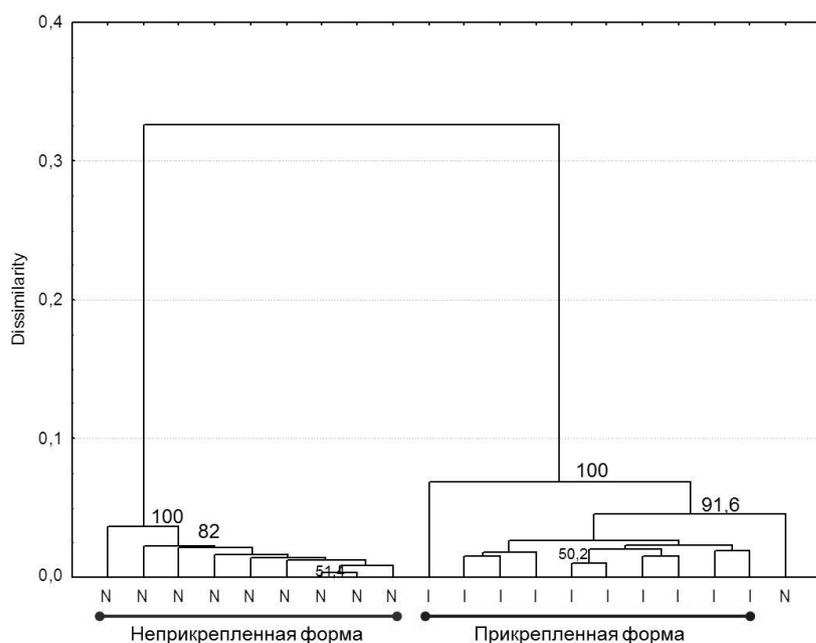


Рис. 6. Дендрограмма, показывающая генетические связи между выборками из популяций прикрепленной и неприкрепленной форм *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, основанная на данных генетических расстояний. Бутстрэп значения выше 50 обозначены на рисунке. I – особи прикрепленной формы, Амурский зал., м. Красный; N – особи неприкрепленной формы, Амурский зал., г. Столовая

Аллозимный анализ также выявил существование различий на генетическом уровне у прикрепленной и неприкрепленной форм *A. flabelliformis*. По исследованному локусу, кодирующему фермент глюкозо-6-фосфат изомеразу (Gpi), две выборки *A. flabelliformis* из Амурского залива (прикрепленная и неприкрепленная формы) статистически существенно отличались друг от друга ($P < 0.01$).

Основываясь на результатах ПДАФ и аллозимного анализа прикрепленной и неприкрепленной формы *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, можно предположить, что экологическая изоляция неприкрепленной формы и длительное ее существование в специфических условиях обусловило генетическую обособленность формы. Однако найденная высокая степень генетических различий между формами может также объясняться тем, что таксономический статус неприкрепленной формы *A. flabelliformis* ранее был определен неверно. В этом случае логичным является предположение о том, что неприкрепленная форма является либо самостоятельным экологически и репродуктивно изолированным видом, либо внутривидовой генетически обособленной формой.

Таким образом, экологическая специализация неприкрепленной формы *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, существенные отличия в морфолого-анатомических параметрах, образе жизни и способе размножения от таковых у прикрепленной формы вида, а также установленная в настоящем исследовании генетическая дифференциация неприкрепленной формы дает основание выделять данную форму в качестве подвида либо отдельного вида.

Талломы *Chondrus armatus* из 7 мест сбора в зал. Петра Великого обладают высокой степенью морфологической изменчивости в пределах вида. Такие признаки как высота таллома, количество порядков ветвления, удельное ветвление значимо отличались

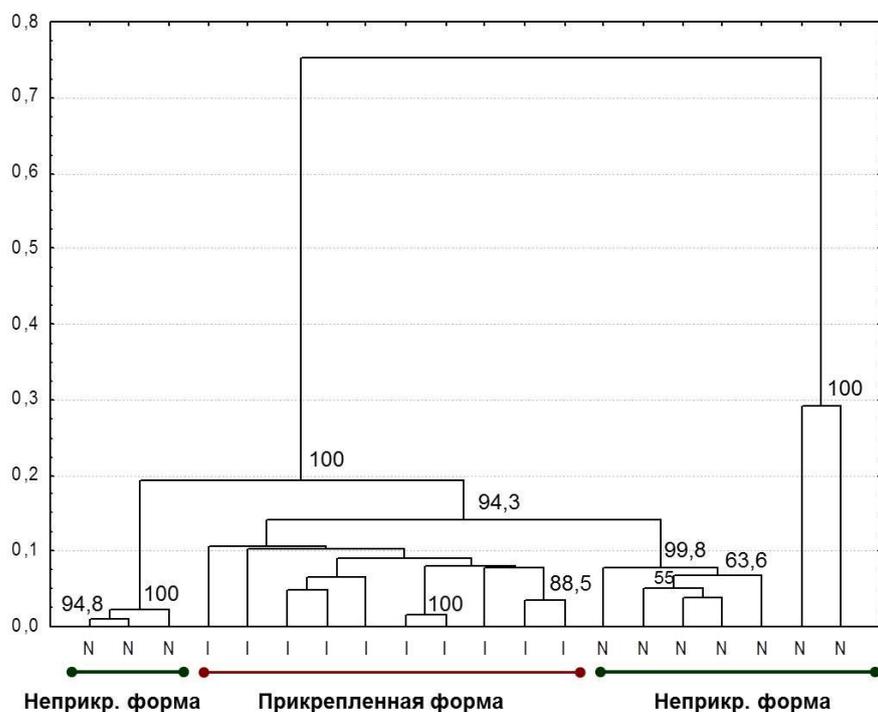


Рис. 8. Дендрограмма, показывающая генетические связи между двумя выборками *Chondrus armatus* из зал. Петра Великого на основании данных генетических расстояний. Бутстрэп значения выше 50 обозначены на рисунке. I – особи прикрепленной формы, Амурский зал., м. Красный; N – особи неприкрепленной формы, Амурский зал., г. Столовая

Результаты ПДАФ и аллозимного анализов показывают, что популяции неприкрепленной и прикрепленной формы *C. armatus* близки на генетическом уровне. Отсутствие генетической дифференциации между формами может служить свидетельством того, что неприкрепленная форма данного вида, по-видимому, является экоморфой и формируется как выражение морфологической изменчивости, проявляющееся в условиях неприкрепленного существования при низком водообмене и освещенности (10% ФАРп и менее).

5.2. Фенотипическая изменчивость *Chondrus armatus* в градиенте условий обитания

Согласно проведенным в природе наблюдениям можно отметить, что наиболее значимыми факторами, которые определяющим образом влияют на формирование талломов неприкрепленной формы *C. armatus*, являются освещенность и движение воды. Освещенность (ФАР) на глубине произрастания неприкрепленной формы составляет 3-6% ФАРп, тогда как талломы прикрепленной формы встречаются в диапазоне освещенности от 6 до 65% ФАРп. Водообмен (КТВ) в условиях обитания прикрепленной формы варьирует в пределах от 2.1 до 5.2 мг гипса/(см²ч).

Высота таллома *Chondrus armatus* в значительной степени зависит от интенсивности освещения, тогда как степень кустистости определяется как интенсивностью освещения, так и водообменом (табл. 3). Низкий уровень солнечной радиации и низкий водообмен способствуют повышению густоты ветвления талломов. Можно также отме-

тить, что повышение интенсивности водообмена и освещенности вызывает снижение значений удельного ветвления на осях 0-1-го порядков.

Таблица 3

Результаты пошагового регрессионного анализа отдельных морфологических признаков *Chondrus armatus* и факторов среды

| Зависимая переменная | Независимая переменная | Шаг | r | r^2 <i>change</i> | F_{in} | p_1 | β | p_2 |
|----------------------|------------------------|-----|-------|------------------------|----------|-------|---------|-------|
| h | ФАР | 1 | 0.293 | 0.086 | 6.031 | 0.017 | -0.284* | 0.017 |
| k | ФАР | 1 | 0.658 | 0.434 | 49.078 | 0.000 | -0.550* | 0.000 |
| | КТВ | 2 | 0.679 | 0.027 | 3.191 | 0.079 | -0.198 | 0.078 |
| N | КТВ | 1 | 0.204 | 0.042 | 2.774 | 0.101 | -0.204 | 0.101 |
| N ₀ | ФАР | 1 | 0.685 | 0.470 | 56.659 | 0.000 | -0.685* | 0.000 |
| N ₁ | ФАР | 1 | 0.314 | 0.099 | 6.995 | 0.010 | -0.314* | 0.010 |
| N ₂ | ФАР | 1 | 0.258 | 0.067 | 4.583 | 0.036 | -0.258* | 0.036 |

Примечание. Данные статистически значимы при $p < 0.05$. r – коэффициент множественной корреляции, $F_{in} - F$ включения, p_1 – вероятность справедливости $H_0: r = 0$, β – коэффициент множественной регрессии, p_2 – вероятность справедливости $H_0: \beta = 0$. Условные обозначения морфологических признаков даны в табл. 2.

Исследования зависимости морфологии *Chondrus armatus* от факторов среды (интенсивность водообмена и освещенности) показали, что такие морфологические параметры как высота и густота ветвления таллома, выраженная через степень его кустистости и удельного количества ветвей, в значительной степени определяются интенсивностью освещения и водообмена, при этом на высоту таллома в большей мере влияет интенсивность освещения. Таким образом, морфология талломов *C. armatus* определяется как интенсивностью водообмена, так и освещенностью. Совокупное воздействие данных факторов на неприкрепленную форму водоросли, а также неприкрепленный образ жизни способствует образованию формы, существенно отличающейся по морфологическим параметрам от прикрепленной формы *C. armatus*.

Глава 6. ОБСУЖДЕНИЕ

В главе обсуждаются характер и природа полиморфизма макроводорослей в градиентных условиях среды. Исследования показали, что в заливе Петра Великого морфология полиморфных видов в разной степени зависит от внешних и внутренних факторов. Для бурой пластинчатой водоросли *Undaria pinnatifida* в заливе отмечено существование трех морфологически обособленных форм, обусловленных влиянием факторов внешней среды (интенсивность водообмена, степень прибойности, освещенность). Указанные параметры среды также оказывают влияние на формирование талломов красной кустистой водоросли *Chondrus armatus*. Фенотипический полиморфизм данных видов является следствием их широких адаптационных возможностей, проявляющихся в образовании отдельных экоморф. Для красной кустистой водоросли *Ahnfeltiopsis flabelliformis* было выявлено, что неприкрепленная форма вида имеет генетическую дифференциацию, ко-

торая наряду с морфологическими отличиями служит подтверждением принадлежности неприкрепленной формы к отдельному экотипу либо подвиду.

Результаты полевых наблюдений, лабораторных экспериментов и анализа литературных данных показали, что водоросли с пластинчатыми талломами, обитающие в градиенте интенсивности водообмена и освещенности, формируют сходные морфологические черты, что является следствием общности их жизненной формы.

Так, с увеличением интенсивности водообмена у *Undaria pinnatifida* возрастает ширина пластины и ее нерассеченной части, тогда как показатели длины таллома и его частей (длина стволика, длина пластины) почти не зависят от данного экологического фактора. На косе Дарагана – в местообитании с наиболее сильным водообменом, – формируются массивные широкие талломы. В тоже время, коса Дарагана – это местообитание с низкой степенью прибойности, а, следовательно, не подверженное разрушающему действию волн. Наблюдаемые морфологические особенности ундарии из данного местообитания согласуются с наблюдениями других исследователей (Sjøtun, Fredriksen, 1995; Kawamata, 2001; Кулепанов и др., 2002; Haring, Carpenter, 2007; Wing et al., 2007), которые показали, что у пластинчатых макроводорослей из защищенных от воздействия волн местообитаний формируются более короткие и широкие талломы по сравнению с талломами из открытых прибойных мест. Кроме того, в местообитаниях с интенсивным водообменом водоросли лучше обеспечены элементами минерального питания по сравнению с местами, где наблюдается слабое движение воды, даже при равных концентрациях этих веществ в среде. В результате улучшения трофических условий усиливается рост таллома и отдельных его частей, что ведет к росту более крупных слоевищ, если прочие факторы не лимитируют развитие организма (Терехова, 1972; Parker, 1981; Thomas, Cornelisen, 2003; Barr et al., 2008). Поэтому формирование массивных широких, слабо рассеченных слоевищ у *Undaria pinnatifida*, произрастающих на косе Дарагана в проливе Старка, предположительно обусловлено в большей степени хорошей обеспеченностью растений биогенами. Экспериментальные исследования по влиянию различных концентраций на морфологию талломов *U. pinnatifida* также подтвердили результаты полевых наблюдений. Однако в условиях интенсивного течения на косе Дарагана в результате постоянного обрыва верхушечной части пластины у *U. pinnatifida* формировались талломы, у которых ширина пластины могла превышать ее длину, поскольку помимо улучшения трофических условий высокие скорости протока воды могут оказывать и негативное воздействие на талломы водорослей, вызывая их повреждение (Koehl, 1986; Koehl, Alberte, 1988; Kawamata, 2001; Wolcott, 2007).

Волновая активность также оказывает воздействие на макрофиты, обитающие на мелководье. Макрофиты, адаптируясь к постоянному стрессовому воздействию волн, приобретают характерные черты внешнего строения, позволяющие противостоять разрушительному воздействию волновой активности. Было показано, что на открытых местах формируются талломы с длинной и узкой пластиной (Kanda, 1936; Gerard, Mann, 1979; Kawamata, 2001; Stewart, Carpenter, 2003; Wernberg, Thomsen, 2005; Wing et al., 2007; Koehl et al., 2008). Морфологическая адаптация к высокой прибойности прослеживается и в нашем исследовании. На м. Бутакова, характеризующимся наивысшей степе-

нью прибойности среди обследованных местообитаний ундарии (4 по сравнению с 2-3 для прочих местообитаний), у водорослей формировались наиболее узкие и длинные талломы с плоской и гибкой пластиной. Как показали исследования, такая морфология способствует снижению турбулентности вокруг таллома, увеличивает обтекаемость и прочность объекта и, следовательно, уменьшает вероятность его смещения током воды, а также повышает его устойчивость к отрыванию от субстрата и повреждению (Kawamata, 2001; Haring, Carpenter, 2007; Koehl et al., 2008).

Помимо высокой степени прибойности, у м. Бутакова, благодаря густым зарослям, поверхности талломов водорослей достигает лишь 35-40% от ФАРп, что в 1.5-1.7 раз меньше, чем в прочих исследованных местообитаниях водорослей на той же глубине. Хорошо известно, что эффективная ориентация фотосинтетических структур к потоку света – это одна из основных биологических реакций, которая соответствует интенсификации поглощения света в связи с увеличением площади поверхности организма (Haring, Carpenter, 2007). Наши наблюдения показали, что при снижении освещенности при прочих равных параметрах среды в местах произрастания исследуемых видов у *U. pinnatifida* формировались талломы с более длинным стволиком и широкой пластиной. Полученные результаты подтверждаются работами других исследователей, в которых показано, что увеличение площади таллома за счет увеличения длины или ширины пластины является следствием приспособляемости к условиям пониженного освещения (Markager, Sand-Jensen, 1992; Collado-Vides, Ruesink, 2002; Haring, Carpenter, 2007). Полевые наблюдения были подтверждены и экспериментальными исследованиями.

На основании собственных результатов можно сделать вывод, что ведущими факторами, определяющими специфическую морфологию *U. pinnatifida* в зал. Петра Великого, являются освещенность, степень прибойности и водообмен. При этом снижение освещенности главным образом влияет на повышение площади поверхности таллома за счет увеличения длины и ширины пластины, высокая степень прибойности способствует формированию удлиненных узких пластин. Увеличение интенсивности водообмена вызывает формирование массивных широких, слаборассеченных слоевищ *U. pinnatifida*.

Зависимость морфологии кустистых форм талломов от факторов внешней среды отмечалась ранее исследователями для различных видов (Hanisak et al., 1988; Carrington, 1990; Chopin, Floc'h, 1992; Boller, Carrington, 2006; D'Amours, Schleibling, 2007). Исследованный в настоящей работе *Chondrus armatus* характеризуется высоким уровнем полиморфизма. Глубина произрастания вида варьирует достаточно сильно, от 0.5 до 25 м (Перестенко, 1980), а, следовательно, градиент освещенности очень широк, что, несомненно, ведет к необходимости компенсации избытка или недостатка света путем морфологических перестроек водорослей. Особи *C. armatus*, произрастающие при освещенности 6-10% ФАРп, характеризовались большей высотой таллома, большим удельным количеством ветвей на осях предыдущего порядка, большей степенью кустистости. Сходные морфологические изменения в условиях недостатка света отмечались и для других видов водорослей (Рыгалов и др., 1988; Титлянов и др., 1993). Также было выявлено, что при слабом водообмене формируются талломы с большей степенью кустистости. Зависимость

морфологии кустистых талломов от интенсивности водообмена отмечалась другими исследователями (Thom, 1983; Gutierrez, Fernández, 1992; D'Amours, Scheibling, 2007).

Следует отметить, что образцы прикрепленной формы, обитающие в условиях сильного затенения, морфологически близки к неприкрепленной форме по таким признакам как высота таллома и степень кустистости. Однако специфическая морфология неприкрепленной формы *Chondrus armatus* может быть следствием неприкрепленного образа жизни. Ранее подобное предположение высказывалось другими исследователями (Collado-Vides et al., 1994). Как правило, особи вида, живущие в неприкрепленном состоянии, развиваются в менее плотные, удлинённые формы по сравнению с прикрепленными.

Как показало изучение генетической неоднородности *C. armatus* в заливе Петра Великого, популяция неприкрепленной формы *C. armatus* в пласте *Ahnfeltia tobuchiensis* в Амурском заливе не изолирована генетически от прикрепленной формы и пополняется за счет привнесения талломов прикрепленной формы, потерявших связь с субстратом. Низкий уровень освещенности и слабый водообмен на глубине ведет к формированию удлинённых ветвей, увеличению высоты таллома и густоты ветвления (степени кустистости). Кроме того, для пластов, создаваемых неприкрепленными водорослями, характерно перемещение фрагментов пласта по дну за счет придонных течений, что является причиной постоянного истирания талломов друг о друга и о субстрат (Viber, 2007). Это приводит к фрагментации талломов, а, следовательно, потере главной оси, а также повреждению верхушечных точек роста, что, в свою очередь, способствует образованию новых латеральных ветвей (Chamberlain et al., 1979; Scrosati, 2002), что прослеживается и у *Chondrus armatus*, формирующего новые ветви на осях всех порядков.

Таким образом, неприкрепленная форма *C. armatus*, встречающаяся в пласте *Ahnfeltia tobuchiensis*, по всей вероятности, является морфологической адаптацией вида к условиям низкой освещенности и слабого водообмена, а также неприкрепленному образу жизни.

У другого исследованного нами вида красных кустистых водорослей *Ahnfeltiopsis flabelliformis* не было обнаружено существенного внутривидового полиморфизма в пределах прикрепленной формы. Кроме того, было показано, что неприкрепленная форма имеет значительную генетическую обособленность, свидетельствующую о принадлежности данной формы к другому виду или подвиду. Не исключено, что видовая принадлежность неприкрепленной формы *A. flabelliformis* ранее была определена неверно. В пользу этого предположения свидетельствуют данные аллозимного анализа, показывающие значительные различия между прикрепленной и неприкрепленной формой по исследованному локусу.

Известно, что первоначально неприкрепленная форма рассматриваемого вида из зал. Петра Великого была описана как *Gymnogongrus japonicus* f. *ahnfeltioides* (Makienko), а прикрепленная форма как *G. japonicus* f. *japonicus* (Макиенко, 1970). Позднее Л.П. Перестенко отметила, что характерные признаки, по которым образцы неприкрепленной формы были определены как *G. japonicus*, относятся к числу внутривидовых признаков *G. flabelliformis*, на основании чего свела *Gymnogongrus japonicus* f. *ahnfeltioides* в синонимы *Gymnogongrus flabelliformis* (Перестенко, 1980). Самостоятельность

вида *G. japonicus* и ранее неоднократно ставилась под сомнение (Okamura, 1921, 1936; цит. по: Masuda, 1987). Позднее, в 1993 году, японскими фикологами была проведена ревизия рода, в результате которой вид *Gymnogongrus flabelliformis* был переименован в *Ahnfeltiopsis flabelliformis* (Masuda, 1993).

Таким образом, отчетливая генетическая дифференциация неприкрепленной формы *A. flabelliformis*, существенные отличия в морфолого-анатомических показателях от прикрепленной формы, отсутствие полового и бесполого размножения являются основанием для рассмотрения данной формы либо в ранге подвида вида *Ahnfeltiopsis flabelliformis*, либо отдельного вида в составе общего рода.

Следует отметить, что в настоящей работе было обнаружено несоответствие между морфологической и генетической дивергенцией у видов *Undaria pinnatifida* и *Chondrus armatus*. Подобные результаты были ранее получены Балакиревым с соавторами (Balakirev et al., 2012) при изучении генетических вариаций среди морфологически различных форм *Saccharina japonica*, а также для *Alaria* (Druehl, Saunders, 1992) и для морских ежей (Balakirev et al., 2008). Эти результаты показывают, что возникновение генетического расхождения изолированных популяций, а затем проявление приспособляемости к среде, проявляющееся на уровне фенооблика, не единственный путь эволюционного развития и происхождения видов. В этом случае фенотипическая дивергенция является первичным звеном в процессе образования новых таксонов. То есть виды возникают не в результате случайных мутаций, из которых средой отбираются положительные, а через развитие приспособительных реакций, которые ведут к репродуктивной изоляции и видообразованию. И это более быстрый путь эволюции, чем видообразование на основе случайных мутаций (West-Eberhard, 2003).

Результаты проведенных исследований расширяют представления об адаптационных возможностях изученных водорослей на уровне морфологии к воздействию факторов внешней среды. Понимание адаптационных механизмов в свою очередь способствует распознаванию процессов филогенетических адаптаций и направления эволюционного развития морских макрофитов в связи с локальными и глобальными процессами смены экологических условий в водной среде. Кроме того, проведенный анализ фенотипической разнородности локальных популяций массовых видов залива Петра Великого имеет значение для понимания механизмов функционирования и динамики популяций, поддержания устойчивости их фенооблика. Выявленные особенности фенооблика видов применимы для решения спорных вопросов внутривидовой систематики.

Полученные результаты могут быть применены на практике при культивировании ламинариевых водорослей. Выбор мест с условиями среды, соответствующими развитию талломов с наиболее продуктивной морфологией (интенсивный водообмен, хорошая освещенность, доступность биогенных элементов), будет способствовать увеличению продуктивности культивируемых видов, формированию талломов с оптимальными морфологическими характеристиками.

ВЫВОДЫ

1. Показано, что в зал. Петра Великого *Undaria pinnatifida* проявляет высокую степень внутривидового полиморфизма, который выражается в изменчивости размерных морфологических показателей и их соотношений. Впервые выделено три внутривидовых формы *U. pinnatifida*. Выявлены диагностические признаки для определения форм *U. pinnatifida*: ширина нерассеченной части пластины, длина стволика и переходной зоны между спорофиллом и пластиной.
2. Доказано, что морфологически дифференцированные формы *Undaria pinnatifida* в зал. Петра Великого являются результатом фенотипической адаптации к локальным условиям среды. Основными формообразующими факторами являются интенсивность водообмена, освещенности и степень прибойности. При этом свет влияет в большей степени на длину таллома и пластины, тогда как ширина таллома и его нерассеченной части зависят от интенсивности водообмена, а отношение длины пластины к ее ширине определяется степенью прибойности.
3. Впервые доказано, что неприкрепленная форма *Ahnfeltiopsis flabelliformis* является генетически и морфологически обособленной от прикрепленной, что дает основание для пересмотра ее таксономического статуса и выделения в ранг подвида или вида.
4. Показан высокий уровень полиморфизма *Chondrus armatus* в зал. Петра Великого, выражающийся в морфологической изменчивости прикрепленной формы и существовании морфологически обособленной неприкрепленной формы. Доказано, что неприкрепленная форма генетически не дифференцирована и является экоморфой.
5. Выделены диагностические признаки неприкрепленных форм *Chondrus armatus* и *Ahnfeltiopsis flabelliformis*: отсутствие выраженной главной оси, репродуктивных органов и органов прикрепления, неправильно дихотомическое и поочередное редкое ветвление, равномерное по всей длине таллома.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах:

1. Шибнева С.Ю., Скрипцова А.В. Морфологическая изменчивость *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae: Laminariales) в заливе Петра Великого (Японское море) // Биология моря. 2012. Т. 38. № 5. С. 370-380.
2. Shibneva S.Y., Skriptsova A.V., Shan T.F., Pang S.J. The different morphs of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Ochrophyta) in Peter the Great Bay (Sea of Japan) are phenotypic variants: direct evidence // Journal of Applied Phycology. 2013 V. 25. № 6. P. 1909-1916.

Работы, опубликованные в материалах всероссийских и международных конференций:

3. Shibneva S.Yu., Skriptsova A.V. Intraspecific Polymorphism of *Undaria pinnatifida* in Peter the Great Bay // Comparison on marine biodiversity in the Northwest Pacific Ocean. Proceedings of China-Russia bilateral symposium (10-11 October 2010 Qingdao, China). Qingdao, 2010. P. 46–55.
4. Шибнева С.Ю., Скрипцова А.В. Морфологическая неоднородность популяций *Undaria pinnatifida* и *Costaria costata* в зал. Петра Великого как акклимация к условиям обитания // Проблемы экологии морского шельфа. Материалы Второй Всероссийской научной молодежной конференции-школы. Владивосток: Изд-во Дальневост. федерального ун-та, 2011. С. 147-152.
5. Шибнева С.Ю., Заславская Н.И. Прикрепленная и неприкрепленная формы двух видов красных водорослей в зал. Петра Великого: морфологическая пластичность и генетическая обусловленность // Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии. Мат-лы XI Региональной конференции студентов, аспирантов вузов и научных организаций Дальнего Востока России (3-4 мая 2012 г.). Владивосток, 2012. С. 313-315.
6. Shibneva S.Y., Skriptsova A.V., Shan T.F., Pang S.J. Genetic and ecomorphological aspects of determining morphologically distinct forms of *Undaria pinnatifida* in Peter the Great Bay (Sea of Japan) // Marine ecosystems under the global change in the Northwestern Pacific: Proceedings of the Russia-China Bilateral Symposium. Vladivostok, Russia, October 8-9, 2012. P. 151-156.

Шибнева Светлана Юрьевна

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАССОВЫХ ВИДОВ
МАКРОВОДОРОСЛЕЙ В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Подписано в печать 22.11.2013 г. Формат 60 x 84/16.
Усл. печ. л. 1.0. Уч.-изд. л. 1.0. Тираж 100 экз. Заказ № 15.
Отпечатано в типографии "Литера V"