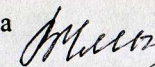


На правах рукописи

ЧМЫХАЛОВА Виктория Борисовна



РАЗВИТИЕ БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ
***FUCUS EVANESCENS* Ag. В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ**

03.00.18 – Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петропавловск-Камчатский
2005

Работа выполнена в Камчатском государственном техническом университете,
г. Петропавловск-Камчатский

Научный руководитель	доктор биологических наук Н.Г. Клочкова
Официальные оппоненты:	доктор биологических наук Т.И. Кузякина кандидат биологических наук Е.В. Лепская
Ведущая организация	Институт органической химии имени Н.Д. Зелинского Российской академии наук

Защита диссертации состоится « 10 » ноября 2005 г., в 14⁰⁰ часов, на заседании диссертационного совета КМ 307. 008.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Камчатском государственном техническом университете.

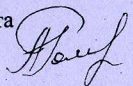
Отзывы на автореферат диссертации в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35, Камчатский государственный технический университет (КамчатГТУ), диссертационный совет КМ 307. 008.01.

Телефон: (4152) 12-45-38. Факс: (415-2) 12-05-01.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Камчатского государственного технического университета.

Автореферат разослан « 3 » октября 2005 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
к. б. н.

 Л.В. Ромейко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

№ Вр. 21
Библиотека

Актуальность исследований. Порядок *Fucales* – один из крупнейших среди бурых водорослей. Он представлен во флоре Мирового океана большим числом семейств и родов. Интерес к его изучению обусловлен значительной ролью его представителей в формировании структуры растительности и условий обитания прибрежных гидробионтов. Практическая значимость фукусовых определяется их ценным химическим составом.

Среди родов, встречающихся в холодоумеренных водах Северного полушария, наиболее широкое распространение имеет род *Fucus*. Он же является здесь самым многочисленным. В прикамчатских водах встречается единственный представитель этого рода *F. evanescens* Ag. Его массовое развитие и практически повсеместное распространение в литоральной зоне шельфа позволяют рассматривать этот вид как потенциально промысловый. Рациональное использование ресурсов фукуса и фукусового сырья должно основываться на данных изучения его роста и развития, химического состава, структуры популяций, влияния на них условий обитания.

В последние годы прибрежные воды камчатского шельфа подвергаются антропогенному загрязнению. Для оценки экологического состояния вод наряду с гидрохимическими могут использоваться гидробиологические показатели, в частности показатели макрофитобентоса на всех уровнях его организации (Клочкова, 1998; Клочкова, Березовская, 2001; Березовская, 2002). Все виды рода *Fucus* демонстрируют высокую экологическую пластичность, способны выносить высокий уровень загрязнения (Христофорова, 1981; 1995; и др.). Многолетний цикл жизни, простота определения возраста делают их удобными для проведения экологического мониторинга в прибрежных акваториях.

Представитель камчатской флоры *F. evanescens* благодаря хорошо выраженной, как и у других видов рода *Fucus*, возрастной, сезонной, географической и экологической изменчивости привлекателен как модельный объект для изучения ответных реакций организмов и популяций на воздействие неблагоприятных факторов. Ответный отклик на организменном уровне надежнее и зримее всего проявляется в изменении морфометрических параметров, морфофизиологического состояния, темпов роста и развития, а в популяционном – на изменении возрастной структуры популяций и адаптивной стратегии размножения.

Определяя тему исследования, мы полагали, что изучение этих вопросов для камчатской популяции фукуса позволит не только заложить научный фундамент для разработки вопросов рационального использования этого вида, но также даст надежную основу для использования его в качестве объекта биомониторинга состояния литоральных сообществ бентоса.

Исходя из сказанного целью работы является изучение развития *F. evanescens* в разных условиях обитания, его изменений под воздействием неблагоприятных факторов на организменном и популяционном уровнях для последующего практического использования этого вида в прикамчатских водах.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

- изучить распространение рода *Fucus*, особенности биологии развития его представителей, их ответные реакции на факторы среды в других районах Мирового океана для выбора районов проведения регулярных наблюдений;
- изучить особенности морфогенеза растений на первом году жизни и на этой основе выбрать методику определения их возраста, установить продолжительность жизни фукуса у камчатских популяций вида;
- изучить особенности сезонного линейного роста у разновозрастных представителей популяции в разных условиях обитания и определить воздействие на них загрязнения и основных гидрологических факторов;
- определить сезонную динамику изменения массы у разновозрастных растений, обитающих в разных условиях обитания;
- выявить изменение стратегии размножения вида под воздействием неблагоприятных факторов;
- выявить сезонные изменения и особенности формирования возрастной структуры популяций, стратегию ее изменения под воздействием неблагоприятных факторов;
- определить функциональную роль разных частей слоевища по содержанию в них пластических веществ, сезонные и возрастные изменения их содержания и причины, влияющие на эти изменения;
- выявить основные направления адаптивных изменений организма и популяции к стрессовым нагрузкам среды;
- разработать рекомендации по рациональному использованию фукусового сырья в прикамчатских водах.

Научная новизна. Впервые у представителей вида камчатской популяции *F. evanescens* установлена продолжительность жизни в зависимости от условий обитания и выявлена стратегия развития популяций. Определена роль разных генераций в воспроизводстве, формировании основной продукции, ее сезонном изменении. Выявлены адаптационные приспособления к неблагоприятным факторам природной среды и к стрессовому воздействию загрязнения на организм и популяционном уровнях.

В каждый период жизни растений выявлены характеристики морфофизиологического состояния, которые можно с успехом применять как показатели экологического состояния среды обитания.

Впервые у каждой возрастной генерации вида изучены сезонные изменения содержания сухих веществ в разных частях слоевища, установлена зависимость этих изменений от состояния среды обитания и показано, что характер этих изменений хорошо отражает физиологическое состояние растений.

Практическое значение. Результаты исследований могут быть использованы для разработки рекомендаций по промыслу *F. evanescens*, поскольку позволяют установить сроки промысла и нормы изъятия водорослей. Данные по содержанию у *F. evanescens* пластических веществ позволяют определить направления использования сырья. Данные по развитию фукуса в антропогенной

среде могут быть использованы для оценки экологического состояния прибрежных вод, где этот вид имеет массовое распространение.

Апробация работы. Основные результаты исследований докладывались и представлялись на научно-техническом симпозиуме «Современные средства воспроизводства и использование водных биоресурсов» (Санкт-Петербург, 2000), научно-технических конференциях профессорско-преподавательского состава КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, 2001; 2002; 2003; 2004 и 2005), II, III и V научных конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2001; 2002; 2004), научно-технической конференции «Рациональное использование морских биоресурсов» (Петропавловск-Камчатский, 2002), научно-технической конференции «Экономические, социальные, правовые и экологические проблемы Охотского моря и пути их решения» (Петропавловск-Камчатский, 2004). Результаты работы докладывались также на заседаниях Камчатского отделения Всероссийского ботанического общества (КО РБО) (2002; 2003), а также на семинарах и расширенных заседаниях лаборатории альгологии Камчатского филиала тихоокеанского института географии ДВО РАН.

Публикации. Материалы диссертации представлены в 11 публикациях.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 144 источника, из них 38 на иностранном языке. Работа изложена на 137 страницах, иллюстрирована 42 рисунками и 16 таблицами.

Благодарность. Выражаю искреннюю признательность моему научному руководителю д.б.н. Н.Г. Клочковой. Я также весьма признателен заведующей кафедрой технологии рыбных продуктов КамчатГТУ М.В. Ефимовой за постоянную помощь и поддержку при написании диссертации, сотрудникам лаборатории КФ ТИГ ДВО РАН к.б.н. Т.Н. Королевой и м.н.с. А.Э. Кусиди за помощь в сборе материала и выполнении работы на всех ее этапах. Благодарю д.г.н. В.А. Березовскую за консультации по вопросам антропогенного загрязнения Авачинской губы. Признательна декану технологического факультета КамчатГТУ к.т.н. В.Н. Дегтяреву за моральную поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Фукусовые водоросли всегда являлись объектом пристального внимания исследователей, и их изучение проводилось в самых разных направлениях. В главе дается обзор публикаций, касающихся представителей порядка Fucales и рода *Fucus*. Приводятся данные по состоянию изученности представителей рода, обитающих у арктического, атлантического и тихоокеанского побережий, а также рассматриваются работы, в которых приводятся любые упоминания о *F. evanescens* на российском Дальнем Востоке. Показано, что опубликованные

к настоящему времени работы содержат в основном сведения о нахождении вида в разных районах побережья или краткие сведения о составе и биомассе фукусовых сообществ.

Анализ альгологических и гидробиологических работ показал, что, несмотря на многочисленные упоминания вида в научной литературе по Дальнему Востоку, развитие *F. evanescens* здесь практически не изучено. Большинство данных по разным вопросам роста, развития и размножения фукусов было получено для беломоро-балтийских популяций из ненарушенных условий произрастания. Разностороннее изучение влияния антропогенного загрязнения на развитие и воспроизводство популяций фукуса и стратегию их адаптивных изменений до сих пор не проводилось.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом исследований являлись образцы водорослей, собранных у берегов юго-восточной Камчатки. Привлекались также сборы и гербарные материалы по фукусам других районов обитания Дальнего Востока: Командорских и северных Курильских островов, северо-восточной и западной Камчатки и др.

Большая часть материала была собрана в период с 1998 по 2002 год в Авачинском заливе и представляла собой сезонные сборы. Для изучения развития растений в природной среде была выбрана б. Вилочинская. Изучение влияния загрязнения на развитие растений проводилось в Авачинской губе, характеризующейся высоким уровнем антропогенного загрязнения. О характере загрязнения разных прибрежных участков этого водоема судили по данным публикаций (Березовская, 1988, 2002; Клочкова, Березовская, 2001, и др.). На основе этих данных были выбраны три полигона с разным типом и уровнем антропогенного воздействия: в б. Моховой, прибрежной зоне в районе судоремонтного завода (СРМЗ) и б. Сероглазка. С 1998 по 2000 год на выбранных участках производили ежемесячный (с мая по ноябрь) отбор проб. В зимний и ранневесенний период из-за мощного ледового припая и большого снежного покрова сбор материала не производили. В 2001-2002 годах отбор проб проводился один раз в сезон. В необходимых случаях брались единичные пробы. В 2003 году было выполнено однократное обзорное исследование состояния популяций фукуса в июне в период большого суточного отлива.

Для сбора количественных проб на каждом из полигонов выбирались хорошо опознаваемые участки с разновозрастными зарослями. Длина таких участков составляла 30-50 м. Для выбора методики определения возраста и годового прироста растений в первый год исследований на часть растущих растений разного возраста были установлены метки. Для этого стебель растения оборачивали полипропиленовой лентой и скрепляли ее края степлером так, чтобы она достаточно жестко крепилась к растению. На ленте водостойким маркером проставляли номер образца. В 1998, 1999 и 2000 годах таким способом было помечено 15-20 растений каждой возрастной группы на каждом участке каждо-

го полигона. Для удобства наблюдений для каждого года использовали ленты разного цвета.

В ходе полевых исследований меченые образцы просматривались каждый месяц для определения особенностей развития дихотомических ветвей, времени вступления растений в размножение, а также для определения сроков закладки, созревания, сброса рецептакулов у растений разных возрастов. Всего за период исследований было помечено 897 особей, из которых до конца наблюдений дожили 586.

Пробы фукуса для лабораторных исследований собирали во время сигийных отливов в среднем горизонте литорали. Для взятия количественных проб использовали рамку 0,25x0,25 м². Ее накладывали на участок дна с наиболее высокой для района плотностью зарослей, а затем выбирали из нее все экземпляры, подошва которых приходилась на площадь, ограниченную рамкой. Одна проба обычно включала 95-105 особей. Сбор проб на разных полигонах производили либо в один и тот же день, либо в течение двух дней. Период между помесечным отбором проб составлял обычно 26-30 дней.

В ходе обработки проб собранные растения разбирали по возрастам и определяли численный состав каждой возрастной группы. Далее в группах, состоящих из большого числа особей, отбирались для измерений по 30 растений. В группах, состоящих из меньшего числа особей, измерению подвергались все экземпляры. В ходе обработки проб у изучаемых растений определяли общую длину, массу, состояние фертильности, количество дихотомических разветвлений, количество ветвей, прекративших рост. Все полученные данные были занесены в электронную базу данных. Их обработка была выполнена с помощью компьютерной программы «Microsoft Excel-2000». Общее количество измеренных экземпляров за весь период исследования составило около 17 тыс. При этом в Авачинской губе было изучено более 14 тыс. образцов.

Возраст растений определяли по регистрирующему признаку – количеству дихотомических ветвлений слоевища. Исследования ряда авторов показывают, что у некоторых видов рода фукус в течение года может появляться несколько ди- или трихотомий (Максимова, 1980; Возжинская, 1986). Для получения статистически достоверных данных по возрастному развитию *F. evanescens* мы определяли, сколько ди- или трихотомических ветвей в течение года образуются у камчатских представителей вида.

Проведенные наблюдения показали, что морфогенез *F. evanescens* может идти по двум сценариям (рис. 1). Согласно первому проростки первого года жизни к зиме вмерзают в лед, не имея дихотомического ветвления. В этом случае первая дихотомия у них образуется лишь в следующем вегетационном периоде. Далее каждый год у растений появляется только одно новое дихотомическое разветвление. В ходе такого развития растений количество дихотомий у них на единицу меньше, чем их возраст. Однако случаи проявления такого сценария развития составили не более 0,5 % всех изученных образцов.

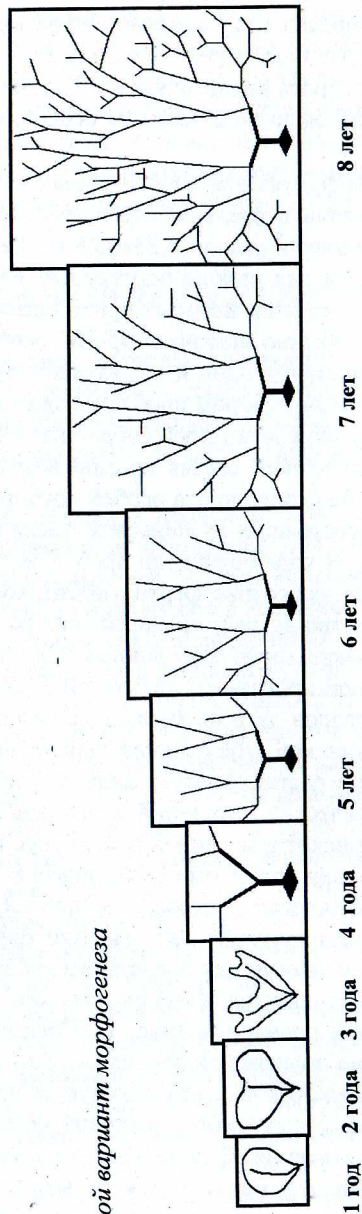
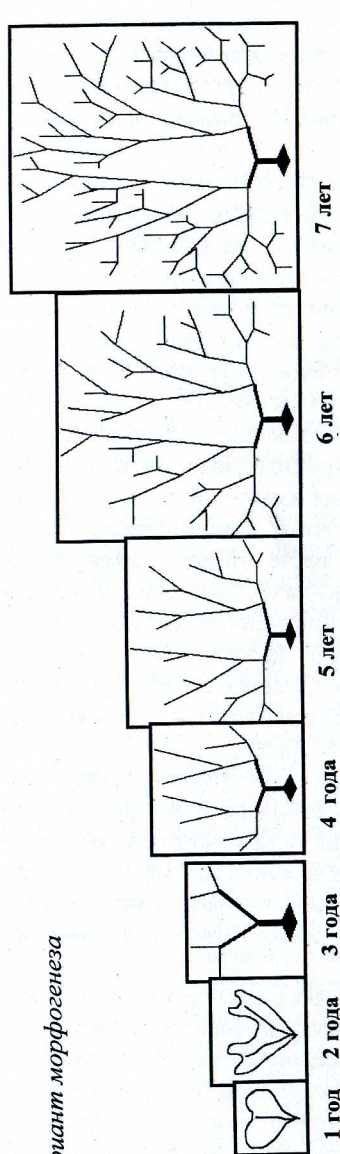


Рис. 1. Возрастные изменения морфологии фукусов при разных типах первогодних проростков

Согласно второму сценарию морфогенеза к концу первого года жизни у проростков фукуса уже образуется заметно выраженная дихотомия, поэтому количество дихотомий у сформировавшихся из них растений строго соответствует их возрасту. Поскольку у камчатских представителей фукуса явно доминировал второй сценарий развития, он и был принят в нашей работе за основу методики определения их возраста.

Определение содержания воды и сухого вещества в разных частях слоевища проводили по стандартной методике по ГОСТ 7636. При определении этих показателей для разных частей слоевища составляли средние пробы из фрагментов, взятых не менее чем у 25-30 растений.

ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе приводится краткая физико-географическая характеристика прикамчатских вод, описываются климатические и гидрологические особенности отдельных участков побережья, в которых был собран изучаемый нами материал. Показано, что Авачинская губа и б. Вилучинская, представляющие собой глубоководные бухты фиордового типа, достаточно близки по геоморфологическим и гидрологическим особенностям. Подробно рассмотрены сезонные изменения температуры, концентрации биогенов, ритмика приливно-отливных колебаний у юго-восточной Камчатки. Расчетным путем выявлены периоды времени, в течение которых фукус подвергается длительному иссушению. В течение лета наблюдается несколько таких периодов, которые могут длиться до 20 часов при постоянном солнечном освещении и влияют на ростовые процессы и сроки вегетации. Подробно описана ледовая обстановка, поскольку она во многом определяет особенности развития вида. Несмотря на географическую приближенность между собой полигонов исследований, перечисленные характеристики имеют в них свои особенности. Они помогают проследить, каким образом фукус реагирует на стрессовые условия.

ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ, ВОСПРОИЗВОДСТВА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *FUCUS* И ВИДА *F. EVANESCENS*

В главе приводится характеристика морфолого-анатомической организации представителей рода *Fucus* и вида *F. evanescens* в частности. Подробно охарактеризованы процессы размножения фукусов, рассмотрены особенности сезонного развития растений, описано влияние факторов среды – температуры, освещенности, длительного иссушения и ледового покрова на развитие фукусов. Ростовые процессы и химический состав растений сильно изменяются в зависимости от перечисленных факторов.

Проведенные исследования показывают, что в Авачинской губе с конца ноября по середину апреля растения полностью вмерзают в лед и в таком состоянии существуют несколько месяцев. Рост фукуса начинается весной, после таяния льда. В этот период граница между темными прошлогодними и молодыми светло-оливковыми участками талломов становится отчетливой. Особенно хорошо рост выражен у мелких, до 3 см высоты, растений.

Проведенные исследования позволили говорить о том, что последующее увеличение фотосинтетически активной радиации (ФАР) и повышение температуры воды до 5-7⁰С приводит к массовому весеннему развитию всей популяции фукусов. При этом прирост растений резко увеличивается, возрастает их масса, закладываются органы размножения. С подогревом воды до 8⁰С начинается созревание рецептакулов. Дальнейшее повышение температуры воды до 10-15⁰С активизируют процессы размножения фукуса. Температурный оптимум размножения для фукуса составляет 10-17⁰С. Дальнейшее повышение температуры приводит к торможению всех процессов и отрицательно влияет на состояние слоевища. В целом стрессовые колебания температурного фактора служат толчком для стимуляции разных процессов: роста, закладки фертильной ткани, созревания и высевы продуктов размножения. Отмеченная в ходе изучения развития фукусов тенденция совпадает с результатами исследований В.Б. Возжинской (1980).

В середине лета линейный рост фукусов заметно приостанавливается. ФАР в это время достаточно высока (3-10 ккал/см²/сут), температура воды благоприятна для развития водорослей. Однако в прибрежных водах умеренных широт, в том числе и у побережья Камчатки, наблюдается дефицит биогенов, главным образом азотсодержащих соединений (Возжинская, 1986; Березовская, 1999).

Созревание рецептакулов завершается к концу лета – началу осени. Их окраска изменяется от оливково-зеленой до желтой. После выброса из скафидиев продуктов размножения рецептакулы темнеют, усыхают и опадают. Период сброса рецептакулов для популяции, судя по нашим наблюдениям, может продолжаться 10-14 дней в зависимости от динамики температурных изменений. Однако в некоторые аномально теплые годы, каким, например, был 1999 год, сброс рецептакулов может происходить на одну-две недели раньше, чем обычно, и может длиться всего 2-3 дня. Интересно отметить, что одновременный сброс рецептакулов сопровождается отчетливо уловимым потрескиванием. Весь берег в эти дни бывает усыпан опавшими рецептакулами.

Завершают главу данные о распространении и ценотической роли *F. evanescens* на российском Дальнем Востоке и в прикамчатских водах. Эти данные позволяют говорить о том, что камчатская бурая водоросль *F. evanescens* как потенциально промысловый вид и индикатор состояния окружающей среды является одним из наиболее перспективных объектов научного исследования и методов оценки антропогенного загрязнения прибрежных вод, а также модельным объектом в экологических и экофизиологических исследованиях.

ГЛАВА 5. СЕЗОННЫЙ ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ У *FUCUS EVANESCENS* В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

В главе приведен краткий обзор результатов исследования динамики роста, развития и накопления массы *F. evanescens*. Изучение роста и увеличение массы фукусов мы наблюдали в период 1998-2000 годов. В течение всего периода развития представители каждой возрастной генерации (1-7 годов жизни) из разных районов произрастания имеют свои особенности.

Особенности распределения средних показателей длины растений у каждой возрастной группы в июне и июле 1998 года показаны на рисунке 2 А.

Сравнение средней длины фукуса из разных районов исследования показывает, что в июне в каждой возрастной группе наибольшая длина отмечена у растений из бухты Вилучинской.

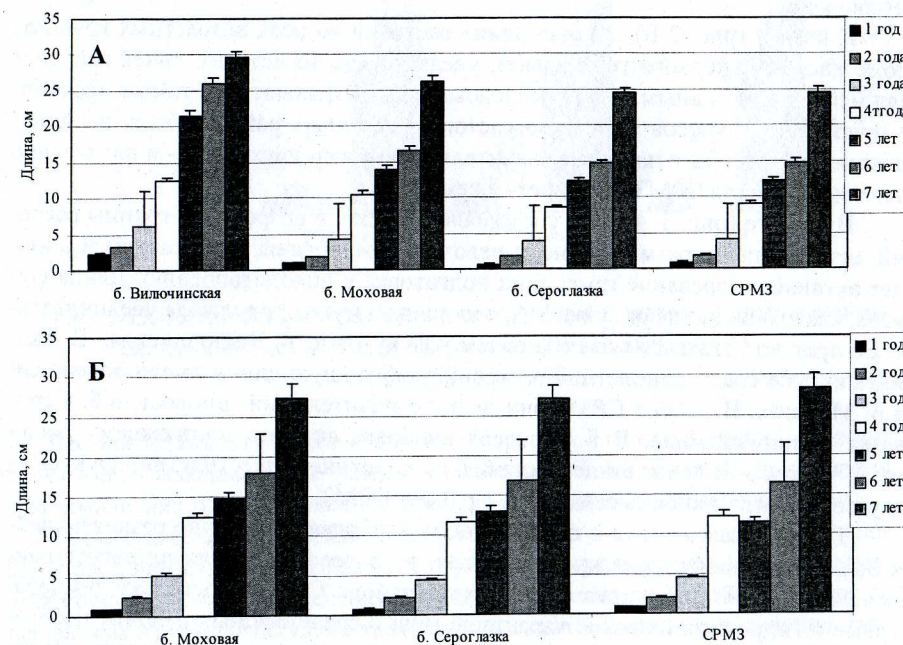


Рис. 2. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanescens* в июне (А) и июле (Б) 1998 г.

При сравнении этих показателей у растений из внутренних районов Авачинской губы можно видеть, что здесь у всех возрастных групп самая большая длина наблюдается у растений в б. Моховая, а самая минимальная – в б. Сероглазка.

Пределы изменчивости средних показателей длины фукуса можно проследить, сравнив ее максимальное и минимальное значение в каждой возрастной группе. Сравнение приведенных в главе 5 относительных значений между собой показывает, что наиболее заметное отставание в росте демонстрируют одно-, двух- и шестилетние растения, а средние размеры семилетних фукусов в разных местах обитания выравниваются, и разница между максимальным и минимальным для этого возраста значениями длины сокращается до 17,5%.

Анализ размерных характеристик в июне у микропопуляций из разных мест обитания показывает, что различия в условиях обитания существенно влияют на скорость активного линейного роста. Размерная структура микропопуляций в каждом из районов имеет свои особенности, выраженные в том, что на момент окончания активного роста разница между длиной каждой предыдущей и последующих генераций в каждом районе имеет свойственные только ему значения.

К июлю (рис. 2 Б) средняя длина растений во всех возрастных группах, кроме растений первого года жизни, увеличилась, то есть их линейный рост стал менее интенсивным. Наши исследования показывают, что темпы месячного прироста у фукусов разных возрастов в указанных районах были неодинаковыми. В б. Моховая наиболее значительно выросли двух-, трех- и пятилетние растения, в районе СРМЗ – четырех- и семилетние.

В августе (рис. 3 А), как упоминалось выше, у возрастной группы растений, вступающей в размножение, в целом сформированы рецептакулы и в них идет активное созревание гамет и их подготовка к оплодотворению. Длина фукусов, как это видно из рисунка 3 А, с июля по август продолжала увеличиваться. Ее прирост оказался максимальным у фукусов из б. Вилочинская. В Авачинской губе среди однолетних растений наибольшую длину имели водоросли из б. Моховая. В районе СРМЗ они дали незначительный прирост, в б. Сероглазка – минимальный. В б. Моховая наиболее активно по-прежнему росли трех-, четырех- и семилетние растения. Пятилетние и шестилетние фукусы в августе достигли наибольшей длины в районе СРМЗ.

Таким образом, если с июня по июль наиболее динамично развивающейся была микропопуляция из б. Моховая, то в период с июля по август наибольший прирост наблюдался у растений района СРМЗ. Поскольку температурные и гидродинамические характеристики в сравниваемых районах побережья достаточно близки, можно предполагать, что различия в стратегии линейного роста между представителями возрастных групп определяются адаптивными реакциями к уровню загрязнения прибрежных вод в районе их произрастания.

В сентябре (рис. 3 Б) размерная структура у изучаемых микропопуляций принципиально изменялась. В период с августа по сентябрь растения первого года жизни увеличивали свою длину только в б. Сероглазка. У остальных происходило даже некоторое уменьшение длины.

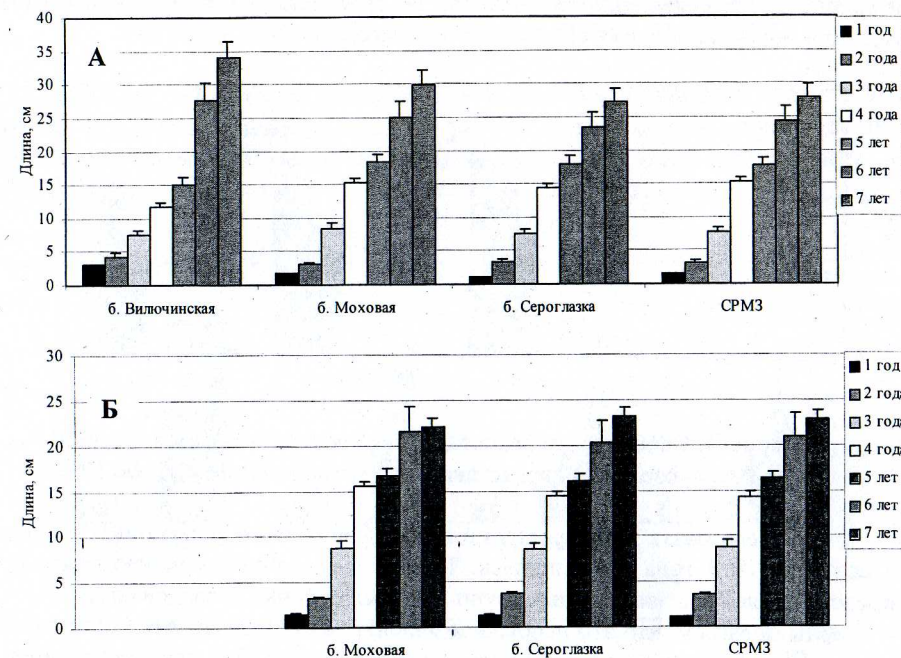


Рис. 3. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanescent* в августе (А) и сентябре (Б) 1998 г.

Все представители более старших возрастов (четырёх-, пяти- и шестилетние) имели максимальные средние размеры в б. Моховая. В то же время длина семилетних растений уменьшается во всех районах исследований.

Уменьшение длины связано с тем, что именно в период с августа по сентябрь у растений старших возрастных групп по завершении процесса спороношения происходит сброс рецептакулов. При этом в верхушечной части фукуса после высева из концептакулов гамет, как показывают наши исследования, резко снижается содержание влаги. Верхушки ветвей, несущие зрелые рецептакулы, высыхают и опадают от слоевищ. Именно это обстоятельство приводит к некоторому снижению средней длины фукусов. Поздней осенью ростовые процессы замедляются, и в зимний период растения находятся в покое.

Исследования, проведенные в 1999 году, позволили проследить особенности роста фукусов у тех же возрастных групп на следующем году вегетации. Сбор количественных проб фукуса был начат с мая (рис. 4). У появившихся проростков средняя длина по-прежнему была максимальной в б. Моховая и составила 0,8 см. В районе СРМЗ и б. Сероглазка – 0,5 и 0,3 см соответственно. Перезимовавшие первогодки, ставшие двухлетними растениями, в б. Моховой

и районе СРМЗ увеличили свою длину по сравнению с сентябрем прошлого года (временем последнего сбора проб в 1998 году).

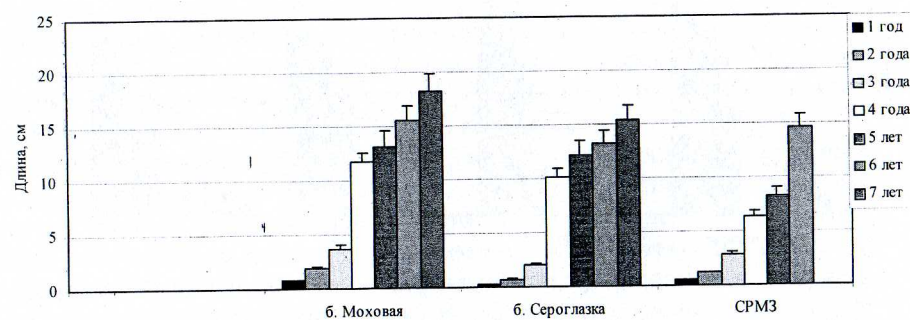


Рис. 4. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanescens* в мае 1999 г.

В б. Сероглазка длина растений в мае 1999 года по сравнению с таковой в сентябре 1998 года уменьшилась. Такая же особенность наблюдалась и у представителей всех возрастных групп в разных районах исследований.

Мы полагаем, что это необычное явление можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, воздействием ледового припая. Так как фукус живет в среднем горизонте литорали, то при формировании припая он вмораживается в лед. В период весеннего таяния льда циркулирующая вода расплавляет лед в верхней и нижней части снежно-ледового слоя. Циркуляция воды, ветры обрывают частицы льда, вместе с которыми отрываются верхушки самых высоких растений. А так как фукусы растут не беспорядочно, концентрируются возрастными группами по 1-2 генерации, то в результате разрушения льда под действием гидродинамических условий оборванными оказываются самые высокие растения каждой возрастной группы. Во-вторых, весной средний горизонт литорали большую часть суток находится под водой. Фукус становится одним из наиболее распространенных объектов питания беспозвоночных, наносящих урон его ростовым параметрам. В-третьих, у фукусов, как и у других бурых водорослей, временами наблюдается экскреция органических веществ в окружающую среду (Ерохин, 1981; Камнев, 1989; Ключкова, Трофимова, 2000), что влечет за собой некоторое уменьшение длины.

Результаты исследований динамики изменения длины растений, проведенных в 1999 и 2000 годах, были аналогичны приведенным выше.

ГЛАВА 6. ВОЗРАСТНОЕ И СЕЗОННОЕ НАКОПЛЕНИЕ МАССЫ *F. EVANESCENS* В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Во всех районах исследования в 1998-2000 годах наряду с показателями длины изучались изменения массы в разные годы и сезоны сбора растений. Динамика изменения массы в июне и июле 1998 года представлена на рис. 5 (А, Б).

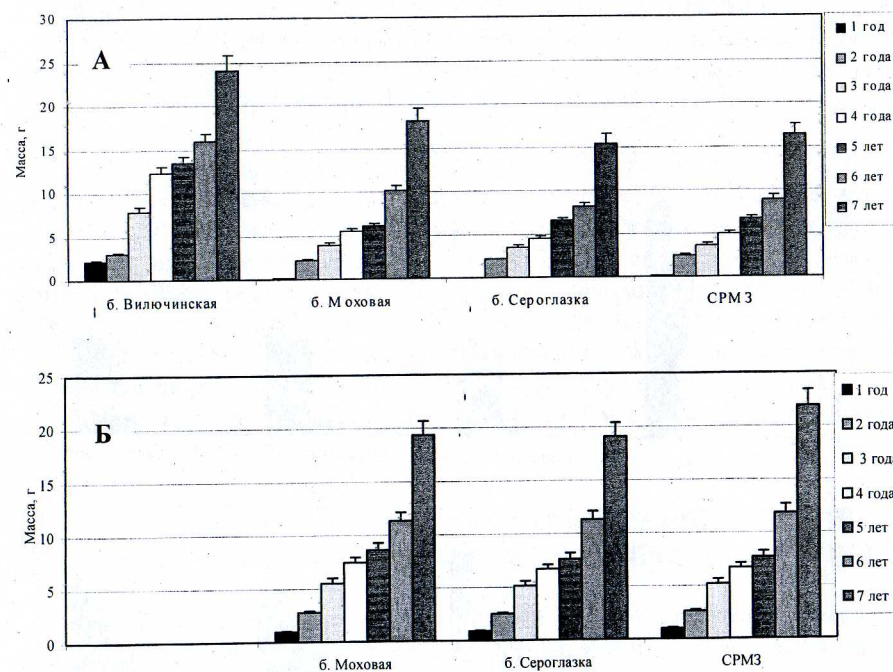


Рис. 5. Особенности распределения средних показателей массы разновозрастных представителей *Fucus evanescens* в июне (А) и июле (Б) 1998 г.

Из рисунка видно, что масса фукусов в исследуемых районах Авачинской губы различна. Кроме того, при сравнении их массы с массой растений в б. Вилочинской заметно, насколько накопление массы у растений из б. Вилочинской больше, чем у растений в Авачинской губе.

В августе (рис. 6 А), накопление массы растениями продолжалось. В этот период резкое увеличение массы наблюдалось у растений всех возрастных групп. Увеличение массы объясняется тем, что в августе у фукусов завершается созревание рецептакулов. Рецептакулы увеличиваются в объеме в 10-12 раз,

и общая масса растения увеличивается. Кроме того, растения увеличивают массу за счет верхушечного роста новых ветвей.

В сентябре (рис. 6 Б) у представителей некоторых возрастных генераций наблюдается снижение массы. Так, однолетние фукусы в б. Моховой снижают массу на 3,8%, в районе СРМЗ – на 41,8%, в б. Сероглазка – на 8%. Двухлетние растения в б. Моховой свою массу не изменяют, в районе СРМЗ они становятся тяжелее на 16,8%, в б. Сероглазка – на 7%. Трехлетние фукусы снижают свою массу во всех районах исследований. В б. Моховой они становятся легче на 10,3%, в районе СРМЗ – на 5,2%, в б. Сероглазка – на 3,6%. Масса четырехлетних фукусов уменьшается в б. Моховой на 62,9%, в районе СРМЗ – на 88,4%, в б. Сероглазка – на 66,2%. Пятилетние растения уменьшают массу в б. Моховой на 58,9%, в районе СРМЗ – на 47,3%, в б. Сероглазка – на 53,3%.

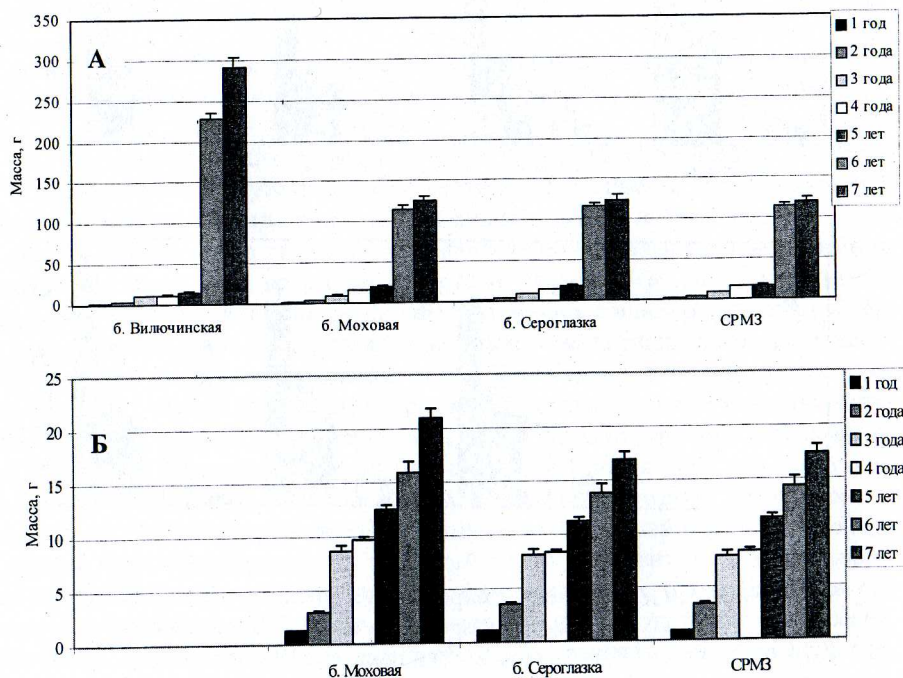


Рис. 6. Особенности распределения средних показателей массы разновозрастных представителей *Fucus evanescens* в августе (А) и сентябре (Б) 1999 г.

У растений старших возрастных генераций в сентябре также наблюдается снижение массы, причем происходит этот процесс более интенсивно. Так, масса шестилетних фукусов из б. Моховой снижается на 86,2%, в районе СРМЗ – на 87,5%, в б. Сероглазка – на 88,1%. Семилетние растения уменьшают свою массу в б. Моховой, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 83,2%, 85,6% и 86,4% соответственно.

ответственно. Это объясняется теми же причинами: сбросом рецептакулов и частичной экскрецией органических веществ в окружающую среду в указанный период.

Проведенные исследования позволяют судить о том, что в экологически чистых условиях накопление массы слоевищ приходится на период созревания рецептакулов. При этом масса зрелых растений по сравнению с начальной увеличивается наиболее заметно – до 80 раз, наиболее заметно прибавляется масса у пяти- и шестилетних растений. Период созревания рецептакулов в чистой среде продолжается вплоть до первой декады сентября. Здесь растения вступают в размножение на четвертом году жизни. Основной вклад в воспроизводство популяции вносят пяти- и шестилетние представители. Сброс пустых рецептакулов происходит в конце августа – начале сентября. И при этом теряется до 73% общей массы популяции.

В загрязненной среде (бухтах Моховой, Сероглазка и районе СРМЗ) период созревания рецептакулов заканчивается на 15-17 суток раньше, чем в естественных условиях. При этом масса растений увеличивается в 65-70 раз, наиболее значимое прибавление массы наблюдается у шести- и семилетних растений. Здесь растения становятся половозрелыми на третьем году жизни. Сброс пустых рецептакулов заканчивается в последнюю декаду августа. При этом теряется до 75% общей массы популяции. В целом изменение массы у фукусов хорошо сочетается с ходом ростовых процессов у растений.

Динамика изменения массы фукусов в 1999 и 2000 годах была аналогична приведенным выше результатам.

ГЛАВА 7. ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ *F. EVANESCENS* В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Анализ литературных данных показывает, что продолжительность жизни фукусов в пределах ареала значительно варьирует, что определяется сложным сочетанием климатических, гидрологических и гидрохимических факторов. Оптимальные условия их обитания, судя по всему, складываются в нормальных соленых и слабо опресненных водах северных умеренных широт. Несмотря на наличие в настоящее время достаточно обширной литературы по воздействию на виды и популяции фукусов отдельных экологических факторов, определенная точка зрения о влиянии комплекса условий среды на их возрастное развитие пока отсутствует.

Проведенные наблюдения показывают, что в верхних отделах литорали растения более регулярно сталкиваются со стрессовыми ситуациями. В суровые зимы их уничтожает мощный ледовый припай, летом – частые летние дожди или избыточная ультрафиолетовая радиация и сильное пересыхание. Поэтому наиболее полноценную возрастную структуру имеет фукусовое сообщество, развивающееся в нижних горизонтах осушной зоны. Именно на таких участках литорали отбирались все исследованные в ходе работы пробы фукуса.

Определять численность возрастных групп у некоторых видов фукусов достаточно сложно из-за наличия у растений общей подошвы, от которой может отходить несколько десятков вертикальных слоевищ. Иногда под пологом одних видов или на их подошве прорастают зиготы других видов фукуса. На Камчатке, как было указано выше, встречается только один вид фукуса – *F. evanescens*. Поэтому при проведении исследований подобная проблема не возникала, и подсчет численного состава разновозрастных групп не вызывал особых затруднений.

Первые пробы фукуса в б. Моховой были собраны в первой декаде мая, когда литоральная зона была уже полностью свободна от ледового припая. Результаты обработки этого материала приведены на рисунке 7 А.

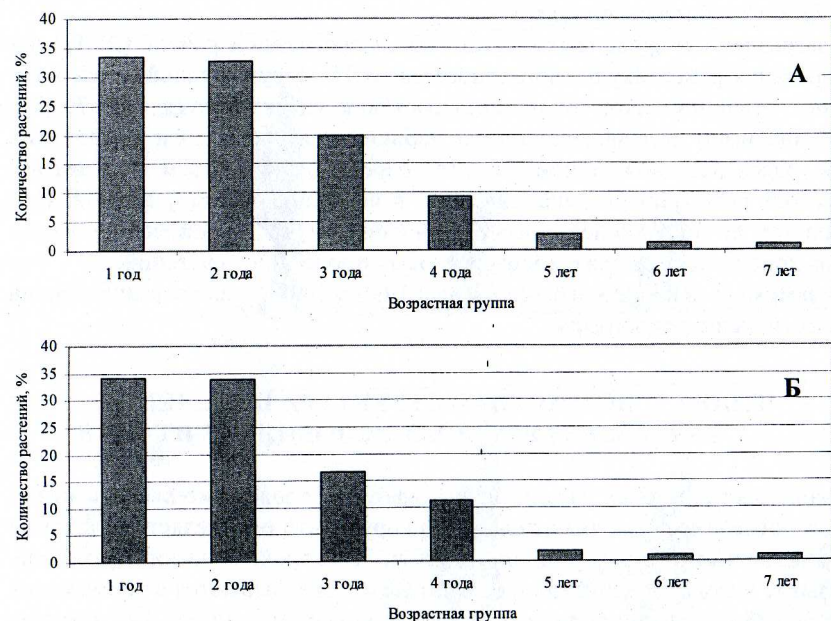


Рис. 7. Возрастная структура популяции фукуса в б. Моховой в мае (А) и июне (Б) 1999 г.

Из него видно, что в мае доля первогодних растений составила 33,4%. Столь же многочисленными были и двухлетние растения, доля которых в общем объеме пробы составила 32,6%. Присутствие же в популяции трехлетних представителей было почти вдвое меньшим. Их удельный вес составил 19,9%. Численность растений старших возрастов сократилась в 4-30 раз по отношению к численности сеголетков. Так, доля четырех-, пяти-, шести- и семилетних растений составила 9,2; 2,7; 1,2 и 1% соответственно.

В июне (рис. 7 Б) описанные ранее особенности возрастной структуры популяции в целом сохранились. По абсолютной и относительной численности по-прежнему доминировали одно- и двухлетние растения. Их суммарная доля в общем объеме выборки составила 67,7%. По отношению к предыдущему месяцу доля первогодних растений увеличилась на 1,8%, а двухлетних – на 3,4%.

Изменения долевого участия трехлетних фукусов с мая по июнь были направлены в сторону уменьшения и составили 16,1%, в то время как у четырехлетних растений они возросли на 24% по отношению к майской доле вида в общей изученной выборке. Долевое участие пятилетних фукусов, как это видно из рисунка, с мая по июнь сократилось на 26%. Шести- и семилетние представители изучаемого вида не изменили свою численность. Их доля в июньской выборке по-прежнему составила соответственно 1,2 и 1%.

В июле (рис. 8 А) наблюдался небольшой рост числа однолетних представителей.

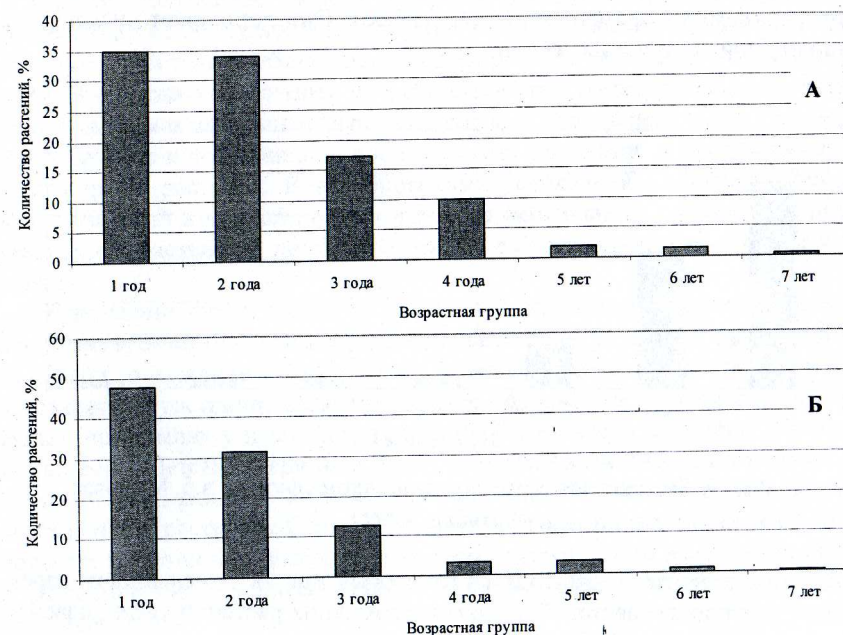


Рис. 8. Возрастная структура популяции фукуса в б. Моховой в июле (А) и августе (Б) 1999 г.

Их доля в выборке возросла на 3%, кроме того, наблюдалось заметное снижение численности семилетних представителей популяции (60%). Увеличение численности первогодок логичнее всего объяснить поздним развитием перезимовавших проростков, отставших в своем развитии от их основной массы,

начавшей свое развитие еще до формирования зимнего ледового припая. Снижение численности самых старых представителей вида произошло большей частью из-за их гибели, связанной с завершением жизненного цикла растений.

В августе (рис. 8 Б) наблюдалось резкое увеличение численности первогодних представителей изучаемого вида. Так, доля растений в общем объеме выборки увеличилась на 36,6%. Представители других возрастных групп были не столь многочисленны: доля двухлетних растений составила 31,3%, трехлетних – 12,6%, четырехлетних – 3,3%, пяти-, шести- и семилетних растений – 3,3; 1,1 и 0,5% соответственно.

В сентябре (рис. 9) вновь наблюдалось незначительное увеличение (на 0,5%) численности первогодних растений, а также увеличение численности шести- и семилетних растений. Последнее изменение объясняется, по-видимому, тем, что к осени образуются очередные дихотомические ветвления слоевища у растений всех возрастных групп, а растения максимальных возрастов, завершающие свой жизненный цикл в начале осени, новых дихотомий не образуют, но к этому времени еще не погибают. Они дополняют численность растений старших возрастных групп.

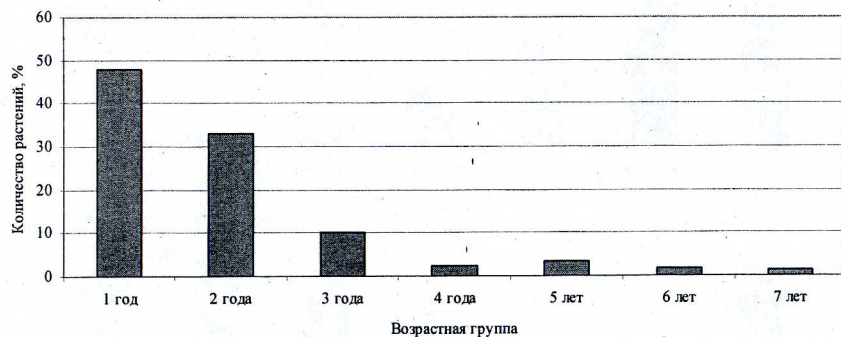


Рис. 9. Возрастная структура популяции фукуса в б. Моховая в сентябре 1999 г.

Поэтому в сентябре наблюдался некоторый прирост численности представителей старших возрастов. Так, доля шестилетних растений увеличилась на 54,5%, а семилетних – на 160%.

Сравнительный анализ результатов исследования популяций фукуса из разных районов обитания в конечном итоге позволяет судить об адаптационных стратегиях их развития в условиях неблагоприятной среды и сделать заключение о том, что в чистых условиях обитания критическим периодом выживания фукуса является пятый-шестой годы, в неблагоприятной среде, с хроническим загрязнением – третий-четвертый.

Сильное загрязнение может целиком разрушать нормальную возрастную структуру поселений фукуса, что в свою очередь может указывать на существ-

вание периодических всплесков повышения загрязнения, связанных с увеличением загрязнения по одному или нескольким ингредиентам.

ГЛАВА 8. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СУХОГО ВЕЩЕСТВА ПО ТАЛЛОМУ *FUCUS EVANESCENS* КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЕГО ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ

У берегов юго-восточной Камчатки *F. evanescens* живет до семи лет, и особенностью его развития является строго упорядоченный рост, в результате которого в течение одного вегетационного сезона у него образуется одно дихотомическое ветвление. Следовательно, все растение фукуса представлено разновозрастными фрагментами, и количество сухого вещества в разных частях слоевища *F. evanescens*, как показывают наши приведенные ниже исследования, изменяется в зависимости от сезонов года и условий произрастания.

Анализ полученных данных позволяет сделать следующие выводы: наибольшее содержание сухих веществ у растений в возрасте одного-пяти лет из чистых местообитаний наблюдается осенью, у шести- и семилетних растений – весной. Это связано с активным потреблением этих веществ в конце жизненного цикла и их максимальным использованием в ходе формирования репродуктивных органов и созревающих в них половых продуктов и завершением жизненного цикла растения. В антропогенных условиях наименьшая обводненность у растений в возрасте одного-пяти лет наблюдается осенью, а у шести- и семилетних растений – летом, что связано с более короткими сроками их вегетации.

Накопление сухих веществ в разных частях слоевища неравномерно, что свидетельствует об их разной функциональной роли. В чистом районе в весенний период содержание сухих веществ более высокое в нижних частях у пяти- и шестилетних растений, их максимальное содержание наблюдается в верхушечных дихотомиях у шестилетних растений и по всему слоевищу у семилетних растений. Летом содержание сухих веществ увеличивается в нижних частях трех-, четырех- и пятилетних растений и максимальным является у шестилетних растений. Осенью увеличение содержания сухих веществ наблюдается у растений в возрасте от одного до пяти лет во всех частях слоевища. Эти изменения хорошо сочетаются с ходом репродуктивных и ассимиляционных процессов.

В антропогенной среде содержание сухих веществ на 30% меньше, чем в чистой среде во все сезоны года, что говорит о резком ухудшении у растений физиологического состояния и изменении метаболизма в сторону снижения синтеза запасных веществ и их более активного потребления. В стрессовых условиях содержание сухих веществ достигает уровня, сопоставимого со средним у растений из чистой среды, только у шестилетних растений осенью.

Результаты исследований дают возможность разобраться в ходе сезонных изменений техникохимических характеристик качества фукусового сырья и помогают понять особенности биологии развития *F. evanescens* в каждом из перио-

дов его жизненного цикла. Они позволяют судить о функциональном значении разновозрастных особей в жизни популяции. Кроме того, данные по динамике изменения содержания сухого вещества позволят точнее определять сроки созревания растений и оптимальные сроки их промысла.

ВЫВОДЫ

1. Род *Fucus* имеет повсеместное распространение в умеренных водах Северного полушария. *F. evanescens* среди видов рода имеет самый широкий ареал. У юго-восточной Камчатки он демонстрирует высокую экологическую изменчивость, что позволяет изучать его развитие здесь в разных условиях природной и антропогенно измененной среды.

2. Развитие фукуса на первом году жизни завершается практически всегда с образованием дихотомического ветвления. В течение года у *F. evanescens* образуется одна дихотомия. Возраст фукуса соответствует числу дихотомических ветвлений слоевища. В зависимости от условий обитания продолжительность жизни вида у Камчатки изменяется от 5 до 12 лет, у юго-восточного побережья Камчатки она обычно не превышает 7 лет.

3. Период активного линейного роста у фукуса в ненарушенных условиях обитания охватывает период июнь-август и происходит равномерно. Максимальный прирост длины наблюдается у пятилетних растений. В антропогенных условиях активный рост приходится на период июль-август и происходит скачкообразно. Максимальный прирост длины здесь наблюдается у шестилетних растений, и его величина на 40% меньше, чем у растений из чистых местообитаний.

4. В летний период наибольшее воздействие на рост и развитие фукуса оказывает ритмика приливно-отливных колебаний, при которых представители вида способны сохранять жизнедеятельность в течение 20 часов непрерывного иссушения и 6 часов постоянного солнечного освещения. Смена фенологических фаз развития растений привязана к периодам длительного иссушения и условиям формирования и разрушения ледового припая.

5. Активное накопление массы слоевищ приходится на август-сентябрь и совпадает с периодом созревания рецептакулов. У зрелых растений в чистой среде она по сравнению с ранневесенним периодом увеличивается до 80 раз. Наиболее заметно прибавление массы у растений на пятом и шестом годах жизни. После сброса рецептакулов у фертильных растений наблюдается резкое снижение массы, и популяция теряет при этом до 73% от ее максимального значения. В загрязненной среде максимальное накопление массы происходит на 15-17 суток раньше, чем в чистой. При этом масса растений увеличивается в 65-70 раз, наибольшее ее прибавление наблюдается у шести- и семилетних растений. Потеря массы популяции после сброса рецептакулов составляет 75%.

6. В ненарушенной природной среде растения вступают в размножение в возрасте 4 лет, созревание рецептакулов продолжается до первой декады сентября. Период высева гамет очень кратковременный, и сброс рецептакулов за-

вершается в сентябре. Основной вклад в воспроизводство популяции вносят растения пятого и шестого годов жизни. В грязной среде растения становятся половозрелыми в возрасте 3 лет. Созревание рецептакулов и их сброс завершаются в последнюю декаду августа. Основной вклад в воспроизводство популяции вносят четырех- и пятилетние растения.

7. В ненарушенной природной среде в разновозрастных популяциях по численности доминируют растения первого и второго годов жизни, в антропогенной среде в период исследований численность растений младших возрастов была заметно меньшей и доминировали четырех-, пяти- и шестилетние растения. Это свидетельствует о том, что при подпороговом уровне загрязнения погибают представители самых младших возрастов. Межгодовые изменения размерно-возрастной структуры популяций определяются как успехом размножения в каждом из годов жизни, так и воздействием внешних факторов. Наиболее резкие изменения она претерпевает ранней весной в период разрушения ледового припая. Основные ее изменения направлены на элиминацию наиболее крупных растений в каждой возрастной группе в связи с выраженной у фукуса тенденцией группового произрастания одновозрастных растений.

8. Изучение сезонной динамики содержания сухих веществ в отдельных частях растений фукуса из разных условий обитания показывает, что в чистой среде наблюдаются существенные различия ее хода как по возрастам, так и по сезонам года. Сезонный ход изменения содержания сухих веществ по слоевищу у растений разного возраста находится в прямой зависимости от фенологической стадии развития, функциональной роли части слоевища, а также от вклада в воспроизводство популяции той или иной возрастной группы.

9. В загрязненной среде сезонные, возрастные и пространственные (по слоевищу) изменения содержания сухих веществ практически не выражены. Здесь во все сезоны года оно почти на 30% меньше, чем в чистой. Это говорит о резком ухудшении у растений физиологического состояния и изменении метаболизма в сторону снижения синтеза запасных веществ и их более активного потребления. В стрессовых условиях обитания содержание сухих веществ у фукуса заметно повышается только у шестилетних растений шестого года жизни осенью и при этом не достигает среднего уровня содержания сухих веществ у растений из чистой среды.

10. Основные изменения биологии развития фукуса в условиях антропогенного загрязнения сводятся к сокращению сроков вегетации растений, вступлению в размножение молодых представителей популяции, к изменению распределения репродуктивной нагрузки между представителями разных возрастных групп, а также к снижению продукционных показателей. Все эти изменения достаточно различны в местах с разным уровнем загрязнения, носят адаптивный характер и направлены на сохранение вида в условиях стрессовых нагрузок и могут использоваться для мониторинга состояния прибрежных вод.

11. Данные изучения биологии развития фукуса показывают, что в ходе его промысла целесообразно выборочное изъятие растений 5-6 годов жизни в период июля-августа, когда у фукуса наблюдается максимальное содержание

сухих веществ и максимальная биомасса. Период эксплуатации одной популяции не должен превышать 3-х лет и для обеспечения нормального воспроизводства фукуса объем изъятия не должен превышать 30% от общего количества растений, произрастающих в районе сбора.

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Чмыхалова В.Б. Развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* в прикамчатских водах // Тез. докл. науч.-технич. симпозиума «Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов». – С.-Пб., 2002. – Т.1. – С. 68–71.

2. Трофимова Т.Н., Чмыхалова В.Б. Развитие массовых видов бурых водорослей камчатского шельфа *Laminaria bongardiana* и *Fucus evanescens* в разных экологических условиях в летний период // Тез. докл. междунар. конф. «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем». – Мурманск, 2001. – С. 238–240.

3. Березовская В.А., Чмыхалова В.Б. Видовое разнообразие сообщества *Fucus evanescens*, его продукционные характеристики и размерно-возрастная структура поселений в Авачинской губе // Матер. 2-й науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». – Петропавловск-Камчатский, 2001. – С. 26–28.

4. Чмыхалова В.Б. Результаты изучения размерно-возрастной структуры популяции *Fucus evanescens* (Ag.) на острове Парамушир // Матер. 3-й науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 298–299.

5. Клочкова Н.Г., Чмыхалова В.Б. Продукционные характеристики *Fucus evanescens* и размерно-возрастная структура его поселений в Авачинской губе в летний период // Матер. науч.-технич. конф. «Ресурсы и средства рациональной эксплуатации прибрежных акваторий Камчатки». – Петропавловск-Камчатский, 2003. – С. 99–102.

6. Чмыхалова В.Б., Королева Т.Н. Некоторые особенности вегетации бурых водорослей *Laminaria bongardiana* и *Fucus evanescens* в разных районах Авачинского залива // Матер. науч.-технич. конф. «Ресурсы и средства рациональной эксплуатации прибрежных акваторий Камчатки». – Петропавловск-Камчатский, 2003. – С. 40–44.

7. Клочкова Н.Г., Чмыхалова В.Б., Королева Т.Н. Биология, экология и распространение рода *Fucus* и вида *Fucus evanescens* Ag. // Матер. I и II сессии Русского бот. общества. – Петропавловск-Камчатский, 2004. – С. 68–87.

8. Чмыхалова В.Б. Использование бурой водоросли *Fucus evanescens* для оценки экологического состояния прибрежных вод юго-восточной Камчатки // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Прил. № 4. – Новочеркасск, 2004. – С. 67–70.

9. Чмыхалова В.Б., Королева Т.Н. Динамика содержания сухого вещества у разновозрастных представителей камчатской бурой водоросли *Fucus evanes-*

cens в Авачинском заливе // Матер. 5-й науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». – Петропавловск-Камчатский, 2004. – С. 34–36.

10. Чмыхалова В.Б., Королева Т.Н. Влияние среды обитания на развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* Ag. // Матер. региональной науч.-практич. конференции. – Петропавловск-Камчатский, 2004. – С. 56–58.

11. Чмыхалова В.Б., Королева Т.Н. Особенности сезонного распределения сухих веществ в различных частях растений *Fucus evanescens* Ag. // Матер. науч.-практич. конференции проф.-препод. состава и аспирантов 20-27 апреля 2004 г. – Петропавловск-Камчатский, 2005. – С. 94–103.