

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Камчатский государственный технический университет»

На правах рукописи

Кашутин Александр Николаевич

**БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ И ЭКОЛОГИЯ БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ
FUCUS DISTICHUS В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КАМЧАТКИ**

03.02.08 – Экология (биология)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Клочкова Татьяна Андреевна,
доктор биологических наук

Петропавловск-Камчатский, 2021

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	10
Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА	25
Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	43
Глава 4. МОРФОЛОГИЯ, ВЕГЕТАТИВНАЯ И ГЕНЕРАТИВНАЯ АНАТОМИЯ И БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ ФУКУСА.....	58
4.1. Особенности морфолого-анатомической организации растений и их изменения в онтогенезе.....	58
4.2. Размножение фукуса.....	64
4.2.1. Формирование и этапы развития генеративных органов	64
4.2.2. Проращивание зигот.....	76
4.3. Морфологическое развитие и размножение фукуса.....	81
4.3.1. Изучение роста и спороношения меченых растений в природной среде.....	81
4.3.2. Изучение развития взрослых растений фукуса в искусственной среде.....	100
Глава 5. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ ФУКУСА.....	108
5.1. Влияние ледового покрова	109
5.2. Соленость как фактор развития фукуса.....	126
5.2.1. Развитие природных популяций фукуса в условиях изменяющейся солености.....	126
5.2.2. Влияние солености на развитие проростков	127
5.3. Влияние температуры на развитие фукуса.....	131
5.3.1. Рост и развитие взрослых растений в искусственной среде в условиях низких и отрицательных температур...	131
5.3.2. Раннее эмбриональное развитие в искусственной среде	

в условиях короткого дня и низких и отрицательных температур	138
5.3.3. Влияние глубокой заморозки эмбрионов фукуса на их жизнеспособность.....	140
Глава 6. ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФУКУСА И ВОЗМОЖНОСТИ ЕГО ИСКУССТВЕННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ	146
6.1. Современное использование фукуса в практической деятельности	146
6.1.1. Уникальные медико-биологические свойства фукуса.....	146
6.1.2. Использование фукуса в санитарной марикультуре.....	148
6.2. Обоснование к выбору мест искусственного выращивания фукуса в природной среде и на антропогенном субстрате.....	150
6.3. Результаты экспериментов по искусственному воспроизводству фукуса.....	156
6.3.1. Выращивание на искусственном субстрате	156
6.3.2. Выращивание на естественном валунном субстрате.....	164
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	174
ВЫВОДЫ	176
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	178

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. *Fucus distichus* широко распространен в литоральных альгоценозах холодоумеренных вод Северного полушария и обуславливает их высокую продуктивность и биоразнообразие. Сохранение его экологической роли в пределах современного ареала является гарантией стабильности литоральных сообществ. Поэтому так важно знать требования этого вида к условиям произрастания, особенности его воспроизводства, механизмы поддержания численности и расселения. Изучение биологии развития фукусов проводилось в стране и за рубежом (Чмыхалова, 2005; Селиванова, Жигадлова, 2009; Powell, 1957; Edelstein et al., 1976; Rice, Chapman, 1982; Sideman, Mathieson, 1983). Однако данные этих исследований все еще не полны и порой противоречивы. Так исследования одних ученых свидетельствуют о крайне низких темпах роста фукусов, в том числе вида, произрастающего у Камчатки (Кузнецов, 1960; Максимова, 1980; Чмыхалова, 2005). О.Н. Селиванова и Г.Г. Жигадлова (Селиванова, Жигадлова, 2009), напротив, считают, что обсуждаемому виду свойствен активный рост и высокая годовая продукция. Поэтому изучение биологии развития вида нельзя считать завершенным.

Благодаря ценному химическому составу и, особенно, высокому содержанию у *F. distichus* сульфатированного полисахарида фукоидана, обладающего антикоагулянтным, противовирусным, антиоксидантным, гиполипидемическим и противовоспалительным, противоопухолевым и другим действием (Кузнецова и др., 2012; Иванушко, Имбс, 2017; Крыжановский и др., 2017; Беседнова, 2015; Перервенко и др., 2019), он является широко востребованным растительным сырьем. Однако, для получения из него продуктов лечебного и диетического питания, а также для введения медицинских препаратов из фукуса в фармакопею необходимо использование сырья с постоянным химическим составом. Собрать таковое в природе, как известно, невозможно, поскольку большое влияние на

метаболизм фукуса оказывают условия произрастания, разные в разных географических районах. Добиться однообразия химического состава у этого вида можно только путем его искусственного выращивания в контролируемых условиях среды.

Представителей рода *Fucus* характеризует способность к сорбции и трансформации нефтяных углеводородов, загрязняющих воды Мирового океана, а также способность к накоплению в больших концентрациях тяжелых металлов (Христофорова, Малиновская, 1995; Пуговкин, 2016; Позолотина и др., 2020). С этой точки зрения изучаемый вид весьма перспективен как объект санитарной марикультуры. Однако, для разработки биотехники его выращивания необходимы глубокие знания о его развитии от стадии зиготы до взрослого фертильного растения, о способности к росту и развитию на искусственных и естественных субстратах, формированию продукции в искусственных поселениях. Для непрерывного получения урожая фукуса необходима разработка биотехники постоянного получения рассады, что невозможно без знания особенностей эмбрионального и раннего постэмбрионального развития вида, времени, в течение которого его представители достигают высоких размерно-массовых показателей и накапливают те или иные химические соединения. Все выше сказанное определяет актуальность работы и ее основное содержание.

Цель исследования. Выявить темпы роста и особенности развития *Fucus distichus* в камчатской части ареала от стадии зиготы до половозрелого растения, определить стратегию воспроизводства вида, механизмы поддержания численности его популяций и устойчивость к неблагоприятным экологическим факторам.

Задачи исследования:

1. На основании изучения возрастных изменений внутреннего строения слоевищ выделить этапы созревания репродуктивных структур и соответствующие им изменения морфологии растений, разработать метод визуального определения стадий зрелости рецептакулов.

2. Определить сроки развития камчатского фукуса от стадии зиготы до появления кладомного слоевища и неразветвленного макроскопического проростка.

3. Определить скорость морфогенетических преобразований, созревания и выброса половых продуктов у меченых разновозрастных растений фукуса. Выявить особенности сезонного развития фукуса в природной среде.

4. Определить влияние экологических факторов (светового довольствия, температуры и солености) на рост и развитие фукуса на разных стадиях его жизненного цикла. Выявить особенности его физиологического состояния и развития в зимнее время.

5. Определить участие льда в расселении фукуса, выявить последствия длительной глубокой заморозки на жизнеспособность его половых продуктов, зигот и эмбрионов. Разработать лабораторный способ непрерывного получения половых продуктов и зигот.

6. Провести эксперименты по искусственному выращиванию фукуса в Авачинской губе и на их основе дать заключение о возможности организации здесь его марикультуры, формировании искусственных поселений на естественных субстратах.

Научная новизна. Впервые на основании изучения развития меченых растений в природной среде и растений, развивавшихся в лабораторных экспериментах, были получены точные данные о сезонных различиях темпов линейного роста (ARG мкм/сут и ARG мм/мес) и размножении разновозрастных представителей популяции. Впервые экспериментально доказано, что в прикамчатских водах общий период развития фукуса от зиготы до половозрелого растения составляет около года, время развития от видимых глазом неразветвленных проростков до формирования у растений 8-9 дихотомических ветвлений в разных условиях произрастания составляет 5-7 месяцев. Установлено что, в природной среде при температуре воды 3-4°C первое деление зигот фукуса происходит через 20 часов после оседания,

а на восьмые сутки эмбриональные растения могут иметь до 9 клеток. Через тридцать дней их длина достигает 580-645 мкм. Впервые изучено влияние света, температуры и солености на раннее эмбриональное и постэмбриональное развитие вида, показано, что дрейфующий лед является важным фактором его расселения вдоль побережья. Экспериментально доказано, что понятие «зимний покой», т.е. уравнивание у водорослей процессов ассимиляции и диссимиляции, к *F. distichus* неприменимо, поскольку при отрицательной температуре воды он продолжает расти и формировать органы размножения. Впервые проведено изучение развития зигот фукуса в природе в загрязненной среде на искусственных и естественных субстратах.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследования расширяют представления о биологии развития холодноводных бурых водорослей, их стрессоустойчивости, приспособленности к выживанию при воздействии экстремально низких температур. Они позволяют понять, как при всех изменениях палеорельефа и палеоклимата бореально-арктические виды смогли сохранить свое присутствие в современной альгофлоре. Изучение особенностей раннего развития фукуса и эксперименты по его искусственному воспроизводству в природных условиях являются основой для последующей разработки биотехники его культивирования в природной и искусственной среде с контролируемыми параметрами. Разработанная нами методика лабораторного содержания фукуса позволяет использовать его для проведения научных экспериментов по цитологии, морской экологии и для проведения практических занятий студентов по ряду экологических дисциплин.

Положения, выносимые на защиту:

– Устойчивое развитие и постоянное пополнение камчатских популяций фукуса обеспечивают широкий диапазон температур его выживания и размножения, гибкие адаптации к изменениям светового

режима и солености, растянутые и несовпадающие у разновозрастных растений периоды созревания и выброса половых продуктов, охватывающие все месяцы года, кроме двух самых холодных – января и февраля.

– *Fucus distichus* характеризуют высокие темпы линейного роста и постоянная закладка рецептакулов после появления третьей дихотомии. Ему не свойствен зимний покой. Даже в самые холодные месяцы года у него продолжается деятельность верхушечной меристемы и дозревание генеративных тканей.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность представленных в работе результатов подтверждается использованием стандартных методов исследований и современного высокоточного научного оборудования, большим количеством измерений, выполненных для меченых растений фукуса, его эмбрионов и микроскопических проростков, статистической достоверностью результатов их обработки, наличием множественных (более 4000) серийных фотографий внешнего и внутреннего строения фукуса на разных стадиях развития. Данные, представленные в разных главах диссертации, оформленные в виде научных статей, прошли экспертную оценку специалистов. В разные годы автор докладывал их на всероссийских и международных научно-практических конференциях: «Человек и здоровье» (Санкт-Петербург, 2017), «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование» (Петропавловск-Камчатский, 2017, 2018, 2019, 2020), «Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире» (Москва-Звенигород, 2018), «Science and society» (Vancouver, Canada, 2018), «Perspectives of science and education» (New York, USA, 2019), «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана» (Владивосток, 2020). Они неоднократно обсуждались на заседаниях Камчатского отделения РБО (Петропавловск-Камчатский, 2017, 2018, 2019).

Личный вклад автора. Автор диссертации самостоятельно выбрал полигоны для сбора количественных и качественных данных и проведения

постоянных наблюдений за развитием фукуса, самостоятельно провел весь цикл лабораторных и полевых экспериментов, выполнил статистическую обработку полученных данных, самостоятельно подготовил и изучил гистологический материал, выполнил микрофотографирование срезов и тотальных препаратов проростков и эмбрионов фукуса, усовершенствовал методы получения жизнеспособных зигот и их лабораторного культивирования.

Публикации. Всего по теме диссертации опубликовано 18 работ, 5 из них – статьи в рецензируемых научных журналах, входящих в перечень ВАК (SPIN-код: 7760-5280, Author ID: 951031), 1 – в журнале из базы данных Scopus (Author ID: 55825413600), 12 – в материалах всероссийских и международных научных конференций.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 206 страницах, состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и списка литературы, включает 42 рисунка, 27 таблиц. Список литературы включает 282 источника, из них 102 иностранных.

Благодарности. Автор благодарит д.б.н. Т.А. Ключкову за общее научное руководство работой, к.б.н. А.В. Климову за ценные советы и консультации по использованию научного оборудования, помощь в проведении экспериментов, обработке и интерпретации результатов исследований. Большую помощь в подготовке рукописи диссертации и ее оформлении оказала д.б.н. Н.Г. Ключкова. Сотрудники УГМСМ любезно предоставили автору данные многолетних наблюдений по гидрологии Авачинской губы, ее антропогенному загрязнению. Помощь в работе с компьютерными программами оказала к.т.н. И.А. Кашутина. Всем упомянутым выше лицам выражаю свою искреннюю благодарность.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Латинское слово *fucus*, происходит от греческого *phukos*. Вплоть до 1753 г. его использовали в качестве тривиального названия морских водорослей. После введения бинарной номенклатуры К. Линней (Linnaeus, 1753) использовал его для описания рода *Fucus* – одного из четырех родов, к которым он отнес все известные к этому времени виды морских макроводорослей. В настоящее время его относят к порядку *Fucales*. Исследователи, занимавшиеся систематикой высших таксонов бурых водорослей и определением их филогенетических связей, едины в том, что фукусовые занимают особое положение среди известных порядков *Ochrophyta*, поскольку единственные имеют моногенетический цикл развития, в котором отсутствует чередование гаплоидной и диплоидной стадий, как это имеет место в дигенетических циклах других бурых водорослей.

Типовым видом рода *Fucus* является *F. vesiculosus* K. Linnaeus, 1753. В разные годы разными исследователями для него было описано 708 видов и 380 внутривидовых таксонов (Algaebase, 2019). В настоящее время принято считать, что этот род включает 9 видов: *Fucus ceranoides* Linnaeus, *Fucus chalonii* Feldmann, *Fucus cottonii* Wynne et Magne, *Fucus distichus* Linnaeus, *Fucus radicans* Begstrom et Kautsky, *Fucus serratus* Linnaeus, *Fucus spiralis* Linnaeus, *Fucus vesiculosus* Linnaeus, *Fucus virsoides* C. Agardh.

Ареал рода *Fucus* охватывает Атлантический и Тихоокеанский секторы Арктики. Так, судя по литературным данным, он распространен в атлантическом и тихоокеанском секторах Арктики (Taylor, 1956; Gulliksen et al., 1999; Fredriksen, Kile, 2012). У атлантического побережья представители рода встречаются у берегов Гренландии (Pedersen, 2011), Исландии (Coyer et al., 2006), северной Европы (Nielsen et al., 1995; Ludwig, Schnittler, 1996; Brattegard, Holte, 1997; Nielsen, Gunnarsson, 2001; Hardy, Guiry, 2003; Larsen, Sand-Jensen, 2005; Coyer et al., 2006; Fredriksen, Kile,

2012; Guiry, 2012; Kontula, Furhapter, 2012; Brodie et al., 2016) и северной Америки, от штата Квебек до штата Вирджиния, включительно (Taylor, 1956; Coleman, Brawley, 2005).

В Тихом океане распространен только один вид этого рода – *F. distichus*. Он представлен здесь особой формой вида – *f. evanescens*. У тихоокеанского побережья Северной Америки он встречается от штата Аляска до штата Орегон (Setchell, Gardner, 1925; Abbott, Hollenberg, 1976; Schneider et al., 1979; Mathieson, Nehre, 1986; Mathieson et al., 2001), у азиатского побережья – от Берингова пролива до п-ова Корея и о. Хоккайдо. За пределами российских вод он указывался в работах японских и корейских авторов (Okamura, 1936; Yoshida, 1998; Motomura, Nagasato, 2009; Yoshida et al., 2015). По данным М. Нагаи (Nagai, 1940) *F. distichus* встречается даже у берегов Китая, в частности у Шаньдуньского полуострова и о. Циндао.

Представители обсуждаемого рода растут, главным образом, в литоральной зоне шельфа в разных экологических условиях. Это, безусловно, отражается на их морфологическом облике и обуславливает высокое формообразование. Неудивительно, что альгологи прошлого, не имея представлений о биологии развития и морфогенезе фукуса, многие его морфоформы описали в качестве самостоятельных видов.

В ходе изучения сезонной, возрастной, экологической и других форм изменчивости было замечено, что в одних и тех же районах произрастания встречаются всевозможные переходы между крайними морфологическими формами фукуса. Это послужило основой для упразднения ряда его видов и форм (Borgesen, 1902; Jonsson, 1903; Powell, 1957).

Стоит отметить, что вплоть до середины прошлого столетия все вышеуказанные авторы относили описанный К. Линнеем вид *F. distichus* к *F. inflatus* Linnaeus, и только в середине прошлого века Н.Т. Повел (Powell, 1957) показал, что последний является синонимом *F. distichus*,

и, таким образом, он восстановил валидность типового вида рода *Fucus*. Одновременно в составе этого вида он выделил четыре подвида: *distichus*, *anceps* (Harv et Ward) Powell, *edentatus* (De la Pyl.) Powell и *evanescens* C. Ag. Powell. К последнему были отнесены представители вида, встречающиеся в Тихоокеанской части ареала.

Позже Ю.Е. Петров (1965) высказал мысль о том, что выделенные Н.Т. Повелом подвиды *F. distichus* не являются географически обособленными и, исходя из норм систематики, предложенных Э. Майром с соавторами (1956), не могут считаться подвидами. Он полагал, что в Атлантике и атлантическом секторе Арктики произрастает вид *F. distichus* L. emend. Powell, а в Тихом океане и прилежащих к нему арктических районах распространен самостоятельный вид *F. evanescens* C. Ag. (Петров, 1965).

Последний из указанных видов был описан К. Агардом (Agardh, 1820) в работе «Species Algarum» в начале позапрошлого века. В качестве его типовых образцов были выбраны растения, собранные у Камчатки естествоиспытателем А.П. Шамиссо, участником кругосветной экспедиции, совершенной в период 1815-1818 гг. на бриге «Рюрик» под командованием О.Е. Коцебу.

До выхода в свет работы Ю.Е. Петрова (1965) исследователи альгофлоры российских морей Дальнего Востока указывали в ее составе *F. filiformis* Gmel. (Е. Зинова, 1954в; А. Зинова, 1959; Возжинская, 1965), *F. inflatus* L. (Е. Зинова, 1930; Ушаков, 1953; Кусакин, 1956; А. Зинова, 1959; Михайлова, 1959), *F. edentatus* De La Pyl. (А. Зинова, 1959). В японской части ареала обсуждаемый вид чаще всего цитировался под названием *F. distichus* f. *evanascens* или *F. evanascens* (Okamura, 1916; Kawai, Kurogi, 1982; Yoshida et al., 1990). В российских водах Арктики разные авторы указывали *F. vesiculosus*, *F. serratus*, *F. distichus*, *F. spirralis*

(Мейер, 1938; Гемп, 1962; Возжинская и др., 1971; Шошина, 1979; Максимова, 1980; Бек, Потапова, 1986; Михайлова, 2000).

С появлением молекулярно-генетических методов исследований существенно изменились представления о таксономическом положении разных групп водорослей, их внутривидовой и внутривидовой систематике. В ходе развития генотипической систематики, использовавшей эти методы, были изучены также представители рода *Fucus*. Эти исследования показали, что виды *F. distichus* и *F. evanescens* конспецифичны (Coyer et al., 2002).

В силу широкого распространения в Северном полушарии представителей рода *Fucus* и легкости их сбора упоминаются о фукусе встречаются в огромном количестве научных работ, в том числе российских исследователей. Первая работа, посвященная альгофлоре северных морей, была написана С.Г. Гмелиным и датируется 1768 г. В ней было указано около 20 видов макро- и микроводорослей, в том числе фукус.

Активным изучением различных представителей отдела Phaeophyta занимались Й.Г. Кельрейтер. В 1767 г. он на основе собственных исследований описал найденный в Белом море фукус. И.И. Лепехин. в 1775 г. на основе повторного изучения обширного беломорского материала выделил здесь 4 вида фукуса.

В настоящее время считается, что у северного российского побережья *F. distichus* распространен от Белого до Чукотского морей, тогда как другие его представители – *F. vesiculosus*, *F. serratus* и *F. spiralis* – встречаются только в Белом и Баренцевом морях.

Наиболее полные сведения о сообществах фукусовых водорослей на литорали Баренцева моря приводятся в работах российских альгологов (Тиховская, 1948; Гринвальд, 1965; Перестенко, 1965; Петров, 1975; Толстикова, 1980; Шошина, Аверинцев, 1994; Блинова, 2007; Гончарова, Шошина, 2013). При этом среди представителей рода основное внимание указанные авторы уделили виду *F. vesiculosus*. В Восточно-Сибирском море

Ю.Е. Петров указывал уже только один вид – *F. distichus*, как *F. evanescens* (Петров, 1965, 1974). Он считал, что последний вид встречается и в Балтийском море. Здесь он соседствует с *F. vesiculosus* (Гоби, 1879; Арциховский, 1905; Киреева, 1960; Трей, 1976).

Первые сборы морских водорослей у юго-восточной Камчатки были произведены И. Ридером, участником экспедиции Врангеля (1820-1824). Они, как и последующие сборы Г. Мертенса, Ф.А. Кастальского и А.Ф. Постельса, участвовавших в экспедиции Литке (1826–1829), легли в основу монографии А. Постельса и Ф. Рупрехта (1840), посвященной описанию альгофлоры северных районов Тихого океана. В этой работе среди прочих водорослей они указали и фукус. Первая альгофлористическая сводка по водорослям Охотского моря была опубликована в 1850 г. (Ruprecht, 1850). В ней среди других видов также упоминается фукус.

В прошлом веке в разных морях российского Дальнего Востока велось достаточно активное изучение видового состава и распределения водорослей-макрофитов, и началось оно в начале века, в 1908 г. с изучения альгофлоры юго-восточной Камчатки П.В. Савичем и Н.Н. Ворониным, участниками комплексной Камчатской экспедиции Ф.И. Рябушинского, проходившей в 1908-1909 гг. В альгологических работах обоих авторов имеются упоминания о фукусе, при этом П.В. Савич, пройдя на шлюпе вдоль береговой черты Авачинской губы, дал первое, достаточно подробное описание ее макрофитобентоса. В своей работе он отметил пышное развитие фукуса практически вдоль всей литоральной зоны ее внутренней части (Савич, 1914).

Исследования, проведенные в прошлом веке, показали, что фукус широко распространен вдоль всего побережья российского Дальнего Востока: у Чукотки (Е. Зинова, 1952; Толстикова, 1973; Кусакин, Иванова, 1978), вдоль всей восточной и западной Камчатки (Е. Зинова, 1954а, 1954в; Спасский, 1961; Возжинская, 1965; Ошурков и др., 1989), Командорских

островов (Гурьянова, 1935; Кусакин, Иванова, 1978), у материкового побережья Охотского моря от Шантарских островов до северных районов залива Шелихова (Закс, 1929; Ушаков, 1953; Е. Зинова, 1954а; Блинова, 1968; Возжинская, Селицкая (Вишневская), 1970), вдоль островов Курильской гряды (Okamura, 1916; Nagai, 1940; А. Зинова, 1959), у побережья о. Сахалин (Гайл, 1949; Tokida, 1954; Возжинская, 1964; Клочкова, 1996), вдоль материкового побережья Японского моря, от залива Чихачева до залива Петра Великого включительно (Мокиевский, 1953; Е. Зинова, 1954а; Кашин, 1975; Перестенко, 1980; Кафанов, Жуков, 1993).

Кроме упомянутых выше работ сведения о распределении и количественном развитии фукуса в разных районах российского Дальнего Востока встречаются в большом количестве публикаций, вышедших в конце прошлого, начале нынешнего столетия (Петров, 1965, 1975; Виноградова и др., 1978; Гусарова и др., 1993; Клочкова, 1996; Клочкова, Березовская, 1997; Кусакин, Чавтур, 2000; Суховеева, Подкорытова, 2006; Дуленин, 2008; Евсеева, 2009; Селиванова, Жигадлова, 2009; Белый, 2011; Klochkova, 1998).

Несмотря на массовое развитие и практически повсеместную встречаемость фукуса в российских морях Дальнего Востока, его высокую промысловую ценность, биология его развития в приазиатской части ареала вплоть до исследований, проведенных у юго-восточной Камчатки В.Б. Чмыхаловой (2005), не являлась предметом специального изучения. Упомянутая выше автор изучила особенности сезонного линейного роста фукуса в разных условиях обитания, сезонные особенности накопления массы, возрастную структуру поселений этого вида в разных экологических условиях. Она в своей работе рассмотрела особенности распределения в его слоевище сухого вещества, полагая, что этот показатель отражает физиологическое состояние организма.

Отметим, что, как и другие исследователи *F. distichus* (Тиховская, 1955; Максимова, 1980), она считала, что этот вид – медленно растущий,

формирующий 1-2 дихотомии в течение одного вегетационного сезона. Ее неполные и ошибочные представления о морфогенетическом развитии вида привели ее к ряду выводов, опровергнутых в ходе наших исследований. Более подробно об этом будет сказано в основной части настоящей работы.

Существующие ныне представления об особенностях развития *F. distichus* и других представителей рода *Fucus* до проведенных нами исследований были основаны на данных изучения этого вида в атлантической части ареала (Тиховская, 1948; Кузнецов, 1960; Возжинская, 1986; Рыжик, 2005; Воскобойников, 2006; Малавенда, 2009). Там изучались разные аспекты биологии его развития: биологический отклик на воздействие экологических факторов, разные физиологические процессы, размножение. Последнему аспекту было уделено достаточное внимание, как в русскоязычной, так и зарубежной литературе (Torrey, Galun, 1970; Edelstein et al., 1976; Pearson, Brawley, 1996; Tatarenkov et al., 2007). В целом было показано, что представители рода фукус чрезвычайно эврибионтны и эвритермны. Наибольшую продукцию они дают в холодных и холодоумеренных водах.

Известно, что первостепенную роль в жизни морских литоральных макрофитов играет температура водной и воздушной среды. В работах разных авторов было показано ее регулирующее воздействие на реализацию жизненных циклов водорослей (Перестенко, 1998; Luning, 1984; Cambridge et al., 1990), смену фаз их фенологического развития (Kashutin et al., 2019). При этом было показано, что температура является важным фактором, регулирующим пространственно-временное распределение видов, особенно асезонных и эфемерных (Очеретяна, 2017). Она оказывает большое влияние и на размножение фукуса.

Сравнительное изучение биологических свойств макрофитов, произрастающих при низких температурах, показало, что их температурная адаптация осуществляется путем выработки ферментов, регулирующих

скорость биохимических реакций при определенной температуре (Хайлов, 1971; Хочачка, Сомеро, 1977; Гапочка, 1981). Прямая зависимость роста макрофитов Баренцева моря от температуры была обнаружена Г.М. Воскобойниковым с соавторами (2005). Они пришли к выводу, что для роста большинства из них оптимальным температурным диапазоном является 10-15°C, некоторых видов – 5-10°C, и только для единичных – 20-22°C.

Проведенные этими авторами исследования показали, что водоросли Баренцева моря способны в течение месяца существовать при температуре минус 1,5°C. При этом наибольшая устойчивость к низким температурам была обнаружена у *F. vesiculosus*. Необратимые повреждения слоевищ у него начинали проявляться только при температуре минус 20°C. На основании данных, полученных в условиях экспериментов, было установлено, что холодоустойчивость фукусовых водорослей проявляется в следующей последовательности: *F. vesiculosus* > *F. distichus* > *F. serratus*. Полученные Г.М. Воскобойниковым и его соавторами выводы хорошо объясняют особенности вертикального распределения фукусов на литорали Баренцева моря. Эти же авторы сделали вывод о генетическом закреплении признаков, определяющих термотолерантность разных представителей рода *Fucus*.

В работе Д. Парсона и С. Бровлея (Pearson, Brawley, 1996) показано, что низкая температура тормозит выработку у зигот и ювенильных проростков фукуса адгезивных веществ. В результате в холодную половину года их прикрепление происходит не столь активно, как в теплое. Однако, именно в этот холодный период года, когда у большинства водорослей-макрофитов заканчивается вегетация и они освобождают донный субстрат, неприкрепленные зиготы и проростки фукуса активно разносятся вдоль побережья течениями и волнами и колонизируют освобожденные от водорослей участки дна.

Об исключительной приспособленности фукуса к отрицательным температурам и способности к вмерзанию в ледовый припай сообщается в ряде работ российских и зарубежных авторов (Чмыхалова, Королева, 2004; Воскобойников, 2006; Кашутин и др., 2018; Кашутин и др., 2020; Bird, McLachlan, 1974; Pearson, Brawley, 1996). Так Г.М. Воскобойников (2006) в ходе своих экспериментов по замораживанию *Fucus vesiculosus* показал, что он не теряет своей жизнеспособности в течение 6 месяцев даже при замораживании его в жидком азоте до минус 70 и минус 186°С.

Существенное влияние на вертикальное распределение и размножение водорослей оказывает солнечная радиация. УФ-индекс, как известно, повышается в направлении от высоких широт к экватору. Воздействие ультрафиолетового излучения на фукоиды в приполярных водах изучал М.В. Макаров (1999). Он показал, что уровень природной радиации на побережье Баренцева моря, в частности электромагнитное излучение с длиной волны 320-360 нм, подавляет рост фукусов и многих других видов водорослей. Недавнее изучение воздействия ультрафиолетового излучения на развитие фукусов Баренцева моря, проведенное Г.М. Воскобойниковым с соавторами (2015), показало, что скорость их роста максимальна при отсутствии ультрафиолетового излучения. Она остается на том же уровне или немного снижается под воздействием ультрафиолета с длиной волны 320-400 нм, заметно уменьшается при длине волны 280-320 нм.

Основным местом обитания фукусов является осушенная зона шельфа. Однако в приполярных и полярных районах они способны опускаться в сублитораль. Так, Н.Е. Толстикова (1980) показала, что на севере Берингова моря, в Анадырском заливе, *F. distichus* уходит на глубины 3-5 м. Анализ научной литературы показывает, что вертикальное распределение фукусов зависит от ряда факторов. Так верхнюю границу его произрастания определяют в основном абиотические факторы, а нижнюю – биотические,

главным образом, межвидовая конкуренция (Kiirikki, 1996; Макаров и др., 2012). Данные изучения межвидовых взаимоотношений показывают, что она наблюдается чаще всего между несколькими, а не двумя видами и является не менее важным фактором в изменении структуры макрофитобентоса. Например, в работе Д. Любченко (Lubchenco, 1983) показано, что плотные заросли хондруса препятствуют развитию *F. vesiculosus* и *F. evanescens*. В то же время выживание проростков фукуса в плотных зарослях других быстрорастущих водорослей может быть выше, чем на голом субстрате (Coleman, 2003; Набивайло, Титлянов, 2006).

Наблюдения за развитием сообществ фукусов, позволили выявить такой не менее важный фактор, определяющий успех в колонизации ими субстрата, как выедание их проростков фитофагами. Так, брюхоногий моллюск *Littorina* из всех морских макрофитов предпочитает *Enteromorpha*, но лучше всего существует на смешанном рационе из *Chondrus* и *Fucus* (Cheney, 1982).

В ряде случаев фитофаги способствуют освоению фукусом свободного субстрата, поскольку его главный конкурент *Enteromorpha* активно поедается рыбами и морским ежами (Lubchenco, 1983). Проведенные в разные годы полевые исследования (Paine, 1966; Dudgeon et al., 1999) показали, что разные условия обитания, поедание животными одних растений и безразличие к другим являются факторами, снижающими или повышающими конкурентные преимущества разных видов. В.Б. Чмыхалова (2010) также отмечала, что у юго-восточной Камчатки фукус является излюбленной пищей моллюсков, морских ежей и других беспозвоночных. Проведенные нами круглогодичные наблюдения за развитием фукуса в Авачинской губе, свидетельствуют, что выеданию подвергаются как его проростки, так и взрослые растения, имеющие от 1 до 6-8 дихотомий.

Другим достаточно важным биотическим фактором, в целом негативно влияющим на развитие фукусовых сообществ, являются эпифиты.

Они снижают световое довольствие (Edelstein et al., 1976), потребление питательных веществ (Ryther et al., 1981). Некоторые из эпифитов выделяют аллелопатические вещества, ингибирующие рост своих хозяев (Friedlander et al., 1996). Их присутствие на растении увеличивает его массу, что в условиях высокой гидродинамической нагрузки способствует их отрыву от субстрата. В.Б. Чмыhalова (2010) показала, что в Авачинской губе основными эпифитами фукуса являются полисапробные виды ульвовых и эктокарповых водорослей.

А.Н. Камнев (1989), изучая взаимоотношения водорослей в альгоценозах, высказал мысль о том, что макроскопические водоросли, в том числе фукусовые, растут не во всех подходящих для их развития местах, а, прежде всего, там, где их прикреплению и развитию не препятствуют другие виды. Так большое значение для развития фукусовых сообществ имеет характер субстрата и рельеф береговой линии. Наши наблюдения показали, что наилучшим субстратом для прикрепления *F. distichus* служат камни и скальные породы. Песчаный и галечный грунты, особенно в прибойных участках побережья не непригодны для прикрепления фукуса. Крупногалечные и щебенчатые грунты в местах, защищенных от сильного воздействия волн, обильно зарастают фукусами и другими макрофитами. Это отмечали разные авторы (Sanderson, 1990; Дуленин, 2008).

Каждый вид водорослей приспособлен к определенному диапазону гидродинамической нагрузки, при которой он демонстрирует максимум физиологических возможностей. Движение воды доставляет растениям питательные вещества из омывающего их слоя воды. Оно разрушает и сносит слой воды, лишенный биогенов, а взамен приносит питательные вещества (Whitford, 1960). Важным шагом в объяснении механизма влияния движения воды на морские водоросли-макрофиты были работы, показавшие, что в большинстве случаев гидродинамический фактор можно рассматривать как основной, определяющий композицию и распределение видов

(Петров, 1977; Ковардаков, 1983; Воскобойников и др., 2007; Blanchette, 1997).

На развитие фукуса огромное значение оказывает периодическое обсыхание во время отлива. Исследования М. Шонбека и Т. Нортон (Schonbeck, Norton, 1978), М.Д. Дринг и Ф.А. Броун (Dring, Brown, 1982) показывают, что распространению фукусов к верхнему урезу воды препятствует сильное не совместимое с жизнью высыхание. В.П. Андреев с соавторами (2012) выявили у трех видов рода *Fucus* (*F. vesiculosus*, *F. serratus* и *F. distichus*) корреляцию между продолжительностью осушения и фотосинтетической активностью и показали, что именно эти особенности во многом определяют их вертикальное распределение по горизонтам литорали. Полученные ими данные свидетельствуют о различиях адаптивных возможностей этих видов. Так, у литоральных видов *F. vesiculosus* и *F. distichus*, благодаря хорошо выраженной влагоудерживающей способности, фотосинтетический аппарат даже при нахождении растений в воздушной среде в течение суток заметным образом не повреждается. Тогда как у *F. serratus* эта способность снижена. Именно поэтому он заселяет сублиторальную кайму и верхнюю сублитораль.

В Авачинской губе в период смены полусуточных приливов на суточные фукус может находиться в воздушной среде почти 10 ч, большая часть которых приходится на светлое время суток. За это время он высыхает до роговидного состояния (Чмыхалова, 2010). Однако это не приводит к его гибели. В последующем, во время прилива, у него вновь отмечается резкое возрастание физиологической активности.

На рост, развитие и физиологическое состояние водорослей большое воздействие оказывает соленость. В значительной степени она влияет на их формообразование (Калугина-Гутник, 1975; Максимова, Мюге, 2007; Кашутин, Климова, 2019). А.Н. Камнев (1989) обратил внимание на то, что общим явлением у растений, населяющих водоемы с прогрессивно

убывающей соленостью, является уменьшение размеров талломов, что, по его мнению, наилучшим образом прослеживается у *F. vesiculosus*.

Проведя эксперименты с видом, произрастающим в сублиторали (*F. serratus*) и на литорали (*F. vesiculosus*), Л.Д. Гапочка (1981) установила, что литоральные водоросли более адаптированы к изменению солености, чем сублиторальные. Эксперименты по содержанию *F. vesiculosus* в воде с низкой соленостью показали, что в течение 6 дней фотосинтез у него не отличался от такового у контрольных образцов, содержащихся при нормальной солености (35 ‰). У *F. serratus* уменьшение интенсивности фотосинтеза в опресненной воде наблюдалось через 3 дня.

В ходе экспериментальных исследований Г.М. Воскобойникова с коллегами (2005) было установлено, что *F. vesiculosus* способен выдерживать опреснение до 2,5 ‰. Эти же авторы показали, что равное соотношение полов у двудомных видов фукуса наблюдается в кутовых зонах при умеренном распреснении. Соленость ниже критических величин (0,1-10 ‰) уменьшает продолжительность жизни растений до 5-6 лет и приводит к значительному преобладанию женских особей.

Первое упоминание о наличии половых органов у *Fucus* встречается у Де-Ремю (De Reaumur, 1711), а прорастание его зигот впервые описал Д. Стакхаус (Stackhouse, 1801). Отметим, что при изучении размножения водорослей представители порядка *Fucales* всегда занимали особое место. Не угасает интерес к их изучению и в настоящее время. Он обусловлен разными причинами, в том числе тем, что, как было сказано выше, представители этой группы имеют необычный для других водорослей-макрофитов моногенетический жизненный цикл, в котором отсутствует самостоятельно живущее гаплоидное поколение (Петров, 1977).

Ю.Е. Петров считал, что фукусовым свойственна крайняя редукция гаплоидной стадии развития и что развитие гаметофитов начинается на материнском растении от крупных диплоидных клеток, возникающих как

ответвление апикальной клетки, обеспечивающей верхушечный рост ветвей. Последующее деление таких клеток приводит к появлению слоя клеток, выстилающих внутреннюю поверхность концептакулов, на которых в последующем формируются женские и мужские органы размножения (Smith, Walker, 1980). Зная это, Ю.Е. Петров считал эти клетки аналогами спор и называл их проспорами.

В настоящее время известно, что гаплоидными клетками у фукусовых водорослей являются только крупные неподвижные яйцеклетки и мелкие, активно передвигающиеся сперматозоиды. Оогамный половой процесс обеспечивает появление у них крупных зигот, удобных для наблюдений за эмбриональным развитием.

Изучению развития зигот и поляризации молодых проростков фукусовых водорослей посвящено достаточно много работ (Максимова, Сажин, 2010; Евсеева, 2015; Климова, Кашутин, 2016; Брокарева, Воскобойников, 2018; Nagasato et al., 1999). В них детально описаны процессы оплодотворения и внутриклеточных преобразований, обеспечивающих первое митотическое деление и последующую морфологическую и функциональную дифференциацию появившихся при этом клеток.

В ряде других работ отдельное внимание уделено изучению влияния на эмбриогенез условий среды: гидродинамического и температурного режимов, биогенного питания, а также влияния веществ, регулирующих физиологические процессы (Тараховская и др., 2008; Steen et al., 2004). В перечисленных выше публикациях объектами изучения были представители рода *Fucus*: *F. distichus*, *F. vesiculosus* и *F. serratus*.

Изучением особенностей сезонного развития *F. distichus* в Авачинской губе в разные годы занимались В.Б. Чмыхалова (2002), О.Н. Селиванова и Г.Г. Жигадлова (Selivanova, Zhigadlova, 2009). Данные авторы утверждали, что в зимнее время рост фукуса в осушной зоне,

находящейся под ледовым припаем, приостанавливается. При этом они ссылались на исследования, проводимые в Арктических морях, где из-за толстого ледового покрова водоросли в литоральной зоне обычно отсутствуют. Однако стоит отметить, что свои исследования указанные выше авторы проводили только с мая до середины октября. В период с ноября по май материал ими не собирался, что не позволило им получить полное представление о круглогодичном развитии *F. distichus*.

В целом анализ работ, содержащих данные о *F. distichus*, показывает, что сведения о биологии его развития и особенностях воспроизводства в приазиатской части ареала нуждаются в серьезном дополнении.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА

Горизонтальное и вертикальное распределение и развитие водорослей-макрофитов во многом зависит от условий их произрастания. Из многих факторов среды обитания наибольшее воздействие на них оказывают температурный, гидрохимический и гидродинамический режим прибрежных вод, общее количество фотосинтетически активной радиации (ФАР), соленость, длина дня, состав грунтов, льдообразование, приливо-отливные течения, мутность. На литоральные водоросли исключительное влияние оказывают гидродинамические факторы – прибойность и волнение (Петров, 1975; Кашутин и др., 2017; South, Wittick, 1987; Gerard, Du Bois, 1988).

Полуостров Камчатка расположен на северо-востоке Евразии. Для него, как и для других окраинных районов и островных дуг восточной Азии, характерна четкая линейная зональность главных тектонических и орографических элементов. В рельефе это проявляется в чередовании большей частью вытянутых вдоль полуострова хребтов и гор. Лишь на самом севере полуострова, на западе, и в центральной его части, имеются крупные низменности.

Берега Камчатки омывают воды Тихого океана, Охотского и Берингова морей. Тихоокеанское побережье юго-востока Камчатки, где велись наши исследования слабо, изрезано. Здесь есть только несколько крупных широко открытых волновому воздействию заливов – Камчатский, Кроноцкий и Авачинский.

Авачинская губа располагается в Авачинском заливе и занимает в нем центральное положение. Она сформировалась за счет опускания суши и сеймотектонических процессов, связанных с вулканизмом. По сравнению с другими бухтами восточного берега Камчатки она имеет наибольшие размеры, своеобразные форму и донный рельеф. Поскольку здесь было собрано подавляющее большинство обработанного нами

материала, в настоящем физико-географическом очерке дается ее подробное описание. Оно составлено на основе данных, взятых из работ П.В. Бажанова (1943), И.Ф. Баранова (1944), В.Д. Дмитриева, и Б.В. Ежова (1977), В.А. Березовской (1988, 1999), Р.А. Ляндзберга и В.А. Березовской (1985), В.В. Ошуркова (2000), А.Н. Кашутина с соавторами (2019).

Крайние границы местоположения губы определяются следующими координатами: $52^{\circ}53,0'$ и $53^{\circ}05,8'$ с.ш. и $168^{\circ}24,8'$ и $158^{\circ}43,0'$ в.д. Соединяясь с Тихим океаном узким проливом («горлом»), она представляет собой водоем площадью около 215 км^2 и имеет сжатую округлую форму с многочисленными внутренними мысами. Длина всей бухты по меридиану – 16 км, по параллели – 12 км, наибольшая по оси северо-восток-юго-запад – около 20 км. Преобладающие в губе глубины 15-25 м занимают 70% всей ее площади. Общая протяженность береговой линии составляет около 110 км. Длина «горла» составляет около 8 км, средняя ширина – 3,5 км. Глубины при входе в пролив из Авачинского залива достигают 20-27 м, далее они постепенно уменьшаются до 14 м. При выходе из горла в центральную часть губы глубины вновь увеличиваются и в средней части составляют 28 м. Изобаты 7-10 м подходят близко к берегу. Обширное мелководье развито лишь в северо-западной части губы – в районе устьев рек Авача и Паратунка. Приливы и отливы способствуют значительному изменению площади водного зеркала губы от 230 до 208 км^2 . Объем воды в губе в фазе полного прилива составляет около 4 км^3 .

Морские берега в Авачинской губе изрезаны многочисленными небольшими бухточками, сформированными, главным образом, волновыми процессами. Наиболее крупные они во внутренней части. Это бухты Крашенинникова, Сельдевая, Раковая, Бабыя, Петропавловский Ковш, Сероглазка и Моховая. Южный, юго-западный и восточный берега губы образованы склонами гор вулканического происхождения высотой 400-500 м. Северо-западный берег представляет собой низменную, болотистую равнину, образованную дельтами рек Авача и Паратунка.

Западное побережье горла губы тянется от мыса Безымянного до мыса Углого на 8 км. Почти на всем его протяжении берег скалистый и обрывистый, кроме тех мест, где он прорезан долинами небольших речек, впадающих в бухты Безымянную и Станицкого.

Климат Авачинской губы, по мнению В.И. Кондратюка (1974), имеет неповторимое своеобразие и относится к одному из шести выделенных им для Камчатки климатических районов. Зима здесь сравнительно мягкая. Средняя зимняя температура воздуха составляет $-5,3^{\circ}\text{C}$. Наиболее холодные месяцы – январь и февраль. Средняя температура воздуха этих месяцев составляет минус $8,8^{\circ}\text{C}$, а общая годовая амплитуда колебаний температур воздуха достигает $20-25^{\circ}\text{C}$. Среднемесячное количество атмосферных осадков в зимнее время достигает 200 мм, а в отдельные годы превышает 500 мм. В целом за зиму в виде дождя и мокрого снега выпадает более 650 мм осадков, что составляет почти половину их среднегодового количества, равного 1000-1500 мм (Виноградов, 1964).

Вследствие охлаждающего влияния Тихого океана весна в районе губы прохладная и затяжная. В этот период начинает развиваться бризовая циркуляция, что приводит к похолоданию. По этой причине средняя температура мая не превышает $1,5^{\circ}\text{C}$. Весеннему времени свойственны знакопеременные суточные колебания температуры. В отдельные дни они могут достигать $5-7^{\circ}\text{C}$ и более. На вторую половину весны приходится минимальное количество осадков (60-100 мм). Однако в мае возможно их выпадение до 20 мм и более.

Лето – период со средней температурой воздуха выше 10°C . В это время неглубокие циклоны смещаются преимущественно с запада на восток. Градиенты давления при этом минимальны. Основной отличительной чертой летнего сезона является низкий температурный фон. Средняя температура августа, самого теплого месяца, составляет около $12-13^{\circ}\text{C}$. Летняя сумма осадков в это время сравнительно не велика – менее 250 мм. Тем не менее, возможны значительные осадки, как это имело место летом 2018 г. когда среднесуточное количество осадков достигло 45 мм. Другой особенностью летнего периода являются частые густые туманы, особенно в утренние часы.

Они задерживают нагревание прибрежных вод солнечными лучами. Общее количество туманных дней в течение лета составляют в среднем около 15 дней, а максимальное может достигать 30 дней (Научно-прикладной справочник..., 2001).

Осень является наиболее благоприятным сезоном с относительно устойчивым температурным режимом. Несмотря на то, что в этот период выпадает большое количество осадков, обусловленных воздействием южных циклонов, до 20-25 сентября обычно наблюдается теплая малооблачная погода с понижением температуры воздуха ночью. Интенсивное понижение температуры воздуха происходит обычно в октябре. В районе Авачинской губы за два осенних месяца атмосферных осадков выпадает более 250 мм.

Большое воздействие на вегетацию литоральных водорослей оказывают солнечное сияние и радиационный режим (Макаров, 1999). Наблюдаемая продолжительность солнечного сияния в районе Авачинской губы минимальна в короткие, облачные зимние дни. Максимальное его значение приходится на конец весны – начало лета, когда существенно увеличивается продолжительность дня, а повторяемость облачности сравнительно невелика. Годовой ход относительной продолжительности солнечного сияния характеризуется двумя максимумами: октябрьским (54%) и мартовским (52%) и двумя минимумами – июльским (40%) и декабрьским (40%).

Одним из главных факторов, определяющих гидрологический режим Авачинской губы, является ветер. Как известно, межсезонные различия силы и частоты ветров отражаются не только на гидрологии водоема (скорости охлаждения и прогрева вод, их аэрации, перемешивании, изменении солености и др.), но и на развитии и распределении водорослей. Средняя скорость ветра в районе Авачинской губы составляет 5-8 м/с. Максимальные скорости ветра при циклонах превышают 40 м/с. В зимний период в губе преобладают северо-западные и северные ветры.

Их повторяемость составляет 60-70%, сила – 9-10 м/с. Весной, несмотря на общее ослабление скоростей ветра, возможно их усиление до штормового и крайне редко – до ураганного. В апреле наблюдаются в основном северо-западные и северные ветры.

Для мая свойственно увеличение их повторяемости. В летний период преобладают юго-восточные ветры (30-35%). Их средняя скорость в это время уменьшается и составляет около 4 м/с. Осенью в районе Авачинской губы она не превышает 5-8 м/с. Максимальные скорости ветра во время циклонов могут достигать 40 м/с (Кацыка, Скрипков, 1965).

В течение года в Авачинской губе преобладает ветровое волнение с высотой волн 0,25 м, его повторяемость летом достигает 79%, а зимой уменьшается до 58%. Значительное волнение с высотой волн 1,5 м бывает при западных, северо-западных и северных ветрах. Осенью повторяемость такого волнения составляет около 2%, в остальное время года менее 1%. Волны высотой 2,5 м и более наблюдаются редко и, главным образом, зимой (Люция Берингова моря ..., 2004).

Температура является одним из наиболее важных экологических факторов, поскольку существенно влияет на протекание фенологических циклов водорослей (Макаров, 1987; Bolton, Luning, 1982). С изменением температуры у них меняется скорость дыхания, фотосинтеза и других метаболических процессов.

Данные рисунка 2.1 показывают, что годичный цикл сезонных изменений температурных факторов в Авачинской губе определяется комплексом присущих ей особенностей. Ранневесеннее изменение температуры приходится на конец марта-апрель, когда получаемое из атмосферы тепло распределяется по всей водной толще губы достаточно равномерно. Весенние изменения, приходящиеся на май-июнь, характеризуются нарастанием температуры в поверхностном слое воды. Этому способствует постепенное ухудшение условий перемешивания,

связанное с прогрессирующим распреснением губы талыми водами и уменьшением деятельности ветра.

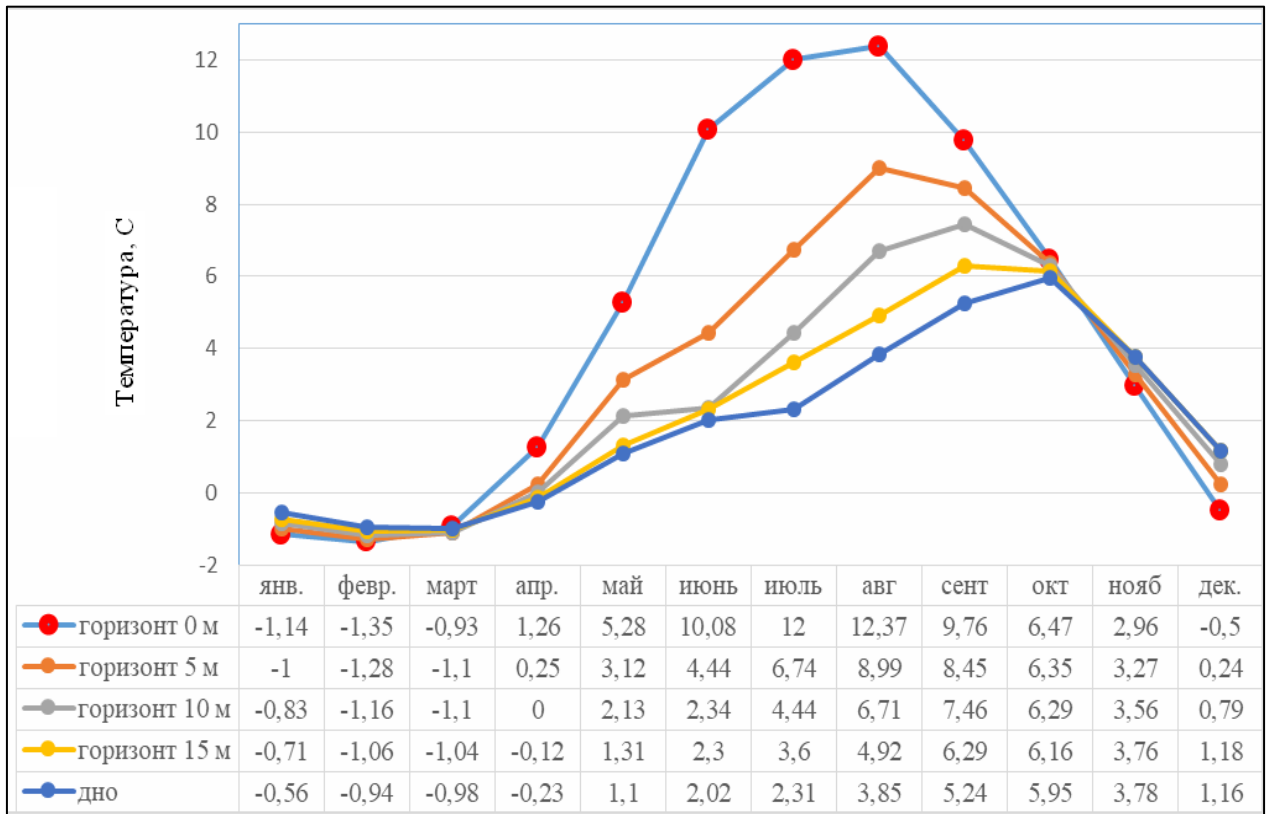


Рис. 2.1. Средняя месячная многолетняя температура Авачинской губы (по данным УКГМС)

Летние (июль-август) пространственные изменения температуры незначительны, от 11,5°C в горле губы до 13,5°C в ее центральной части. Зимняя (декабрь-март) минимальная температура воды приходится на февраль-март. Она составляет минус 1,14 – минус 1,35°C и носит длительный характер. За этот период водоем теряет еще 10-15% оставшегося после осеннего выхолаживания тепла. Это процесс, прекращается при заметном увеличении длины дня, когда поверхность губы начинает интенсивно поглощать солнечное тепло.

Климатические особенности Авачинской губы определяют существование здесь достаточно суровой ледовой обстановки, оказывающей отрицательное влияние на развитие водорослей-макрофитов, особенно живущих в средних горизонтах литорали (Кузнецов, 1948; Савоськин, 1967; Камнев, 1989). Водные растения, произрастающие на глубинах 0-0,5 м, испытывают не только истирающее воздействие льда, но и вмержание

в его толщу. Для водорослей, обитающих в нижних горизонтах литорали, ледовый покров заметно меняет световое довольствие, гидрологические и гидрохимические условия (Звалинский и др., 1978; Возжинская, Камнев, 1994; Кашутин и др., 2018; Dring, Brown, 1982; Gendron, 1985).

Автором выполнен многолетний анализ данных по льдообразованию, собранных для Авачинской губы с 1929 г. по 2018 г. Он показывает, что в этом районе выделяется несколько участков побережья, различающихся сроками появления и исчезновения льда, мощностью ледового покрова и его качественными характеристиками (табл. 2.1).

Первый лед в губе появляется в начале ноября в мелководных районах и предустьевой части р. Авача. В дальнейшем он распространяется на мелководные участки прибрежной зоны. В период с декабря по январь лед появляется в открытой части губы и в неизменном виде сохраняется здесь не более 2-3 дней. По сравнению с открытыми участками побережья губы, устойчивое льдообразование происходит в бухтах Крашенинникова, Раковая, Бабья, Петропавловский Ковш и Богатыревка.

Таблица 2.1

Сроки появления и исчезновения льда по районам Авачинской губы (по данным УКГМС)

Район	Первое появление льда в губе			Полное очищение губы от льда		
	Раннее	Позднее	В среднем	Раннее	Позднее	В среднем
Центральная часть губы	27,10	14,12	21,11	21,03	24,05	20,04
Бух. Крашенинникова	24,10	01,12	09,11	13,05	27,05	22,05
Бух. Завойко	23,10	06,12	11,11	13,04	10,06	14,05
Бух. Петропавловский Ковш	16,10	15,11	06,11	19,03	21,05	30,04
Бух. Сероглазка – р-н СРМЗ	27,10	03,11	30,10	21,03	02,04	27,03
Горло губы	21,11	31,12	06,12	05,03	16,05	07,04

Для Авачинской губы характерны неправильные полусуточные приливы с сильно выраженным суточным неравенством полных вод,

имеющих небольшие колебания по высоте (Богданов, 1962). Зимой и летом наблюдается большое суточное неравенство высот соседних полных вод, причем амплитуда прилива при этом мала, не превышает 80-85 см (Березовская, 1999). Максимальная высота приливов приходится на апрель-июнь. Средняя продолжительность стояния полных вод составляет около 14 часов. Наибольшая амплитуда прилива достигает 160-180 см.

Разница между сизигийными и квадратурными высотами в весенне-летнее время резко выражена. Максимальные отливы в этот период приходятся на утренние и дневные часы. Большую часть сизигийного периода они не доходят до нуля глубины только на 20-30 см. Во время кратких периодов смены полусуточных приливов на суточные продолжительность осушения литорали достигает 10 часов. С августа по октябрь периоды больших сизигийных отливов смещаются на послеобеденное и вечернее время, а осенью – на ночные часы. Приведенные выше данные показывают, что в верхнем и нижнем горизонтах литорали в теплое время года *F. distichus* испытывает сильное иссушение и значительную инсоляцию, в холодное – сильное промораживание.

Дно Авачинской губы представлено подводными абразиционно-аккумулятивными террасами нескольких уровней с тыловыми швами до глубины 25 м, с вложенными в них частично замытыми речными долинами (Мартыненко, 1991; Дитмар, 2009). Подводные террасы и их склоны со стороны городской черты представлены первой от уреза воды полого-наклонной поверхностью с бровкой на глубине 5 м. Она обрывается подводным склоном на глубинах от 7 до 12 м. У городского берега в ряде мест илы доходят до глубин 14-21 м. Г.Н. Чуйн с соавторами (2001) связывает это с антропогенным влиянием.

Весьма интересной особенностью донного рельефа губы является узкая впадина (ширина порядка 50-60 м, глубина до 23 м), находящаяся в непосредственной близости от мыса Сигнальный. Ее крутые борта (угол падения склона порядка 40°) и особенно отсутствие рыхлых осадков на

склонах и дне впадины позволяют предположить, что она связана с ядром антиклинали (Селиверстов, 1977).

На гидрологические и гидрохимические характеристики Авачинской губы существенное влияние оказывает речной сток. Он во многом определяет солевой баланс, формирует термоклинную структуру, конвенционную циркуляцию водных масс и другие характеристики. В северо-западную часть Авачинской губы впадают две большие реки – Авача и Паратунка. Они дают около 86% общего стока (Ресурсы..., 1973). Река Авача, является основной питающей губу рекой. Во время весенне-летнего половодья, когда проходит 50-70% всего ее стока, она имеет преимущественно снеговое питание (Пармузин, 1967), в то время как основной зимний сток обеспечивают грунтовые воды. Их вклад в общий сток этой реки достигает 25% (Крохин, 1965). Гидрологические характеристики, второй по величине реки Паратунка, впадающей в губу, практически не отличаются от таковых р. Авача (Березовская, 1999).

Многие исследователи считают, что движение воды является основным фактором, определяющим рост и распределение водорослей. (Ковардаков, 1983; Conover, 1964). Это связано с тем, что в местах с высокой подвижностью воды они лучше обеспечиваются питательными веществами.

Основными слагающими суммарного течения в губе являются приливы и отливы. При рассмотрении схем сезонных течений, представленных в работах разных авторов (Бажанов, 1943; Березовская, 1999; Потапов, 2014), можно отметить их сложный вихревой характер. Главной причиной существования постоянных течений в губе является избыток вливаемой в нее реками и ручьями пресной воды. Отливные течения губы движутся с северо-запада на юго-восток, от дельты рек Авача и Паратунка к горлу. В горле скорость тока воды увеличивается. Здесь, особенно во время отлива, течение захватывает всю толщу воды. Менее интенсивно оно в придонном слое чем поверхностном. Смена приливного течения на отливное не влечет за

собой сильного смешения прибрежных вод в районе от бух. Моховая до мыса Сигнальный.

Прозрачность Авачинской губы имеет явно выраженный годовой ход, достигая в среднем 4-5 м в зимний период (декабрь-март) и 2,5-3 м в весенний и летний (май-сентябрь). Высокая прозрачность воды в губе наблюдается с декабря по март. Она обуславливается в основном слабым развитием планктона и меньшим, чем в теплую половину года, выносом взвешенного материала. Весеннее уменьшение прозрачности начинается с апреля и обусловлено паводком рек Авача и Паратунка и бурным развитием фитопланктона. Следует отметить, что минимум прозрачности наступает одновременно с минимумом солености и на месяц позже максимума расхода рек.

Между состоянием водорослей и средой обитания существует тесная взаимосвязь (Витюк, 1983; Gagne et al.; 1982; Yarish et al., 1990). Глубокое знание гидрохимического режима и его сезонных изменений, во многом способствует пониманию биологии развития водорослей (Коренников, 1982; Клочкова, 1998; Клочкова, Березовская, 2001). Ниже дано описание гидрохимического режима губы. Оно основано на данных В.А. Березовской (1999), Н.Г. Клочковой, В.А. Березовской (2001), В.В. Потапова, С.В. Мурадова (2014), а также годовых отчетов Камчатского УКГС, за 2009-2017 гг.

Авачинская губа, как было указано выше, характеризуется сложным комплексом поверхностных течений, которые в значительной степени влияют на ее гидрохимию. Из множества гидрохимических характеристик нами рассмотрены только наиболее важные – соленость, содержание растворенного в воде кислорода, нитратного азота и минерального фосфора.

Соленость является одной из основных гидрохимических характеристик, влияющих на жизнедеятельность морских водорослей (Калугина-Гутник, 1975; Камнев, 1989; Dring, Brown, 1982). В Авачинской губе она имеет заметные сезонные изменения. В апреле ее

показатели в поверхностном слое воды превышают 30 ‰, а на глубинах 4 и 14 м – 31 ‰ и 32 ‰, соответственно. В июне, июле наиболее распреснены воды северо-западной части губы, куда впадают реки Авача и Паратунка. Во время весеннего паводка распреснение поверхностных вод губы достигает минимума – 15,64 ‰. Пресная речная вода протекает в основном вдоль западного побережья губы, поэтому соленость вод здесь значительно ниже, чем восточного берега. У юго-восточного побережья распреснение происходит в основном за счет берегового стока во время таяния снегов, обильных осадков и стока ручьев. С сентября по декабрь соленость поверхностных слоев повышается до 25 ‰. В январе-марте она во всей толще вод Авачинской губы наибольшая. Своего максимума, 31,46 ‰, она достигает в январе.

Кислород является весьма подвижным и химически активным компонентом. Его присутствие в морской воде является необходимым для существования большинства организмов. Кислородный режим Авачинской губы достаточно изменчив во времени и пространстве. В поверхностном слое воды содержание растворенного кислорода меняется от 3,85 до 13,07 мл/л, в придонных слоях – от 1,27 до 11,62 мл/л. Весной его содержание резко возрастает и достигает 120-130% насыщения в поверхностном слое, в летний период уменьшается до 115-120% насыщения. Наибольший дефицит кислорода в придонных слоях, наблюдается в центре губы, и у западного берега (43-57% насыщения).

Осенью концентрация кислорода в поверхностном слое вновь возрастает. В придонных слоях его дефицит сохраняется. В зимний период степень насыщения кислородом стабильна. У поверхности она составляет 93-95% насыщения, а в придонных слоях – 85-87%.

Нитратный азот в Авачинской губе подвержен сезонным колебаниям. Его концентрация изменяется от 8,50 мкг-атом/л до аналитического нуля. Ранней весной в ее прибрежных районах, минимальные концентрации нитратного азота наблюдаются в поверхностном слое и составляют

1,7 мкг-атом/л. Максимальные концентрации этого показателя в поверхностном слое воды, как правило, регистрируются ранней весной и поздней осенью.

Фосфор в морской воде встречается в органической и минеральной формах. Он является одним из основных биогенных элементов, лимитирующих развитие биоты. В вертикальном распределении, в зависимости от времени года и района, фосфор довольно точно повторяет картину концентрации нитратного азота в Авачинской губе. В поверхностном слое его содержание колеблется от 0,1 до 4,6 мкг-атом/л, на глубине – от 0,2 до 5,2 мкг-атом/л. В наиболее загрязненных районах его концентрация достигает 11,2 мкг-атом/л (Клочкова, Березовская, 2001). Для фосфора, как и для азота, главную роль в распределении по акватории губы играет речной сток (Березовская, 1988, 1999).

С уменьшением летнего речного стока, концентрация фосфора падает. Осенью наблюдается ее увеличение по всей акватории губы, особенно в приустьевых участках. По данным В.А. Березовской (1999), концентрация минерального фосфора заметно увеличивается в ноябре особенно на приустьевых участках: до 3,91 мкг-атом/л у р. Авача и 3,29 мкг-атом/л у м. Казак. В центре губы она составляет 2,81 мкг-атом/л, в воротах губы – 2,13 мкг-атом/л. В Авачинском заливе она в это время достигает 1,81 мкг-атом/л. Проведенные В.В. Березовской (1999) исследования показали, что неравномерность распределения минерального фосфора по акватории губы проявляется круглогодично и не ограничивается только половодьем.

Нефть и нефтепродукты являются главными загрязнителями акватории Авачинской губы. Основные источники загрязнения – порты, судоремонтные предприятия, суда, нефтебазы, сточные воды и др. (Березовская, Клочкова, 1998; Копылова, Павлова, 1998). Среднегодовое содержание растворенных нефтяных углеводородов в 2017 г. в водах Авачинской губы достигло 2,8 ПДК. Загрязнение морских вод нефтепродуктами отмечалось с мая по

сентябрь, но наибольшим оно было в мае (7,6 ПДК в среднем по толще), особенно в бухтах Моховая и Крашенинникова, в центральной части Авачинской губы и на выходе из нее. Годовой максимум, 14,8 ПДК был зафиксирован в акватории Петропавловского судоремонтного завода на поверхности. Концентрации нефтепродуктов, превышающие норму, отмечались в 78% всех отобранных проб, что в два раза выше показателей 2016 г.

Сброс сточных вод в Авачинскую губу является основным фактором загрязнения морской акватории. Их поступление в Авачинскую губу только через 49 выпусков достигает почти 15 млн. м³ в год. Сброс сточных вод еще с 20 бесхозных выпусков (Kashutin et al., 2019) при этом не известен. Общее количество загрязняющих веществ в сточных водах за 2016 г. относительно 2013 г. уменьшилось с 60904,37 тонн до 52749,04 тонн, или на 13,4%. Уменьшение, более чем на 10%, отмечается практически по всем основным сбрасываемым загрязняющим веществам.

К факторам загрязнения морских вод можно отнести большое количество затопленных судов. По данным отдела по надзору на море по Камчатскому краю и Чукотскому автономному округу Тихоокеанского морского управления Росприроднадзора по состоянию на 01.01.2016 г. в Авачинской губе находится более 60 затопленных кораблей, судов и их фрагментов. Наибольшее их количество находится в бухтах Южная, Крашенинникова, Сельдевая и в акватории внутренней части губы в районе мыса Санникова (Доклад об экологической ситуации ..., 2015). Учитывая тот факт, что полное обследование Авачинской губы в этом отношении не осуществлялось, можно предположить, что в затопленном состоянии находятся и другие неучтенные объекты.

Результат расчета индекса загрязненности вод (ИЗВ), полученный на основе осредненных концентраций приоритетных для морских вод загрязняющих веществ (фенолы, детергенты, нефтепродукты) и растворенного в воде кислорода, показал, что в 2016 г. вследствие роста

содержания в ней загрязняющих веществ, особенно нефтепродуктов (от 1,4 до 2,8 ПДК), ИЗВ увеличился на 50% и воде был присвоен V-й класс качества – грязные (Доклад об экологической ситуации ..., 2018).

Ниже приведена характеристика мест отбора проб фукуса, расположенных у восточного побережья Авачинской губы. На них с апреля 2016 г. по ноябрь 2019 г. была собрана основная часть, количественных и качественных проб, и проведены наблюдения за развитием меченых растений.

В ходе наших исследований в Авачинской губе были выделены 7 мест массового произрастания *F. distichus*. Эти участки различаются очертаниями береговой линии, грунтами, гидрологическими и гидрохимическими характеристиками. Их расположение показано на рисунке 2.2. Ниже приведено их описание.



Рис. 2.2. Карта-схема расположения у восточного побережья Авачинской губы мест проведения исследований. 1 – бух. Сероглазка, 2 – судоремонтный завод, 3 – бух. Петропавловский Кови, 4 – мыс Санникова, 5 – бух. Завойко, 6 – мыс Восточный, 7 – мыс Маячный

Район 1 расположен в бухте Сероглазка. Здесь распространены смешанные грунты: одиночно разбросанные валуны, обломочный камень, щебень и песок. Около 80% площади литорали заняты подвижными песчаными, галечно-песчаными грунтами и отдельными валунами. В нижнем ее горизонте, на каменистых и скальных грунтах, фукус имеет хорошо выраженное поясное распределение, покрытие которого может достигать 60-

70%. Стоит отметить, что большая часть побережья занята подвижными грунтами, на которых фукус отсутствует.

Район 2, участок берега около судоремонтного завода (СРМЗ), расположен у основания сопки Мишенная. Литораль здесь преимущественно каменисто-валунная, протяженность полосы неподвижных жестких грунтов составляет 370 м. Фукус образует плотные заросли и формирует достаточно широкий пояс. На галечно-песчаных грунтах он отмечен небольшими куртинами и единичными растениями.

Район 3 расположен в бухте Петропавловский Ковш грунты здесь претерпели антропогенную трансформацию, главным образом, сильное заиление, берега и дно бухты загрязнены промышленным и бытовым мусором. Заросли фукуса здесь приурочены к антропогенным субстратам: обломкам древесины, бетонным плитам, канатам, покрышкам автомобилей, а также к щеткам мидий. Однако в Петропавловском Ковше он легко срывается с ракушечника волнами кильватерных следов базирующихся там судов.

Район 4 участок литоральной зоны у мыса Санникова. Здесь грунты представляют собой смесь песка, щебня, отдельных разбросанных камней и каменных глыб, промышленного и бытового мусора. Достаточно распространены здесь скалистые и смешанные мелко- и крупновалунные грунты. Именно на них формируются плотные поселения фукуса.

Район 5, бухта Завойко, имеет форму подковы. В ее юго-западной части располагается плоская скала, сложенная породами вулканического происхождения. От скалы к западу хаотично разбросаны невысокие плоские валуны, на которых в весенне-осенний период хорошо развивается фукус.

Литоральная зона у мыса Восточного, район 6, умеренно-прибойная. Ее верхний горизонт сложен песками, средний и нижний – валунно-глыбовыми россыпями, протяженность которых составляет около 300 м. Для этого района характерны нависающие скальные прижимы 30-75 м высоты, имеющие дальнейшее постепенное понижение. Фукус здесь

представлен небольшими куртинами и единичными растениями, произрастающими на глыбах и валунах в нижнем горизонте литорали. Крупные волны здесь гасятся малыми глубинами, поэтому гидродинамическая нагрузка у мыса Восточный меньше, чем у открытых морских побережий.

Район 7 расположен у мыса Маячный. Береговой пляж здесь узкий, преимущественно каменисто-валунный. Вдоль береговой черты рассеянно большое число камней, осушаемых во время отлива. Протяженность пляжной полосы не более 200-250 м. Он прерывается высокими, обрывистыми, отрицательно склоненными скалами. В их подножье имеются желоба и ниши, выработанные морским прибоем. Из-за многократного отражения приливных волн о скалы, возникают сложные турбулентные потоки. По этой причине на валунах, разбросанных вдоль пляжной зоны, заросли *F. distichus* представлены небольшими куртинами, которые во время осенних штормов срывается и уносится в море.

Проведенное нами в течение 2016-2017 гг. изучение гидрологического режима прибрежных вод в зоне от уреза воды до глубин 0,8-1 м показало, что в течение года сезонные изменения температуры воды в районах исследования, подчинены общим закономерностям. Они имеют знакопеременные значения, меняются от $-1,9^{\circ}\text{C}$ до $+18,99^{\circ}\text{C}$ (рис. 2.3).

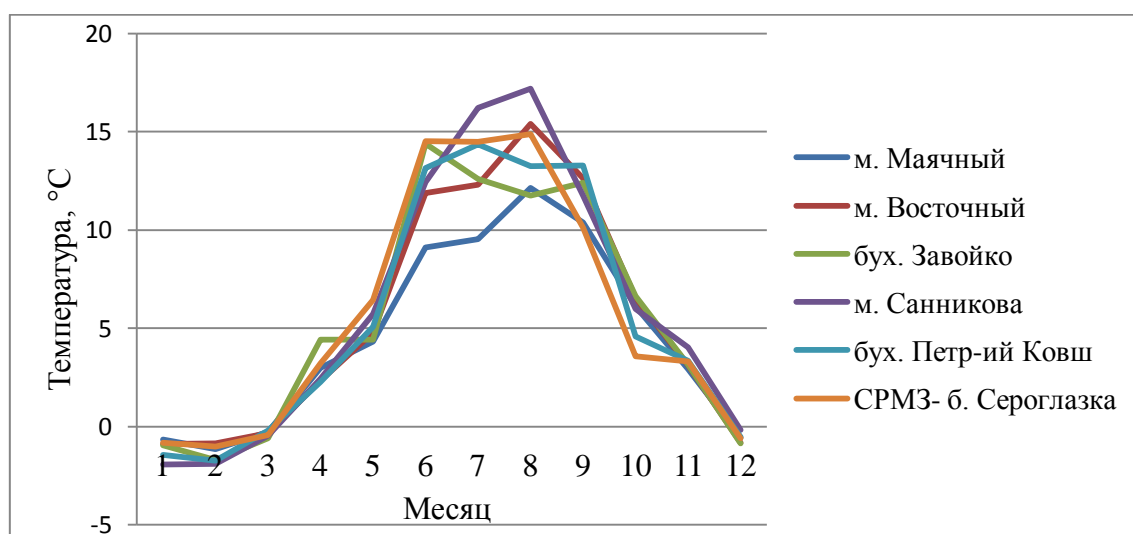


Рис. 2.3. Средние за период 2016-2019 гг. показатели среднемесячной температуры в поверхностном слое воды на глубинах до 1 м. в разных районах исследования

Из приведенных на графиках данных видно, что диапазон изменения температуры поверхностных вод в весенний период, несмотря на повсеместный прогрев, практически не велик и составляет $+3,38^{\circ}\text{C}$. В летний период ясно прослеживается слой относительно теплой воды с температурой, постепенно повышающейся от минимального значения $+8,15^{\circ}\text{C}$ до максимального $+18,99^{\circ}\text{C}$. Летом ход изменения температур прибрежных вод во все годы исследования на всех полигонах оставался однообразным. Максимальный ее показатель, $+14,86^{\circ}\text{C}$, был отмечен в июле месяце.

Соленость прибрежных вод на выбранных участках 1-7 изменялась в широких пределах. В период паводков и речного половодья она уменьшалась с $34,43\text{‰}$ до минимального за период исследования значения – $6,33\text{‰}$ (рис. 2.4).

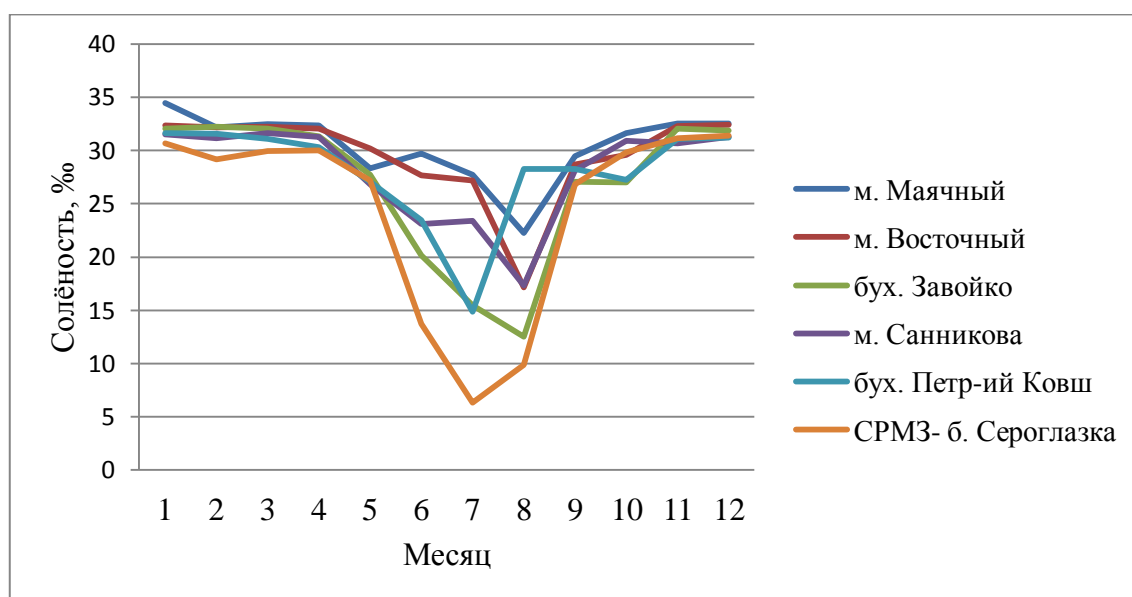


Рис. 2.4. Средние за период 2016-2019 гг. показатели среднемесячной солености в поверхностном слое воды на глубинах до 1 м. в районах исследования

Среднее ее значение с конца мая по начало сентября составило $26,44\text{‰}$. Ранней весной и поздней осенью она уже не опускалась ниже $32,41\text{‰}$.

Значение водородного показателя (рН) в воде в течение всего периода наблюдений менялось от $5,14$ до $7,85$ и составило в среднем $6,12$ (рис. 2.5).

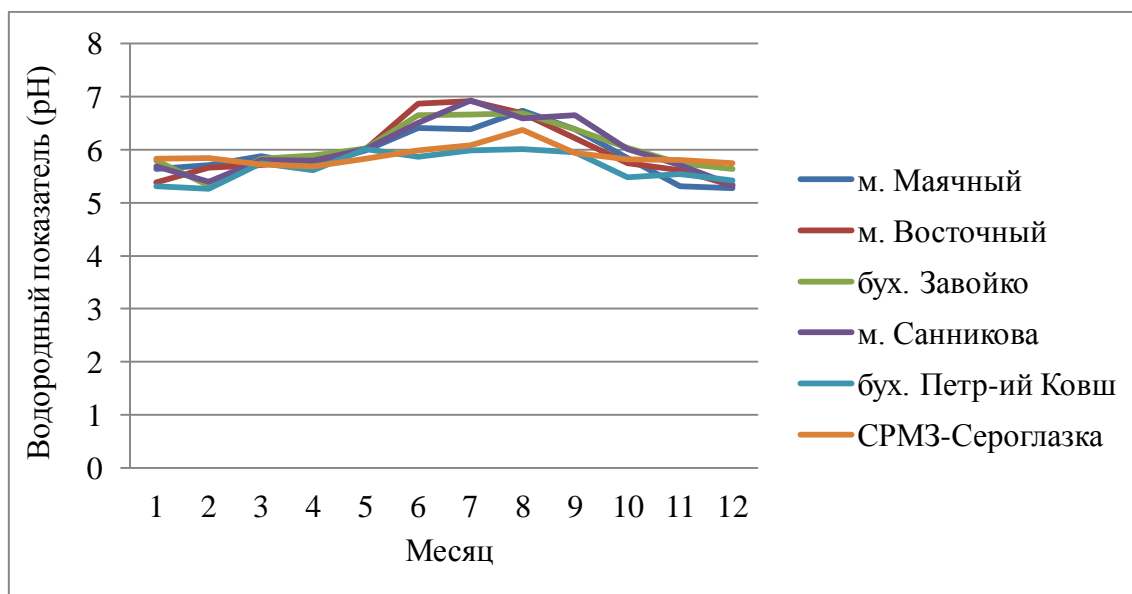


Рис. 2.5. Средние за период 2016-2019 гг. показатели среднемесячной (рН) в поверхностном слое воды на глубинах до 1 м. в районах исследования

В зимний период изменения рН в поверхностных водах были незначительными (от 5,96 до 6,09). Наиболее повторяющиеся значения колебались от 6,07 до 6,08. Минимальные значения рН (5,08) отмечались в 2016 г, осенью, у мыса Маячный. В летний период рН поверхностных вод в разных районах изменяется незначительно от 5,79 до 5,82. К осени в поверхностных водах происходит дальнейшее снижение рН до 5,08-5,12, что является следствием нескольких факторов. К наиболее значимым из них можно отнести уменьшение температуры воды (рис. 2.3), приводящей к поглощению CO_2 , ослабление интенсивности развития фитопланктона, а также окисление органических веществ.

На основании выше изложенного можно утверждать, что Авачинская губа по морфологическому строению, гидрологическому режиму, и характеру осадконакопления относится скорее к типичным лагунам, нежели к подлинно морским заливам. Условия произрастания *F. distichus* в ее разных районах различаются.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для изучения биологии развития *F. distichus* были использованы материалы, собиравшиеся в разных районах Авачинского залива, главным образом, в Авачинской губе в период 2016-2020 гг. Анатомо-морфологическое строение и раннее развитие фукуса от зигот до видимых невооруженным глазом проростков изучали в лабораторных условиях. Там же для изучения размножения этого вида и влияния на его рост и развитие важнейших экологических факторов, регулирующих его фенологическое развитие, следили за изменением в искусственной среде во времени его эмбрионов и взрослых растений. В ряде случаев для изучения влияния экологических факторов на его развитие, морфогенез, воспроизводство и расселение вели наблюдения и эксперименты в полевых условиях.

Для осуществления регулярных наблюдений за состоянием зарослей фукуса и их развитием в определенных экологических условиях на восточном побережье Авачинской губы были выбраны 7 участков с разными биономическими типами побережья и разным уровнем антропогенного загрязнения. Их местоположение приведено на рисунке 2.2 (глава 2). В той же главе дано их описание. К каждому из участков берега, кроме мысов Восточный и Маячный, мы могли иметь круглогодичный доступ. При этом собранный в районах исследований материал в течение 1-1,5 часов мог быть доставлен в лабораторию и подвергнут камеральной обработке.

Пробы фукуса в бух. Сероглазка, СРМЗ, Петропавловский Ковш, мыс Санникова и бух. Завойко отбирали с декабря по апрель три раза в месяц, на мысах Восточный и Маячный – два раза в месяц. Собранные растения упаковывали в полиэтиленовые мешки или небольшие пластмассовые емкости с морской водой, снабжали этикеткой с указанием на

ней даты и места сбора и доставляли в лабораторию. Собранный материал в течение всей камеральной обработки хранили в холодильнике при температуре не выше 4°C и использовали для изучения морфологической изменчивости, анатомического строения, разработки метода визуального определения стадий зрелости концептакулов, а также для проведения лабораторных экспериментов. Часть разновозрастных образцов подвергали гербаризации. Для определения степени фертильности рецептакулов у отдельных образцов, в ходе обработки материала изготавливали препараты для микроскопирования.

В ходе камеральной обработки материала собранные растения фукуса разделяли на разновозрастные группы по числу дихотомических ветвей, полагая, что они начали свое развитие от зигот осевших, в разное время. Отметим, что обычно выборки включали образцы, имевшие не более 10 дихотомических ветвлений. Далее у представителей каждой группы измеряли высоту. Каждый образец после измерения взвешивали на электронных весах ВЛКТ.

Анатомическому исследованию было подвергнуто более 800 растений, из более 6000 тыс. образцов, собранных на разных полигонах и подвергавшихся морфометрической обработке. Результаты измерений размеров вегетативных и генеративных клеток и внутренних структур заносили в электронную базу данных для последующей статистической обработки.

О стадии зрелости половых продуктов судили по данным изучения гистологических препаратов – продольных и поперечных срезов свежесобранных рецептакулов. Их изготавливали с помощью лезвия безопасной бритвы на предметном стекле. Тонкие срезы от 6 до 10 мкм толщины получали с помощью криостат-микротом Starlet 2212 (Bright, UK). Для микроскопирования препаратов использовали микроскоп Olympus BX53,

оснащенный фотонасадкой DP 27. Для наблюдений за состоянием созревания вегетативных и генеративных тканей, положенных в основу написания главы 4, а также для изучения развития эмбриональных и микроскопических стадий использовали обычный и инвертированный микроскопы Olympus BX53 и Olympus IX73. Для фотодокументирования изображений, отражающих развитие концептакулов, использовали цифровую фотокамеру Olympus DP73 с программным обеспечением Cell Sens Standard (Olympus, Japan).

В ходе сбора проб фукуса во всех районах наблюдений непосредственно у берега измеряли температуру (T , °C) поверхностного слоя воды, растворенный кислород (DO, мг/л), водородный показатель (pH) и соленость (Sal, ‰). Для этого использовали портативный профилограф параметров среды RINKO-AAQ171 (JFE Advantech Co., Япония). Работу с прибором вели с берега, погружая его на глубину 30-80 см. Данные по температуре воздуха, длине светового дня и облачности брали на сайте www.gismeteo.ru. На основе данных Интернета определяли средние за декаду показатели температуры, осадков, которые затем использовали для анализа изменения климатических факторов в период проведения исследований.

В ходе изучения влияния ледового покрова на развитие фукуса и механизмы его расселения на каждом выбранном полигоне определяли сезонную и межгодовую флуктуацию площадей, в пределах которой встречается фукус. Во всех случаях это были заросли фукуса в среднем и нижнем горизонтах литорали. Площадь, занятую фукусом, определяли как произведение длины участка, на которой встречались хотя бы его единичные слоевища, на его ширину. Последнюю определяли с учетом вертикального распространения изучаемого вида. Анализ этих данных позволил судить о популяционном развитии фукуса, особенностях его пространственного

размещения, радиусе рассеивания оплодотворенных зигот, успехе воспроизводства этого вида и освоении им пространства.

При определении протяженности участка распространения фукуса плотность зарослей не учитывали. Для измерения длины и ширины полосы берега, в пределах которой встречались даже единичные кустики и небольшие куртины водорослей, использовали шагомер (ШМ-33). В связи с неровностью рельефа реальная площадь участка побережья была, безусловно, больше чем рассчитанная нами. Однако неровности рельефа не принимались во внимание, и за площадь распространения фукуса мы принимали площадь покрывающего ее водного зеркала, поскольку именно она реально отражала площадь, в пределах которой имел место дрейф зигот фукуса и фрагментов его слоевищ.

Описание распределения фукуса в районе исследования сопровождали фотосъемкой одних и тех же мест сбора материала. Для этого использовали фотоаппарат (COOLPX S3100). В качестве таких мест обычно выбирали крупные приметные камни, не меняющие местоположения под действием сильного волнения. В осенний период из-за поднятия ноля глубины и уменьшения амплитуды приливов большинство регулярно фотографируемых мест постоянно находились под водой. В связи с отсутствием подводной видеокамеры фотосъемку растительности этих участков не проводили. Полученные видеоизображения участков дна заносили в электронную базу данных для последующего сравнительного анализа. Данные обработки фотоизображений заносили в таблицы и с их помощью проводили сравнительный анализ сезонных изменений состояния фукусовых сообществ в разных районах. Одна из таких таблиц отражающая изменение сообщества фукуса в бух. Завойко, приведена на рисунке 3.1.

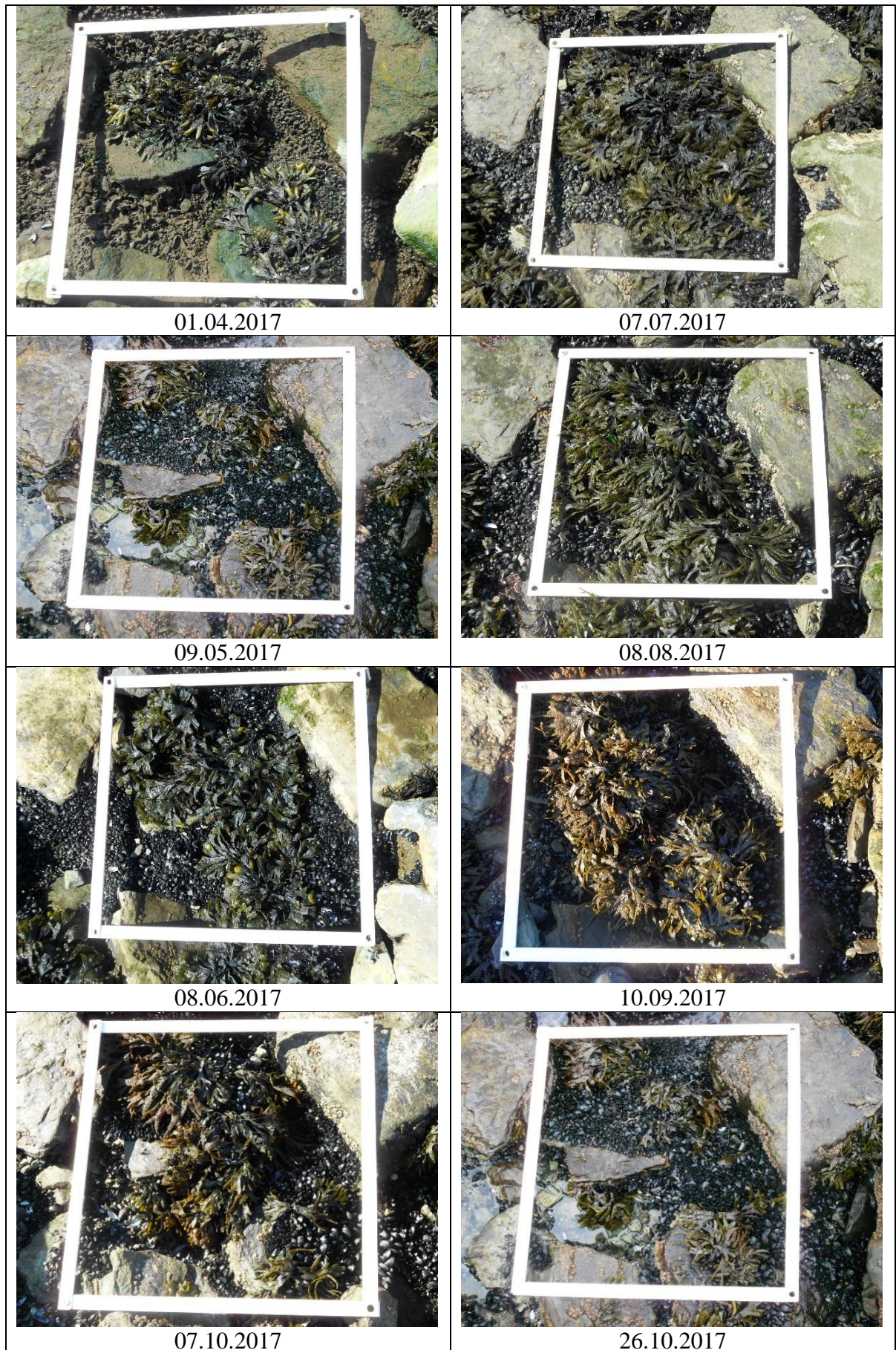


Рис. 3.1. Изменение внешнего вида зарослей фукуса в бух. Завойко в период с 01.04.2017 по 26.10.2017

Для изучения морфогенетического развития фукуса, определения фенологического развития и скорости появления новых дихотомических ветвлений были проведены полевые наблюдения за ростом разновозрастных меченых растений. Общая площадь зарослей фукуса, на которой выбирались растения для мечения, составляла 2-4 м². Эти исследования вели ежегодно с 2017 по 2019 гг. с апреля по декабрь включительно, практически весь период, пока меченые образцы не были покрыты льдом и снегом. За начальное время появления льда на полигоне принимали время образования там полосы неподвижного льда, состоящего из плавающей ледяной кашицы (ниласа) или тонких корочек льда (молодика). Началом схода льда считали частичный взлом ледового припая, вызванный динамической деформацией его прикромочной зоны.

Мечение образцов проводили на разных участках берега: в бух. Сероглазка (район I), у территории насыпной дамбы, расположенной рядом с судоремонтным заводом (СРМЗ), (район II), в кутовой части бух. Завойко (район III). К началу экспериментов с мечеными растениями в зарослях фукуса имелись образцы, с 1-11-ю дихотомическими ветвями, но у подавляющего их большинства их было не больше 7. Мечению подвергали растения, имевшие от 1 до 5 ветвлений. Их выбирали на участках с достаточно высокой плотностью поселения фукуса и площадью зарослей 2-4 м². Его групповое произрастание служило гарантией лучшей сохранности выбранных для наблюдения растений.

К образцам, выбранным для мечения, прикрепляли пластиковые метки из тонкого гибкого пластического материала белого цвета. Размер меток составлял 1,2×1,2 см. В верхней части пластикового квадрата выжигали небольшое отверстие, через которое пропускали пластмассовый стяжной хомутик. С его помощью вырезанный помеченный квадрат плотно прикрепляли к основанию растения. Для этикетирования меток разновозрастных растений использовали разные обозначения. Проростки с раздвоенной верхушкой обозначали как D₁ (т.е. имеющие одну дихотомию),

растения, имеющие две, три, четыре и пять дихотомий – как D_2 , D_3 , D_4 и D_5 , соответственно. Обозначения возраста растений (D_1, \dots, D_n) на метках делали водостойким фломастером.

Каждая размерная группа растений D_1 , D_2 , D_3 , D_4 и D_5 была представлена пятью образцами, что, судя по литературным данным, вполне достаточно. Так в работах отечественных авторов сообщается, что для изучения морфофизиологических особенностей фукусов, проводят измерения не более чем у 3-5 растений в каждой размерно-возрастной группе (Малавенда, 2009; Гончарова, Шошина, 2013).

У каждого меченого растения периодически определяли общую длину, количество дихотомических ветвлений, общее количество рецептакулов и степень их фертильности, а также количество отпавших рецептакулов и ветвей, прекративших рост. Измерения линейных размеров фукуса проводили во время сизигийных отливов 1 и 16 апреля, 13 мая, 8 июня, 12 и 28 июля, 8 и 23 августа, 18 сентября, 7 октября. Для этого использовали металлическую линейку, которую прикладывали к измеряемой части растения. С ноября наблюдения проводили 1 раз в месяц, в ночное время, когда растения ненадолго осушались во время отлива. Данные измерений

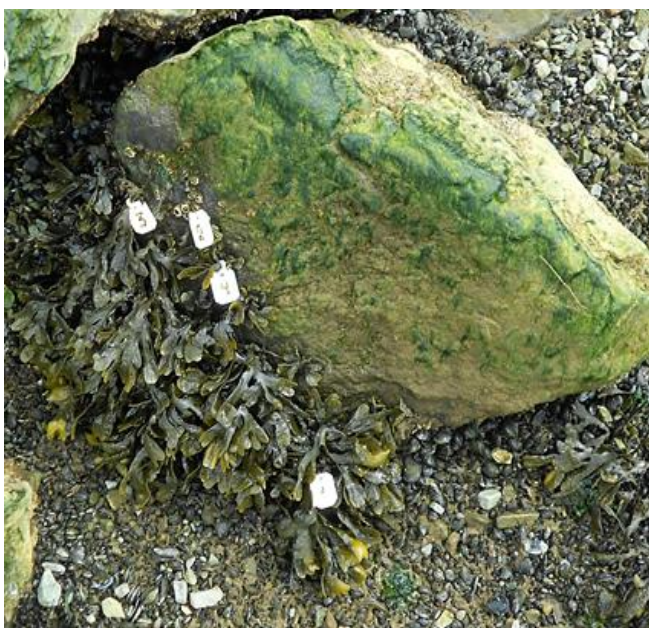


Рис. 3.2. Меченые растения в бух. Сероглазка

растений записывали на диктофон и после его прослушивания их заносили в компьютерную базу данных. Одно из мест мечения растений в бух. Сероглазка показано на рисунке 3.2.

Поскольку фукус характеризуется синхронным ростом ветвей одного и того же порядка, для определения их прироста за период между двумя измерениями у каждого изучаемого

образца измеряли по 5-8 ветвей каждого порядка и затем определяли средние показатели их длины. В ходе проведения



Рис. 3.3. Схема линейных размеров *Fucus distichus*

измерений у меченых растений возрастных групп D₁-D₅, определяли длину ветвей каждого порядка (L₁...L_n) и общую длину каждого растения (L_{общ}) (рис. 3.3).

Значения последнего показателя использовали для определения месячного и среднесуточного прироста (AGR_{сут} и AGR_{мес}) растений

в каждой размерной группе. Размерность этих показателей вычисляли с помощью следующей формулы:

$$AGR = (L_{общ})_2 - (L_{общ})_1 / (t_2 - t_1), \quad (3.1)$$

где (L_{общ})₁ – начальная общая длина растения; (L_{общ})₂ – конечная общая длина растения; (t₂-t₁) – количество суток, прошедших между двумя измерениями, выраженный в сутках для AGR_{сут} и в месяцах для AGR_{мес}.

Указанную выше формулу использовали также для определения среднемесячной скорости роста (AGR_{мес}, мм/мес) растений за определенный период наблюдений. Для этого в знаменателе формулы учитывали количество суток, прошедших между наблюдениями, в числителе – соответствующие для этого времени значения общей длины меченых образцов. Сравнительный анализ полученных в течение года данных позволил определить у меченых растений сроки наиболее интенсивного линейного роста.

Для более детальной характеристики ростовых процессов, свойственных меченым образцам *F. distichus*, учитывали изменения длины ветвей каждого порядка. У всех возрастных групп фукуса определяли их

среднесуточный прирост ($AGR_{вет}$, мм/сут). Для этого вычисляли изменение длины ветвей разных порядков за период, прошедший между двумя измерениями по формуле:

$$AGR_{вет} = (L_n)_2 - (L_n)_1 / (t_2 - t_1), \quad (3.2)$$

где $(L_n)_1$ – начальная длина ветви n-го порядка; $(L_n)_2$ – конечная длина ветви n-го порядка; $(t_2 - t_1)$ – период времени между конечным и начальным измерением, выраженный в сутках.

Для учета $AGR_{вет}$ было проведено 1290 измерений растений, принадлежащим к размерным группам D_1 и D_2 , 2570 измерений для групп D_3 и D_4 , и 2565 – для D_5 . Общее количество измерений для вычисления $AGR_{вет}$ превысило 6000.

Для характеристики ростовых процессов у ветвей разных порядков и в целом у растения значения $AGR_{вет}$ были разделены на четыре группы в соответствии с интенсивностью роста: 1) затухающий рост ($AGR_{вет}$ от 0.001 до 0.02 мм/сут), 2) слабый рост ($AGR_{вет}$ от 0.02 до 0.5 мм/сут), 3) активный рост ($AGR_{вет}$ от 0.5 до 0.8 мм/сут) и 4) интенсивный рост ($AGR_{вет}$ более 0.8 мм/сут). Статистическую обработку полученных данных по среднемесячному и среднесуточному приросту ветвей и построение графиков выполняли с использованием стандартной программы Microsoft Office Excel 2013.

В связи с тем, что в природных условиях влияние температуры на развитие фукуса из-за ее постоянных колебаний определить достаточно сложно, нами были проведены лабораторные исследования, позволившие выявить особенности развития фукуса при постоянной низкой температуре 4°C и световом режиме, имитирующем осеннее, зимнее и ранневесеннее время.

Для этого в нижнем горизонте литорали бух. Сероглазка 06.11.2018 г. были взяты два прикрепленных к камням кустика *F. distichus*. Один из них имел 8 дихотомических ветвлений, другой – 7. Оба кустика вместе с субстратом были помещены в пластмассовый контейнер с взятой здесь же

морской водой и доставлены в лабораторию. Там после измерения и фотографирования их поместили в двенадцатилитровый аквариум с морской водой, а сам аквариум поставили в инкубационную камеру.

Влияние переменной солености на развитие зигот *F. distichus* в природных условиях проследить не представлялось возможным, поэтому изучение развития зигот было проведено в лабораторных условиях. Маточные растения фукуса собирали в среднем и нижнем горизонтах литоральной зоне бух. Сероглазка. Они представляли собой дихотомически разветвленные кустики, общие линейные размеры которых варьировали от 18 до 24 см. Это были растения второго года жизни. Апикальные ветви у всех образцов, взятых для стимулирования созревания и выхода зигот, были фертильными и имели рецептакулы с хорошо развитыми органами полового размножения фертильностью Φ_4 - Φ_5 .

Для получения зигот фукуса использовали метод, разработанный японскими альгологами (Wakana, Abe, 1992; Motomura, 1994) с некоторыми изменениями. Для этого отделенные от слоевища рецептакулы промывали, в автоклавированной морской воде и переносили в стеклянные чашки Петри размером 9,5×1,5 см. Их помещали на 15-20 часов в инкубационную камеру, в которой поддерживались непрерывное люминесцентное освещение $30 \text{ мкмоль} \cdot \text{фотон} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ и температура 10°C. После этого рецептакулы содержали несколько часов в темноте при той же температуре. Далее в чашки Петри с обсушенными рецептакулами наливали питательную IMR среду для культивирования. Она была составлена согласно прописи, приведенной в работе Т.А. Клочковой с соавторами (Klochkova et al., 2006).

Для подготовки культуральной IMR-среды использовали дистиллированную воду. В 1 л воды добавляли соли: 50 мг NaNO_3 , 6,8 мг KH_2PO_4 , а также 1 мл раствора микроэлементов (1 г FeCl_3 , 0,62 г MnSO_4 , 0,25 г ZnSO_4 , 0,13 г $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 0,4 мг $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 4 мг $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 6 г EDTA и 1 л ddH_2O) и 0,1 мл раствора витаминов, необходимых для нормального развития зигот (10 мг тиамин, 0,1 мг

цианокабаламина, 0,1 мг биотина и 100 мл ddH₂O). Для подавления развития диатомовых водорослей и бактерий в культурах фукуса к IMR-среде добавляли растворы GeO₂ (1 мг/л) и ампициллина (2 мг/л), соответственно.

Появившиеся после стимулирования рецептакулов зиготы фукуса переносили в четыре пластиковые чашки Петри размером 5,5×1,3 см. Содержащаяся в них IMR-среда имела разную соленость – 32 ‰, 20 ‰, 10 ‰. Четвертая чашка была с нулевой соленостью. Заданные значения солености получали путем разбавления морской воды дистиллированной, конечное содержание соли в средах измеряли с помощью ручного оптического рефрактометра Master-S/Mill M (Atago, Japan). Дно чашек Петри было расчерчено на квадраты 5×5 мм. Для оценки изменения скорости роста зигот, через 3 дня проводили измерение не менее 30 эмбрионов фукуса и меняли питательную среду.

Для изучения сочетанного воздействия на развитие проростков фукуса от стадии двухклеточных эмбрионов до ювенильных растений размером 2 мм, низких температур и разного светового довольствия были проведены отдельные лабораторные эксперименты. Исходным материалом для высева зигот и получения эмбрионов послужили фертильные водоросли второго года жизни, собранные 25 декабря 2017 г. и 6 ноября 2018 г. в литоральной зоне бух. Сероглазка.

Оплодотворенные яйцеклетки содержали в чашках Петри. Их размеры составляли 68,5-86,5 мкм. Отсчет времени культивирования проростков вели с момента размещения зигот в чашках Петри. Питательная среда имела соленость 28 ‰. Ее заменяли через каждые 3-5 дней. Культуры фукуса содержали в трех разных инкубаторах при следующих значениях температуры и фотопериода: 2°C и короткий день (8 ч); 8°C и короткий день (8 ч); 10°C и фотопериод 12 ч света: 12 ч темноты. Интенсивность освещения во всех экспериментах была одинаковой и составляла 30 мкмоль·фотон·м⁻²·с⁻¹. Каждую серию экспериментов проводили в трех независимых повторах. Для серий № 1-3 продолжительность

культивирования составила 72 дня, в качестве контрольной группы использовали серию № 1.

За общую длину проростка принимали сумму значений длины его ризоидальной и талломической частей, длину гиалиновых волосков не учитывали. Измерения проводили через каждые 3-5 суток. Объем выборки в каждой культивируемой группе составлял не менее 30 проростков. Полученные значения длины усредняли и высчитывали стандартное отклонение. Абсолютную среднесуточную скорость роста (AGR, мкм/сут) рассчитывали по представленной выше формуле. Одновременно с измерениями линейных размеров проростков фукуса отмечали стадию их морфогенеза. Таких стадий было выделено 4: эмбрионы, состоящие из 2-5 клеток (0); одно-двухслойные эмбрионы с развитым ризоидом, длина которого превышает таковую талломической части (I); проростки с многослойной талломической частью (II); проростки, имеющие гиалиновые волоски (III).

В зимний период, когда температура воды понижается до отрицательных значений и берег покрывается льдом, вести наблюдения за развитием фукуса невозможно. Поэтому для изучения биологии его развития в условиях отрицательных температур были поставлены лабораторные эксперименты.

Слоевища *F. distichus*, за развитием которых велось наблюдение, были собраны 14 декабря 2017 г. на литорали бух. Завойко. Они представляли собой кустики высотой 91-118 мм, с 4-7 дихотомическими ветвлениями. Апикальные ветвей у всех отобранных растений имели зрелость Φ_0 - Φ_1 . В начале эксперимента отобранные образцы были измерены, сфотографированы и помещены в двенадцати литровую пластмассовую емкость, содержащую морскую воду соленостью 31‰. Она, в свою очередь была помещена в холодильную камеру Froster RVPRO 400 G, объемом 6,61 м³ с контролируемыми условиями. Воду в емкости с фукусом меняли каждые 7 дней, принося ее из места сбора экспериментальных образцов.

Таким образом, изменения солености в искусственной среде соответствовали таковым в природных условиях.

Изменения светового режима в холодильной камере программировались. В течение суток они повторяли таковые в природной среде. Эксперимент длился 132 дня при следующих значениях температуры и фотопериода: 26 дней при температуре $1,8^{\circ}\text{C}$ и коротком дне (8 ч света: 16 ч темноты); 35 дней при $1,1^{\circ}\text{C}$ и продолжительности дня 10 ч; 34 дня при $0,5^{\circ}\text{C}$ и фотопериоде 12:12; 30 суток при температуре $0,2^{\circ}\text{C}$ и фотопериод 13: 11 и, наконец, 20 суток при $1,4^{\circ}\text{C}$ и фотопериоде 14:10 часов.

В ходе наблюдений за состоянием фукуса определяли абсолютную и относительную скорость роста, абсолютный и относительный прирост массы, а также изменения состояния фертильности растений. Каждое растение, за которым вели наблюдение, имело метку.

Для влияния на фукус температурного фактора изучали воздействие низких отрицательных температур (-23°C) на его эмбрионы и ювенильные проростки. Для получения зигот фукуса использовали маточные растения, собранные 6 ноября 2018 г. в бух. Сероглазка. Это были второгодние многократно дихотомически разветвленные кустики 16-22 см высоты с 8-11 дихотомическими ветвлениями и множественными рецептакулами, находящимися в разной стадии созревания. Самые зрелые из них были взяты для посева зигот. В течение 7 дней их содержали в культуральной среде при температуре, близкой к нулю градусов, фотопериоде 12:12 ч и солености 28 ‰. Появившиеся в обеих чашках проростки были измерены. Их средняя длина к этому времени достигла 144,5 мкм, при абсолютной средней скорости роста ($\text{AGR}_{\text{сут}}$) 14,45 мкм/сут.

После этого одну чашку Петри с проростками переместили в морозильную камеру с постоянной температурой минус 23°C и содержали там в полной темноте в течение 382 суток. По истечении указанного срока ее содержимое было подвергнуто ступенчатому размораживанию при температуре воздуха $10-21^{\circ}\text{C}$. Сразу после этого чашку Петри поместили

в инкубатор с температурой 8°C, фотопериодом 8 ч света и 16 ч темноты и интенсивностью освещения 30 мкмоль·фотон·м⁻²·с⁻¹. Через каждые 7 дней в чашке Петри измеряли по 30-35 проростков, используя для этого прилагаемую к микроскопу компьютерную программу Cell Sens Standard.

Рост эмбрионов фукуса в чашках Петри, не подвергавшихся замораживанию, изучали в течение последующих 49 дней, содержа их при температуре 10°C и фотопериоде 12:12 ч. Развивающиеся в них проростки также измеряли через каждые 7 суток. За общую их длину также принимали сумму значений длины ризоидальной и талломической частей. Всего за время наблюдений эмбрионы, подвергавшиеся и не подвергавшиеся заморозке, измерили 10 раз. Общая продолжительность этого эксперимента составила 451 день.

Интерес к культивированию морских водорослей на искусственных и естественных субстратах с каждым годом возрастает. В Авачинской губе многочисленные пирсы, бетонные сооружения «поглотили» 12 км береговой линии. В 70-е гг. прошлого века здесь насчитывалось 165 видов водорослей-макрофитов, из которых на долю зеленых водорослей приходилось 32, бурых – 47 и красных – 86 видов (Клочкова, Березовская, 2001). В настоящее время у городского побережья губы видовой состав заметно обеднел. В связи с этим особое значение приобретает культивирование бурой водоросли *F. distichus* на искусственных и оставшихся естественных субстратах.

Для проведения эксперимента по развитию зигот фукуса на естественном субстрате, нами был выбран крупнообломочный валун в нижнем горизонте литорали бух. Сероглазка (глава 6, рис. 6.9). Температура воды на начало эксперимента составляла 5,9°C, воздуха – + 9°C, соленость достигала 26 ‰.

Для получения эмбриональных растений фукуса были использованы маточные растения *F. distichus* со зрелыми половыми продуктами, собранные 20 октября 2017 г. во время сизигийного отлива в литоральной зоне бух. Сероглазка. Они представляли собой двухлетние дихотомически

разветвленные кустики 21-24 см высоты с 8-9 дихотомическими разветвлениями и множественными рецептакулами, находящимися в разной стадии созревания. Самые зрелые из них, фертильностью Φ_4 - Φ_5 , были помещены в пластмассовый контейнер с морской водой объемом 5 литров, который в течение 40 минут был доставлен в лабораторию. Там отделенные от слоевища рецептакулы поместили в 3-х литровую пластмассовую емкость с морской водой. Через каждые 15 мин пипеткой брали несколько капель воды и просматривали на предметном стекле под микроскопом. После высвобождения из концептакулов большей части яйцеклеток и антерозоидов рецептакулы из пластмассовой емкости были удалены. После этого емкость в течение 25 мин была доставлена на место проведения эксперимента в бух. Сероглазка к началу прилива. Голый валун перед поливкой его суспензией зигот был увлажнен морской водой. Высаживание зигот осуществляли дважды с интервалом 15 мин, маленькой лейкой. Через 1 ч 25 мин после начала поливки суспензией зигот валун был полностью погружен в воду.

Наблюдения за развитием искусственной микропопуляции фукуса проводили круглогодично, с 21 октября 2017 по 1 июля 2019 гг. Одновременно с измерениями линейных размеров у видимых невооруженным глазом проростков фукуса отмечали время появления новых дихотомических ветвлений.

В ходе проведения измерений искусственно высаженных растений в каждый период развития слоевищ от D_1 до D_8 определяли их общую длину, у 3-5 растений, взятых в лабораторию, – количество апикальных вершин, общее количество рецептакулов и степень их фертильности. Определяли также количество отпавших рецептакулов и ветвей, прекративших рост. Абсолютную скорость роста (AGR, мкм/сут) рассчитывали по приведенной выше формуле.

Валун с искусственным поселением фукуса регулярно фотографировали. В ходе проведения отбора проб для морфометрического анализа измеряли температуру поверхностного слоя воды (T , °C), растворенный кислород (DO, мг/л), водородный показатель (pH) и соленость (Sal, ‰).

В качестве искусственного субстрата для осаждения зигот был выбран синтетический канат, установленный в среднем горизонте литорали в бух. Петропавловский Ковш. Температура воды на начало эксперимента составляла +4,3°C, воздуха – + 8°C, соленость – 28 ‰. Исследование проводили круглогодично с 15 ноября 2017 по 27 января 2020 гг. Для получения суспензии зигот были собраны там же 13 ноября 2016 г. маточные растения фукуса. Они представляли собой двухлетние дихотомически разветвленные кустики 19-23 см высоты с 8-10 дихотомическими разветвленными рецептакулами, находящимися в разных стадиях зрелости. Суспензию зигот для поливки каната готовили также, как и в описанном выше случае для поливки валуна.

Таким образом, для выполнения заявленной темы – изучения биологии развития *F. distichus* – и решения задач исследования были использованы современные методы гистологических и микроскопических исследований, модифицированные нами методы лабораторного культивирования эмбрионов и проростков фукуса и его взрослых растений. Для микроскопирования и микрофотографирования были использованы современные микроскопы с высокими разрешающими способностями и микрофотонасадками, снабженными специальными программами измерения клеток и клеточных структур и проведения статистической обработки данных измерения.

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ, ВЕГЕТАТИВНАЯ И ГЕНЕРАТИВНАЯ АНАТОМИЯ И БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ ФУКУСА

4.1. Особенности морфолого-анатомической организации растений и их изменения в онтогенезе

Слоевище *F. distichus*, как и у других представителей рода *Fucus*, представляет собой правильно дихотомически разветвленный кустик. Его рост начинается с формирования небольшого многослойного, уплощенного побега до 1 см высоты и 2-3 мм ширины в самой широкой верхней части. Вершина такого побега округлая, но вскоре, благодаря

неравномерному делению и вытягиванию апикальных клеток с каждого края побега, в его центральной части формируется небольшая выемка. Далее верхушечный рост краевых частей проростка опережает таковой в его центральной части. В результате у растущего побега появляются две равные по форме и размерам дихотомические ветви. Каждая из них затем таким же образом разделяется еще на две ветви, и процесс появления новых дихотомических ветвей повторяется вновь и вновь до достижения растением видоспецифического размера.

Количество дихотомических ветвей у камчатских представителей *F. distichus* может достигать 18. Такие растения мы встречали в пробах, собранных в Карагинском районе, в заливе Анапка. В Авачинской губе, где развитие фукуса в течение уже нескольких десятилетий происходит при негативном воздействии антропогенных факторов, его представители не достигают таких размеров. Тем не менее, среди образцов второго и третьего годов жизни нам встречались растения с 13-15 дихотомическими ветвями.

Теоретически уже после десятикратного дихотомического деления слоевищ *F. distichus* количество апикальных ветвей у него должно было бы превысить 1 тысячу. Однако, в реальности их намного меньше в связи с прекращением появления новых ветвей в ходе размножения. В теплую половину года процесс фертилизация апикальных ветвей начинается у растений, имеющих всего три-четыре порядка ветвления. После завершения размножения, рецептакулы, выполнившие свою репродуктивную функцию, останавливаются в развитии. Таким образом, фактическое количество терминальных ветвей редуцируется иногда более чем на 50% от теоретически возможного их количества.

Форма и размеры фертильных ветвей у фукуса могут быть самыми разными. Наши исследования показали, что их морфологическая изменчивость является производным темпов роста, скорости закладки рецептакулов и площади, охваченной процессом фертилизации. В разные сезоны года они имеют разную интенсивность.

Весной в период наиболее активного линейного роста растений апикальные ветви с заложившимися на них концептакулами (рецептакулы) продолжают расти и вытягиваться в длину. Новых дихотомических ветвлений они не дают. В этом случае рецептакулы становятся узкими и длинными. В период, когда скорость линейного роста снижается, а темпы фертилизации вершин увеличиваются, появляются не только дихотомические, но и три- и политомические рецептакулы. Формирующиеся на них концептакулы имеют крупные размеры, хорошо развитые выпуклые крышки.

В осенне-зимний период темпы линейного роста растений резко снижаются. Закладка концептакулов может начаться даже на коротких дихотомических веточках. Ресурсы растения в это время направлены не столько на рост ветвей, сколько на накопление пластических веществ, необходимых для формирования органов размножения и подготовку к зимнему периоду. Поэтому в холодную половину года зрелые рецептакулы могут иметь гораздо меньшие размеры, чем летом. В этом случае и их форма становится совершенно иной: они маленькие, слабо раздутые, содержат меньшее количество слизи. Формирующиеся на них концептакулы имеют небольшой поперечник.

Приведенные выше описания строения рецептакулов не исчерпывают всего наблюдаемого в Авачинской губе их разнообразия. Наши исследования, проведенные в этом направлении, показывают, что все многообразие морфологической изменчивости у этого вида нельзя свести к известным таксономически оформленным формам. Огромное их количество для *Fucus evanescens* (синоним *F. distichus*) в свое время описал Н.Л. Гарднер (Gardner, 1922) для северо-тихоокеанского побережья Америки. Часть морфотипов фукуса Н.Л. Гарднер отнес к самостоятельным видам *F. furcata*, *F. nitens*, *F. edentatus* и *F. membranatus*. Анализ его работы показывает, что практически все 20 описанных им форм вида встречаются

и у юго-восточной Камчатки, и все они являются результатом его возрастной, сезонной, экологической и индивидуальной изменчивости.

Чрезвычайную морфологическую изменчивость вида отмечали разные авторы (Чмыхалова, 2005; Powell, 1957; Edelstein, McLachlan, 1976; Rice, Chapman, 1982; Sideman, Mathieson, 1983). Но, повторимся, наши исследования показали, что на морфотипическое развитие слоевищ *F. distichus*, ширину ветвей, форму рецептакулов оказывает влияние сочетанное воздействие температуры воды и воздуха, световое довольствие, прибойность и биогенное питание. При этом, как показывают наши исследования, комплексное воздействие этих факторов на растения, начавшие свое развитие в разные месяцы года, может быть разным и приводить к разным формообразовательным процессам.

Отметим, что к воздействию природных факторов в Авачинской губе, основном месте проведения наших исследований, добавляется местами очень сильное негативное антропогенное воздействие. Оно приводит к ингибции клеточного деления, уменьшению размеров слоевищ, активизации адвентивной краевой меристемы и появлению на боковых ветвях разных порядков дополнительных пропагулообразных выростов или уродливых ветвей. Иногда по их краю формируется целая щетка выростов, сосочков или бугорков. В загрязненных местообитаниях в нижней части куста очень быстро происходит деградация боковых крыловидных выростов, тогда нижняя половина растений, имеющих возраст D_5 - D_9 , теряет видоспецифический облик и становится не уплощенной, а вальковатой.

Прикрепление слоевищ фукуса к субстрату осуществляется с помощью небольшой округлой подошвы. Она даже у самых крупных растений не превышает 10-13 мм. Сила сцепления подошвы с субстратом при этом столь велика, что ее достаточно для удержания на грунте крупных многократно разветвленных фертильных кустиков даже во время сильного волнения воды. О сильной адгезии подошвы с субстратом мы судим по тому, что в ходе

ранневесеннего обследования литорали в разреженных зарослях фукуса мы неоднократно встречали остатки слоевищ *F. distichus*, у которых на субстрате оставалась только их нижняя часть с подошвой. Верхняя, будучи вмерзшей в лед, отрывалась при его сгоне без подошвы.

Противостоять сильному гидродинамическому воздействию и удерживать на небольшой подошве массивные кусты фукуса помогает групповое произрастание растений и их приуроченность к местам, в которых отсутствует прямое волновое воздействие. В местах с сильным волнением и турбулентным движением воды растения становятся кряжистыми, короткими, у них меняется внутреннее строение. Ткани становятся мелкоклеточными, а клетки более толстостенными. У таких растений активно функционирует адвентивная латеральная меристема, в результате чего появляются дополнительные ветви и возникает три- и политомиа.

Внутреннее строение фукуса, как и у других многолетних бурых водорослей, претерпевает постепенное возрастное изменение. Оно свойственно как вегетативным, так и генеративным тканям. Общей тенденцией возрастных изменений в строении вегетативных тканей является, уменьшение со временем размеров клеток, увеличение объема сердцевинной ткани, уплотнение коры. Внутреннее строение стерильных ветвей в разной стадии их зрелости показано на рисунке 4.1. У молодых верхушек кора однослойная, клетки наружной коры, особенно терминальные, вытянутые, 20-26 мкм высоты, 4-7 мкм ширины, густо пигментированы,

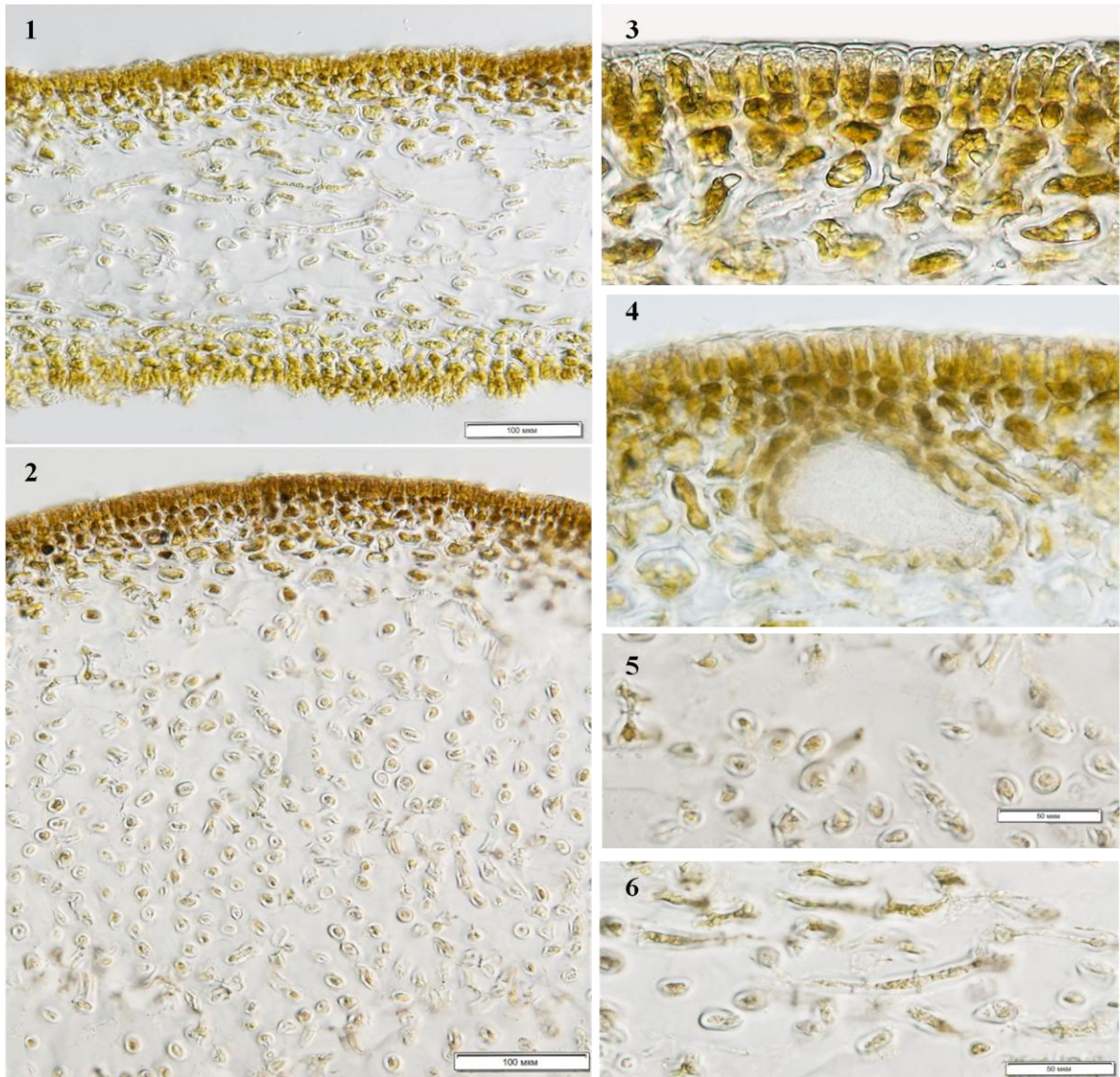


Рис. 4.1. Структура вегетативных тканей Fucus distichus: поперечный срез через молодую верхушечную ветвь (1); поперечный срез через верхушечную ветвь, находящуюся в предфертильном состоянии (2); полисадные клетки корового слоя (3); поперечный срез через слизистую камеру; (4); поперечный срез медуллярной ткани (5); продольно вытянутые клетки сердцевинки (6)

образуют полисадный слой (рис. 4.2). Он выполняет функцию камбиальной меристемы и способствует разрастанию коры.

Подлежащие клетки подкорки имеют овально-округлую форму, расположены в 8-10 слоев, верхние из них пигментированы. В изученном материале мы неоднократно наблюдали внутренние полости, напоминающие слизистые ходы ламинариевых. Одни из них, как это показано на рисунке 4.1, 4, имеют выстилающий слой, другие его не имеют и напоминают лакуны

у ламинариевых водорослей. Возможно, это явление является лишь артефактом или является ответом на антропогенное загрязнение.

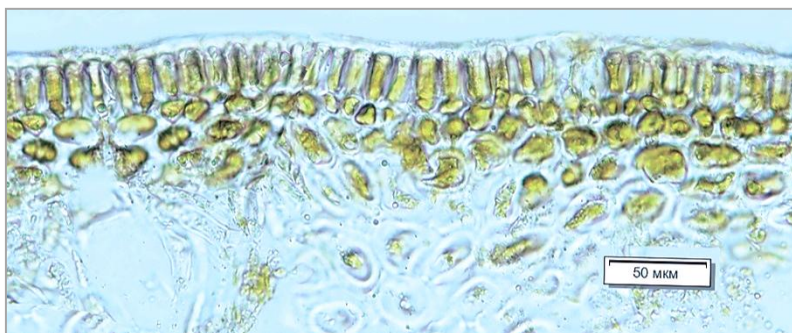


Рис. 4.2. Поперечный срез через стерильную вершину апикальной ветви. Видны коровые клетки и пигментированные и не пигментированные клетки подкормки

В самом начале развития ветвей медуллярная ткань занимает не более 1/4 их общей толщины. При созревании ветвей она увеличивается и занимает уже большую часть их внутреннего объема.

Состоит медулла из плотно расположенных длиннотрубчатых, разным образом ориентированных нитей, слагающих густую сеть. Длина медуллярных клеток достигает 800 мкм, толщина – не более 10 мкм. Оболочки медуллярных клеток, как это свойственно другим бурым водорослям, толстые. Сеть медуллярных нитей у фукуса погружена в полисахаридную слизь. Ее особенно много в сердцевине созревающих рецептакулов.

4.1. Размножение фукуса

4.2.1. Формирование и этапы развития генеративных органов

Генеративные органы фукуса развиваются на апикальных ветвях, которые со временем становятся раздутыми и покрываются концептакулами. Последние представляют собой погруженные в рецептакулы округлые полости, покрытые многослойными крышками, которые на разных стадиях развития имеют разную толщину и степень выпуклости. В центральной части крышек развивается пора, называемая остиоль. Генеративные органы закладываются на внутренней стенке концептакулов.

Как было сказано выше (глава 3), изучению особенностей размножения камчатской популяции *F. distichus* предшествовала разработка шкалы

зрелости рецептакулов. Потребность в таковой объяснялась необходимостью проведения наблюдений за развитием меченых растений в природной среде и растений, культивируемых в лабораторных условиях без их повреждения, которое неизбежно при проведении гистологического контроля за состоянием зрелости их рецептакулов. Ставя задачу разработки шкалы зрелости рецептакулов, мы полагали, что их морфология интегрально отражает процессы преобразования внутренних тканей и что определенному внешнему виду рецептакулов соответствует определенное состояние зрелости развивающихся в их концептакулах генеративных структур.

Для выделения стадий зрелости рецептакулов в период от закладки концептакулов до созревания и выхода оогониев и антеридиев у растений, собранных в июне в разных экологических условиях у разных участков побережья Авачинской губы, было взято более 300 штук рецептакулов. В это время года фукус находится в стадии активного размножения, поэтому у его представителей даже на одном крупном растении можно найти стерильные и фертильные ветви, с разной степенью зрелости концептакулов.

Внимательное изучение морфологических особенностей большого количества рецептакулов позволило разделить их по внешнему виду (цвету, степени утолщения, размерам поперечника и размерам крышек концептакулов) на пять групп. К первой группе были отнесены апикальные ветви в предфертильной стадии развития. От обычных вегетативных ветвей они отличались наличием пучков волосков, возникающих в местах будущей закладки концептакулов. Эти ветви имели светлый оливково-бурый цвет, равномерную толщину.

Пучки однорядных длинных нитей-парафизов выполняют у водорослей функцию органотрофного питания. Их развитие в месте закладки концептакулов обеспечивает точечное накопление органических веществ, необходимых в последующем для развития на этом месте концептакулов.

Эта стадия созревания рецептакулов была названа предфертильной. Далее по тексту работы она обозначается как Φ_0 (рис. 4.3).



Рис. 4.3. Внешний вид кустиков и рецептакулов *Fucus distichus* с разной степенью зрелости концептакулов: Φ_0 (1); Φ_1 (2-3); Φ_2 (4-5); Φ_3 (6-7); Φ_4 (8-9); Φ_5 (10-11)

К следующей стадии фертилизации (Φ_1) отнесены рецептакулы, у которых только начинается уплотнение ткани, из которой позднее будет формироваться выстилающий слой концептакулов и примордиальные клетки оогониев и антеридиев. У самых зрелых растений в стадии Φ_1 уже имеется внутренняя полость концептакулов, отходящие от их стенок парафизы и оогонии, размеры которых не превышают 40 мкм (рис. 4.4).

В стадии Φ_1 крышки над местом развивающихся концептакулов плоские или чуть вздутые. Цвет рецептакулов, особенно весной и в начале лета в период активного линейного роста растений, оливково-бурый.

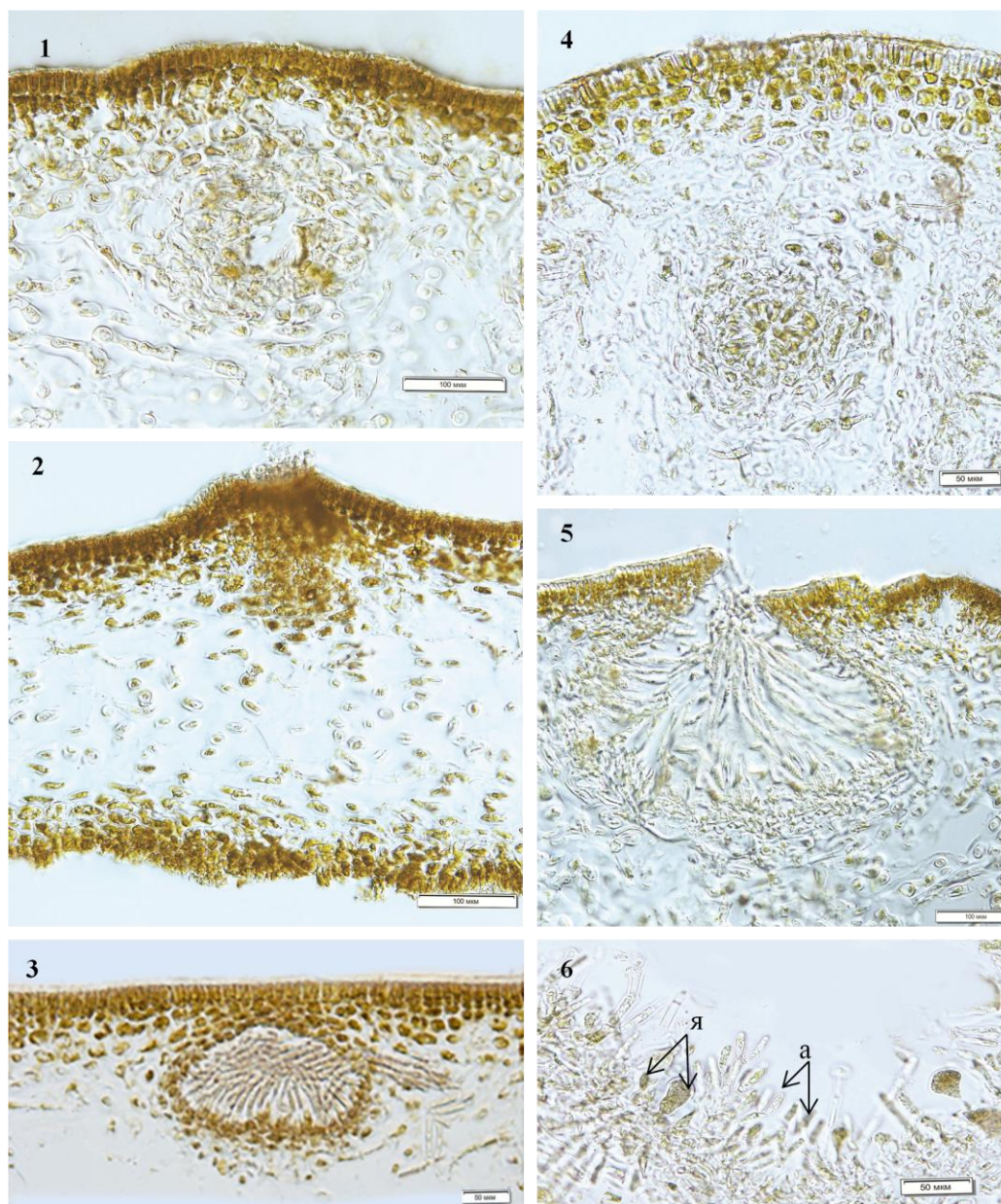


Рис. 4.4. Поперечные срезы концептакулов *Fucus distichus*, находящихся в стадии зрелости Φ_1 : формирование внутренней полости и выстилающего слоя концептакула (1, 4); формирование остиоли концептакула (2); парафизы, заполняющие концептакулы (3) – цекостома (5); внутренняя полость концептакула с примордиями антеридиев (а) и оогониев (я), показаны стрелками, (6)

В стадии Φ_2 рецептакулы заметно утолщены. Их крышки слабо выпуклые, хорошо заметны, более светлые, чем окружающие их стерильные участки слоевища. В этой стадии созревания в концептакулах активно осуществляется закладка все новых антеридиев и оогониев. Однако даже

самые старые из оогониев еще не имеют делений. Развитие антеридиев в концептакулах всегда опережает развитие оогониев, что, как и у других однодомных растений, ограничивает процессы их самооплодотворения.

Внешние особенности рецептакулов в стадии Φ_2 показаны на рисунке 4.3, 4-5. Гистологические срезы через концептакулы, находящиеся на этой стадии развития представлены на следующем рисунке 4.5, который показывает высокую плотность распределения концептакулов по поверхности рецептакулов и их достаточно разные размеры.

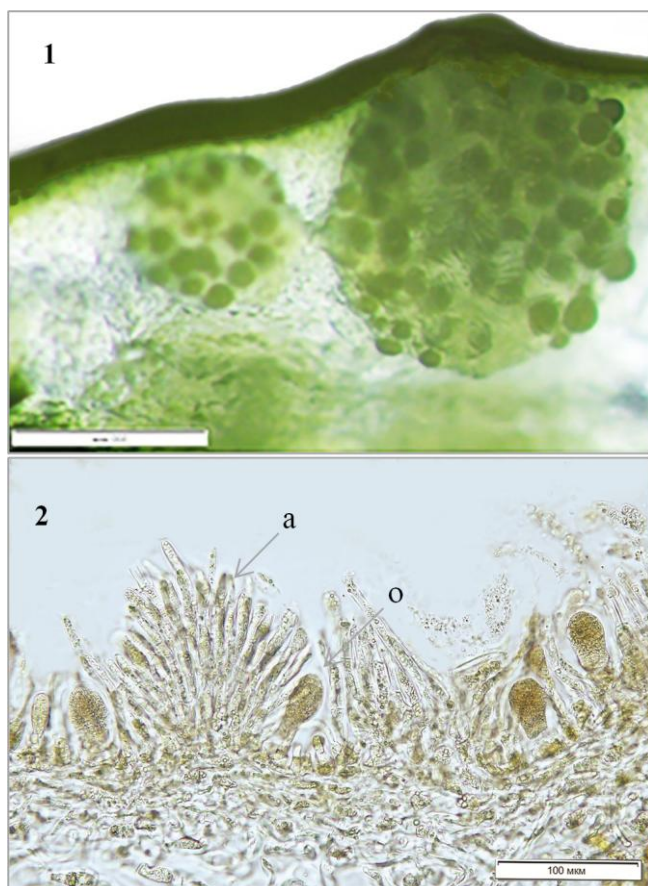


Рис. 4.5. Поперечные срезы концептакулов Ficus distichus, находящиеся в стадии зрелости Φ_2 . (1,2). Стрелками обозначены развивающиеся на выступающем слое концептакула оогонии и антеридии

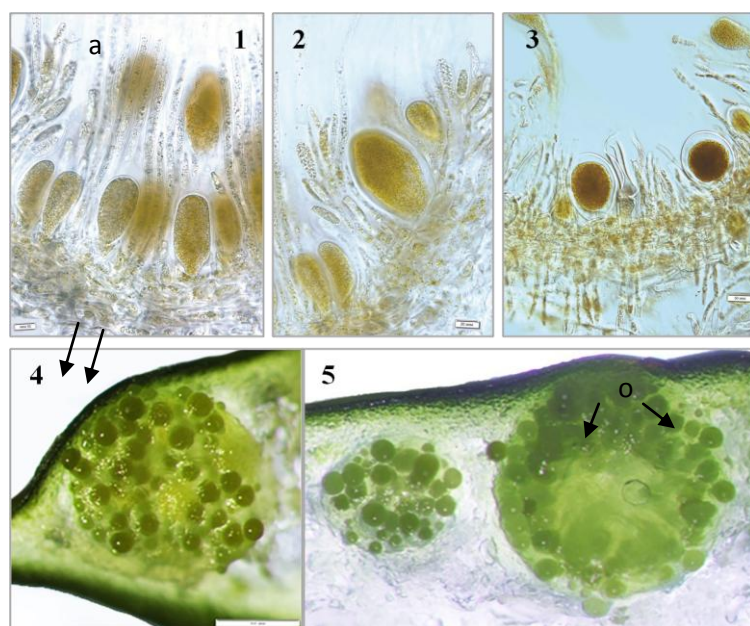
Характерной особенностью внутреннего строения рецептакулов на стадии развития Φ_2 является заполнение медуллярной тканью практически всего пространства между дорсальным и вентральным слоями подкорки. У разных растений медуллярная ткань может быть рыхлой или более плотной, но на этой стадии зрелости рецептакула она сохраняет свою целостность.

Следующую, Φ_3 , стадию развития рецептакулов характеризует значительно большая их толщина и их более темный оливково-бурый окрас.

Поверхность фертильных ветвей в этот период их зрелости становится бугорчатой из-за хорошо выраженной выпуклости крышек концептакулов (рис. 4.3, 6-7). Эти изменения морфологии сопровождаются анатомическими преобразованиями (рис. 4.6), из которых наиболее важными являются

изменения в строении оогониев. У большинства из них, по крайней мере, самых взрослых уже хорошо просматривается экзохитон – наружная оболочка, посредством которой женский половой орган, оогоний, прикрепляется к подлежащей поддерживающей его клетке. В этот период зрелости многие оогонии имеют двойную внутреннюю оболочку, называемую мезо- и эндохитон. Созревающие оогонии, кроме того, становятся более плотными и пигментированными, приобретают зеленый, буровато-зеленый, светло или темно коричневый цвет. Медуллярная ткань сохраняет целостность.

На стадии Φ_3 подавляющее большинство оогониев еще не имеют делений, а только готовятся к мейотическому процессу и формированию яйцеклеток. Антеридии на этой стадии зрелости концептакулов уже хорошо развиты. Они имеют вид терминально расположенных одногнездных стручков, прикрепляются к длинно-цилиндрическим материнским клеткам, которые разветвляются и формируют пучки. Таковые располагаются по стенкам внутренней полости концептакулов между оогониями и множественными многоклеточными парафизами (рис. 4.6).



*Рис. 4.6. Поперечные срезы концептакулов *Fucus distichus*, находящихся в стадии зрелости Φ_3 на разном увеличении (1-5). Стрелками обозначены оогонии (o) и антеридии (a)*

Рецептакулы в это время могут раздуваться, но еще не заполняются воздухом. В стадии Φ_4 рецептакулы раздуваются еще больше. Медуллярная

ткань при этом разрывается и внутри рецептакулов, особенно в теплую часть года, образуется полость, наполненная воздухом или слизью. Поверхность рецептакулов становится бородавчатой. У концептакулов хорошо просматриваются остии, через которые половые продукты выходят в окружающую среду.

Зрелые оогонии в это время приобретают коричневый цвет. Внешний вид половых продуктов на разном увеличении показан на рисунке 4.7. Именно в эту фазу зрелости, судя по нашим наблюдениям, происходит активное высыпание половых продуктов. Происходит оно порционно, поскольку период закладки репродуктивных структур достаточно растянутый, и их созревание протекает весьма неравномерно. В связи с тем, что закладка концептакулов на рецептакулах также значительно растянута во времени. Вначале их основное количество появляется в средней части рецептакулов, затем процесс закладки концептакулов охватывает верхнюю часть фертильной ветви и ее низ. В связи с этим один рецептакул может быть функциональным и активно рассеивать в окружающую среду яйцеклетки и антерозоиды в течение достаточно длительного времени. Весной это обычно 10-14 дней, позже, летом и осенью, процесс может затягиваться почти на месяц.

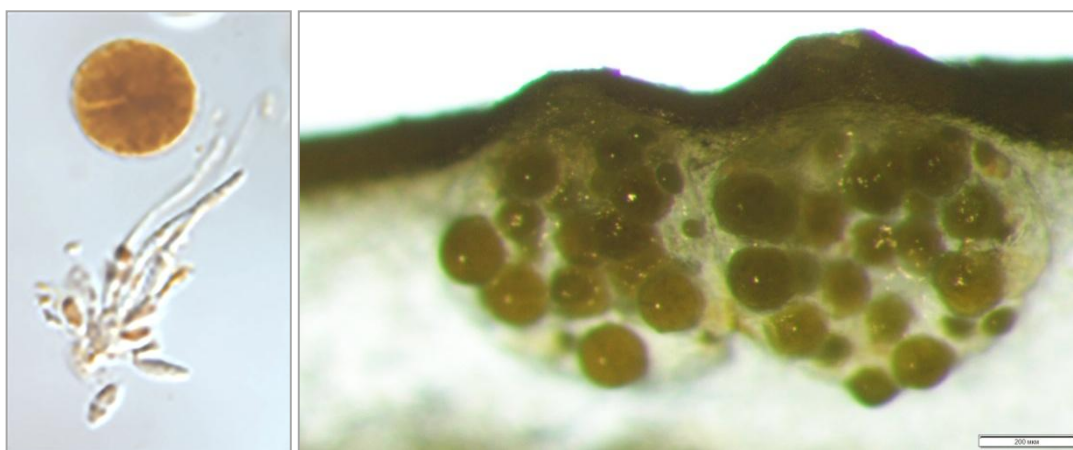


Рис. 4.7. Поперечные срезы концептакулов *Fucus distichus*, находящиеся в стадии зрелости Φ_4

Последняя пятая фаза зрелости рецептакулов Φ_5 имеет следующие характерные признаки. Рецептакулы огрубевает, приобретают рыжеватую-

коричневый цвет. Концептакулы в это время имеют широкие, открытые остиоли, обрамленные уплотненным валиком. Парафизы в концептакулах практически отсутствуют. На стадии Φ_5 концептакулы содержат лишь последние дозревающие оогонии и антеридии (рис. 4.8). Некоторые из них становятся уже пустыми. После высева последних порций половых продуктов рецептакулы разрушаются или отламываются от несущей их ветви.

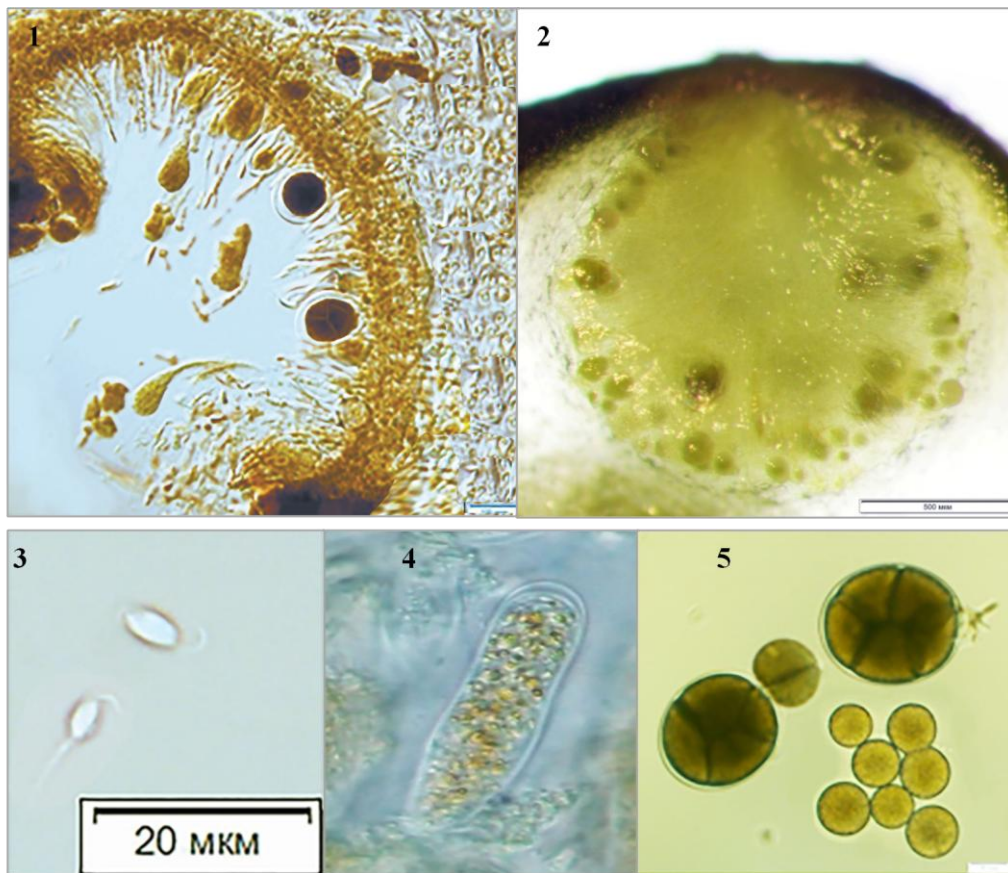


Рис. 4.8. Поперечные срезы концептакулов *Fucus distichus*, находящихся в стадии зрелости Φ_5 : широко открытые остиоли концептакулов (1,2); антерозоиды на большом увеличении (3); антерозоиды в антеридии (4); зрелые оогонии и выпавшие яйцеклетки (5)

Проведенные нами наблюдения показывают, что в то время как одни фертильные ветви фукуса завершают развитие и останавливаются в росте, другие еще продолжают расти и давать новые дихотомические ветвления. На отдельных вновь появившихся ветвях начинается или продолжается закладка новых концептакулов, остальные ветви остаются стерильными и продолжают свой рост. Такая стратегия роста и морфогенетического

развития слоевища *F. distichus* обеспечивает практически постоянное присутствие в окружающей среде зигот, покинувших материнские растения.

В ходе проведения исследований, направленных на выделение стадий фертильности, велось изучение размерных признаков вегетативных и генеративных структур. Выше было сказано, что размеры концептакулов и развивающихся в них структур по мере созревания рецептакулов и формирующихся в них репродуктивных органов закономерно меняются. Эти изменения естественным образом направлены в сторону увеличения размеров рецептакулов и концептакулов. У последних более чем в 10 раз увеличивается полость, почти в 5 раз толщина выстилающего слоя клеток. Крышки концептакулов по мере их развития становятся более мелкоклеточными и более толстыми. Их центральные поры – остиоли постепенно расширяется от 31,18-67,24 мкм до 163,71-221,27 мкм. Некоторые размерные признаки растений, находящихся в разных стадиях фертильности от Φ_0 до Φ_5 , приведены в таблице 4.1.

Таблица 4.1

Средние показатели некоторых размерных характеристик концептакулов и развивающихся в них структур на разных стадиях фертильности

Фертильность	Поперечник остиоли, мкм		Высота крышки концептакула, мкм		Поперечник концептакула, мкм		Максимальный поперечник оогониев, мкм	Толщина выстилающего слоя, мкм
	min	max	min	max	min	max		
Φ_0	31,18	67,24	46,21	57,21	45,16	264,12	0	23,87
Φ_1	54,80	91,28	70,12	96,32	49,21	298,7	23,29	31,12
Φ_2	91,12	129,72	64,12	144,79	86,23	315,58	52,29	54,29
Φ_3	112,03	161,34	87,43	181,15	1108	1163,8	154,12	69,21
Φ_4	144,12	217,46	186,4	221,83	727,4	1621,7	191,84	89,07
Φ_5	163,71	221,27	90,61	214,65	661,2	1715,1	171,62	98,32

Из представленной таблицы видно, как по мере созревания в концептакулах половых продуктов изменяются размерные показатели таких внешне различимых признаков как поперечник концептакулов и высота их крышек. Последние на стадии зрелости Φ_5 за счет разрастания

в толщину и увеличения высоты становятся от в 2-4 раза больше, чем в стадии зрелости Φ_0 . Тоже касается размеров остиолей. Если в самом начале их размеры колеблются от 31 до 67 мкм, то к моменту полного созревания и высыпания половых продуктов поперечник остиолей может достигать 221 мкм. Анализ изменений во времени толщины выстилающего слоя концептакулов показывает, что в течение всего периода созревания она увеличивается в 4 раза. Максимальный поперечник оогониев в период развития от стадии Φ_1 до стадии Φ_5 увеличивается в 7,4 раза. Столь значительные различия размерных характеристик концептакулов и развивающихся в них структур на разных стадиях фертильности при приобретении соответствующего навыка позволяют визуально оценивать состоянию зрелости концептакулов.

При выделении стадий фертильности концептакулов нами дополнительно использовался такой ранее не указывавшийся в научной литературе признак, как характеристика строения полисахаридных пробок, закупоривающих остиоли. У концептакулов, закладывающихся в весеннее время, пробки, закрывающие остиоль могут отсутствовать. Их функцию выполняет плотный, выходящий из полости концептакулов пучок парафизов. В период активного линейного роста растений они активно поглощают биогенные вещества и низкомолекулярную органику. По мере развития крышки концептакула и увеличения размеров остиоли пучок парафизов становится более рыхлым. Позже парафизарные нити располагаются кольцом по внешнему диаметру остиоли, в результате появляется, выходное отверстие, через которое зрелые половые продукты могут выходить во внешнюю среду (рис. 4.9,2).

Выход половых продуктов у фукуса происходит благодаря давлению, создающемуся внутри концептакула после того, как подсохшее во время отлива растение вновь напитывается водой. Тургор клеток при этом увеличивается, потерявшая воду слизь разбухает, оболочки оогониев от сдавливания лопаются, сдавливаются, и зрелые яйцеклетки выходят наружу. Нередко из концептакулов выходят оогонии с неразорвавшимися оболочками, или даже с оогониями, не завершившими развитие

(рис. 4.9, 4-5). Проследить их дальнейшую судьбу, к сожалению, не удалось. Антерозоиды также выходят из концептакулов порционно большими группами (рис. 4.9, 3), струйками, часто одновременно с женскими половыми продуктами (рис. 4.9, 2). Иногда они как бы выстреливаются во внешнюю среду.

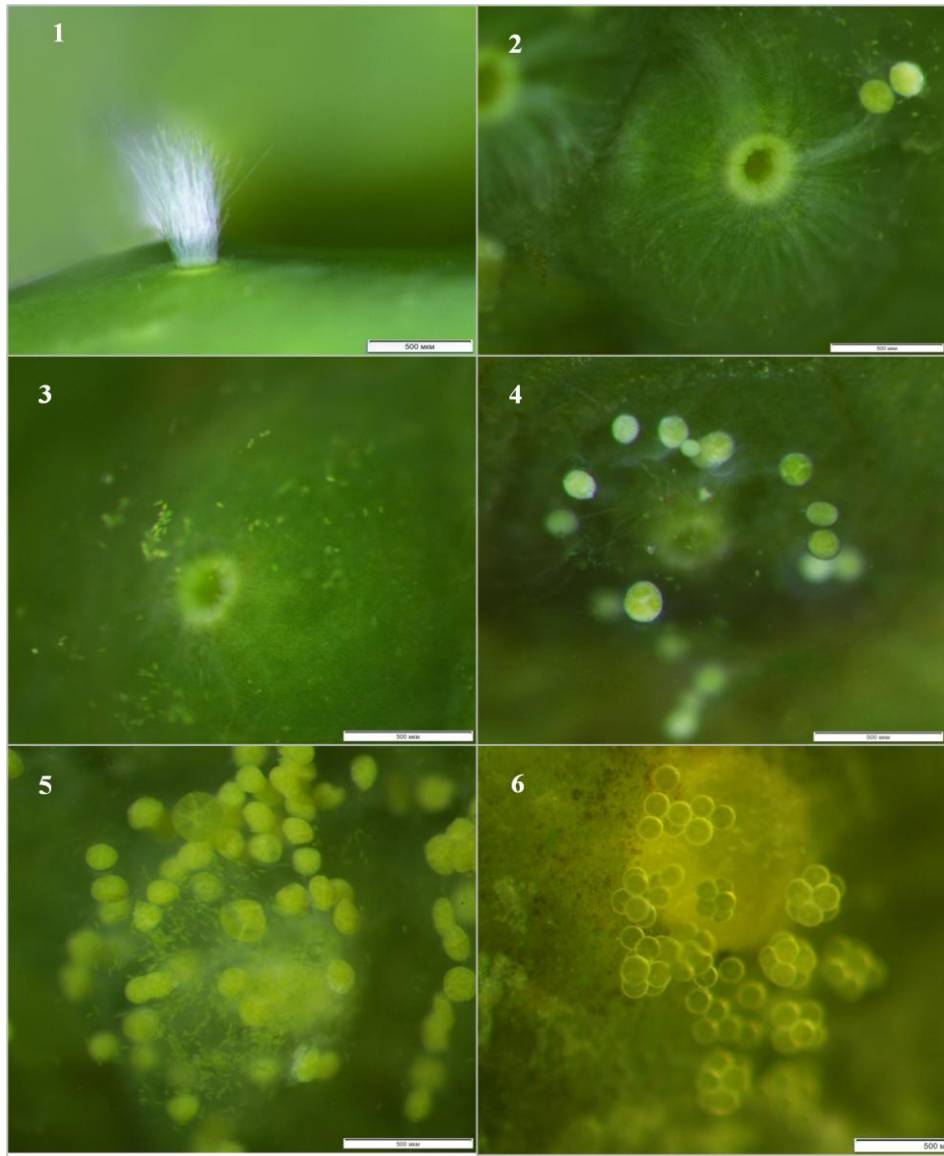


Рис. 4.9. Развитие парафизов и выход половых продуктов из концептакулов: пучок парафизов у концептакула в стадии Φ_0 (1); одновременный выход оогониев и антерозоидов из концептакула в стадии Φ_4 (1,4-5); выход антерозоидов из концептакула в стадии Φ_3 (3); выход из концептакула в стадии Φ_5 яйцеклеток, освободившихся от мезо- и эндохитона, (6)

В летнее и осеннее время, когда темпы роста растений снижаются (Kashutin et al., 2019), развитие концептакулов осуществляется несколько иначе. Они уже не имеют длинных, выходящих наружу волосков.

Их остиоли, начиная с момента закладки концептакулов до стадии фертильности Φ_4 , как уже было сказано выше, бывают закрыты пробками (рис. 4.10). Описание этого явления в научной литературе отсутствует. О причинах смены волосков на пробке можно только догадываться. Не исключено, что таким образом растение надежно защищает внутреннюю полость концептакулов и развивающиеся в них репродуктивные клетки от патогенной микрофлоры.

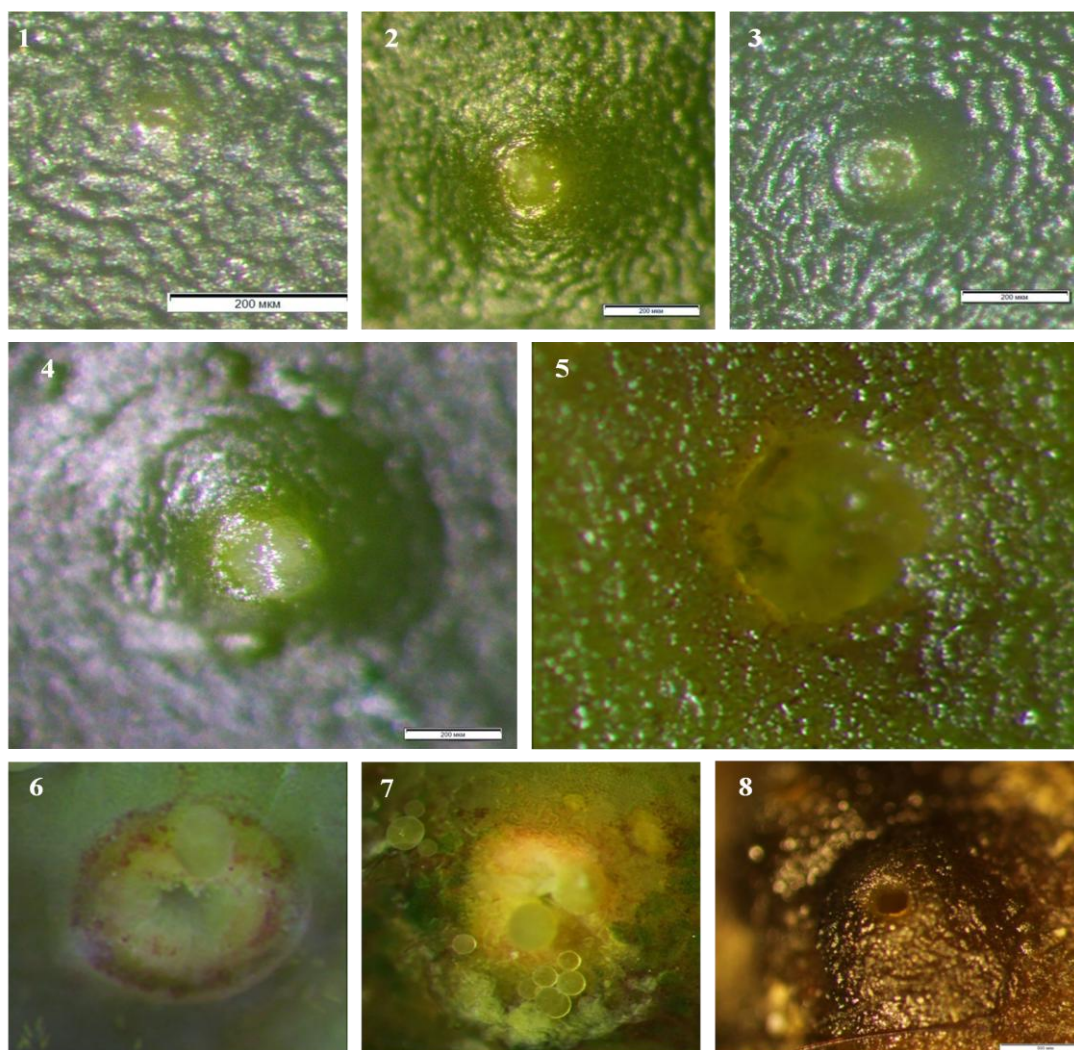


Рис. 4.10. Крышки концептакулов на разной стадии фертильности: предфертильная стадия Φ_0 (1); стадия Φ_1 , видна пробка, закрывающая остиоль (2); стадия зрелости Φ_2 (3); стадия Φ_3 , увеличение поперечника пробки (4); стадия Φ_4 , начало разрушения пробки (5), продолжение процесса ее разрушения (6); стадия Φ_5 , открытая остиоль и выход продуктов размножения (7); завершение стадии Φ_5 , пустой концептакул (8)

4.2.2. Прорастание зигот

Гистологическое изучение зрелых рецептакулов у собранных в Авачинской губе растений *F. distichus* показало, что наряду с концептакулами, несущими антеридии и оогонии, у них изредка встречаются полости без отверстий, в которых органы размножения отсутствуют. В научной литературе их принято называть цекостомами (рис. 4.4, 3; 4.11, а). Их размеры достигают 180-315 мкм в поперечнике. Зрелые концептакулы *F. distichus* обоеполые, их размеры также значительно варьируют от 400 до 700 мкм в поперечнике (4.11, б-в).

Как уже было сказано выше, концептакулы у фукусовых водорослей развиваются из одной инициальной клетки, расположенной на поверхности таллома. Ее последующие деления приводят к образованию структур, несущих органы размножения и развивающиеся между ними стерильные нити-парафизы. Деление клеток, окружающих так называемую проспору, одновременно с образованием выстилающего слоя концептакула приводит к формированию округлой полости. Над концептакулом на поверхности слоевища развивается утолщение и хорошо заметная пора. Через нее в окружающую среду выходят продукты размножения. Нередко до их созревания из концептакула торчат наружу парафизы (рис. 4.9, 1). Из полостей, в которых органы размножения не образуются, также могут выступать наружу парафизы. Такие стерильные полости принято называть криптостомами. Торчащие из них нити, как об этом было сказано выше, увеличивают площадь соприкосновения слоевища с водным потоком и способствуют лучшему использованию растением растворенных в воде питательных веществ.

Оогонии, в которых развиваются яйцеклетки, появляются в результате деления клеток выстилающего слоя. Даже в молодом возрасте они хорошо отличаются от окружающих их стерильных клеток более темным цветом. Процесс формирования половых продуктов в оогонии завершается

формированием у *F. distichus*, как и у других видов рода *Fucus* (Петров, 1977; Smith, 1955), 8 яйцеклеток. У изучаемого вида в зрелых концептакулах оогонии всегда развиваются среди парафизов и имеют, как было сказано в предыдущем разделе главы, толстую трехслойную слизистую оболочку (рис. 14.11, г-д).

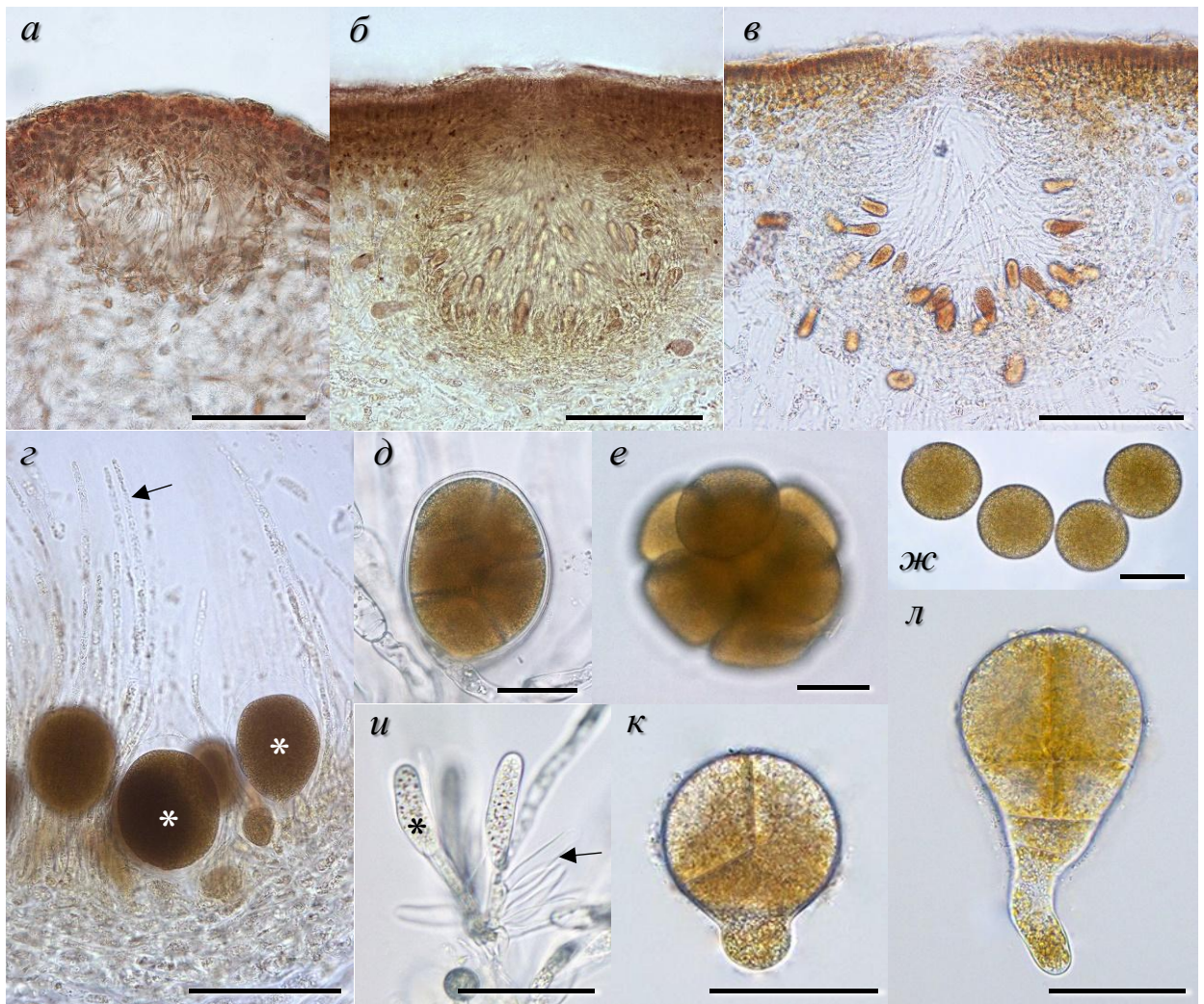


Рис. 4.11. Строение репродуктивных органов и прорастание зиготы камчатских представителей *Fucus distichus*: стерильный концептакул (цекостом) (а); развивающиеся концептакулы, имеющие женские и мужские гаметангии (б, в); незрелые оогонии до редукционного деления (отмечены звездочкой) и парафизы (отмечены стрелкой) (г); зрелый оогоний с сформированными яйцеклетками; е – вышедшие из оогония яйцеклетки, покрытые единой слизистой оболочкой; ж – отделившиеся друг от друга яйцеклетки (д); зрелые (отмечены звездочкой) и пустые (отмечены стрелкой) антеридии (и); первые деления талломической клетки проростка (к); развитие проростка на 7-ой день культивирования (л).

Масштаб: а, б – 150 мкм, в, г – 100 мкм, д-л – 50 мкм.

С выстилающими клетками концептакула оогонии соединяются посредством поддерживающих клеток. Перед редукционным делением примордиальные клетки достигают в среднем 115 мкм в высоту, толщина их слизистой оболочки обычно варьирует в пределах 4-15 мкм, в отдельных случаях она достигает 20 мкм. Зрелые оогонии с хорошо различимыми яйцеклетками (рис. 4.11, д) достигают 150-180 мкм высоты.

Для изучения выхода яйцеклеток в лабораторных условиях проводили стимуляцию рецептакулов описанным выше в главе 3 способом. Затем вели наблюдение за выходом яйцеклеток и их дальнейшим развитием. Исследования в этом направлении показали, что некоторое время вышедшие из концептакулов оогонии еще остаются окруженными единой двуслойной оболочкой, образованной мезо-и эндохитомом (рис. 4.11, е). Третий внешний слой оболочки оогония экзохитон, оставался прикрепленным к поддерживающей его клетке. Уже через несколько минут двуслойные оболочки, окружающие яйцеклетки, разбухали и разрывались. Округлые яйцеклетки высвобождались в окружающую среду (рис. 4.11, ж). Они содержали многочисленные бурые гранулы и достигали 75 мкм в поперечнике.

Мужские антеридии формировались на разветвленных нитях, отходящих от клеток выстилающего слоя концептакула, среди оогониев и парафиз. Они развивались на центральной оси и боковых ветвях антеридиального пучка (рис. 4.11, и). Антеридии имели двухслойную оболочку, поэтому все антерозоиды, покидая гаметангии, были заключены в единый однослойный слизистый пакет, который вскоре разрывался. Внешний слой оболочки антеридия также, как и у оогониев, оставался прикрепленным к несущей их нити (рис. 4.11, и). В культуральной среде свободноплавающие антерозоиды появлялись быстрее, чем

высвободившиеся из оогониев яйцеклетки. Они имели по 2 латеральных разнонаправленных жгутика (рис. 4.8, 3).

Яйцеклетки фукуса выделяют в окружающую среду феромон фукосерратен, который привлекает к ним антерозоиды (Müller, 1973). Проследить момент оплодотворения в лабораторных условиях не представилось возможным. Поскольку для этого обычно используют отсутствовавшую в нашем распоряжении микроскопическую технику. За момент появления зигот мы принимали четырехчасовой период, прошедший после погружения простимулированных рецептакулов в охлажденную питательную среду. Проведенные нами наблюдения показали, что к этому моменту в культуральной среде с активно плавающими антерозоидами все яйцеклетки уже покидают оогонии.

Известно, что образование зигот у фукуса при смешивании зрелых яйцеклеток и антерозоидов происходит в течение 30 ± 15 мин. (Wakana, Abe, 1992; Motomura, 1994). Их дальнейшее развитие в первые часы существования зигот изучено достаточно подробно. В работах зарубежных и отечественных альгологов описаны важные аспекты их поляризации, первых делений, а также связанные с этими процессами внутриклеточные перестройки (Тараховская, 2006; Quatrano, 1980; Kropf, 1997; Nagasato et al., 1999; Nagasato et al., 2015).

Первое деление у зигот фукуса в наших экспериментах происходило через сутки после их появления. На седьмой день культивирования эмбрионов в лабораторных условиях они состояли уже из 3-8 клеток (рис. 4.11, к-л).

Клетки, образовавшиеся после первого деления зиготы, уже имели первичную дифференциацию (рис. 4.12, а). Одна из них, талломическая, была более крупной и округлой, другая, ризоидальная, была более вытянутой. Талломическая клетка, как правило, делилась более активно и формировала

кладомную часть слоевища, из которой позже появлялась основная часть слоевища фукуса – дихотомически разветвленный кустик, а подошва и небольшая часть основания стволика развивались из ризоидальной клетки. У изученных нами эмбрионов в некоторых случаях формировались две ризоидальные клетки.

Через 26 дней культивирования фукуса длина самых крупных проростков достигала 600 мкм (рис. 4.12, а-б). Их ризоидальная часть обычно была неразветвленной и состояла из 6-8 клеток (рис. 4.12, а). На апикальной части проростков формировались однорядные многоклеточные гиалиновые волоски (рис. 4.12, б). Дальнейшее развитие ювенильных растений приводило к появлению 2-4-х очень длинных гиалиновых волосков (рис. 4.12, в-г).

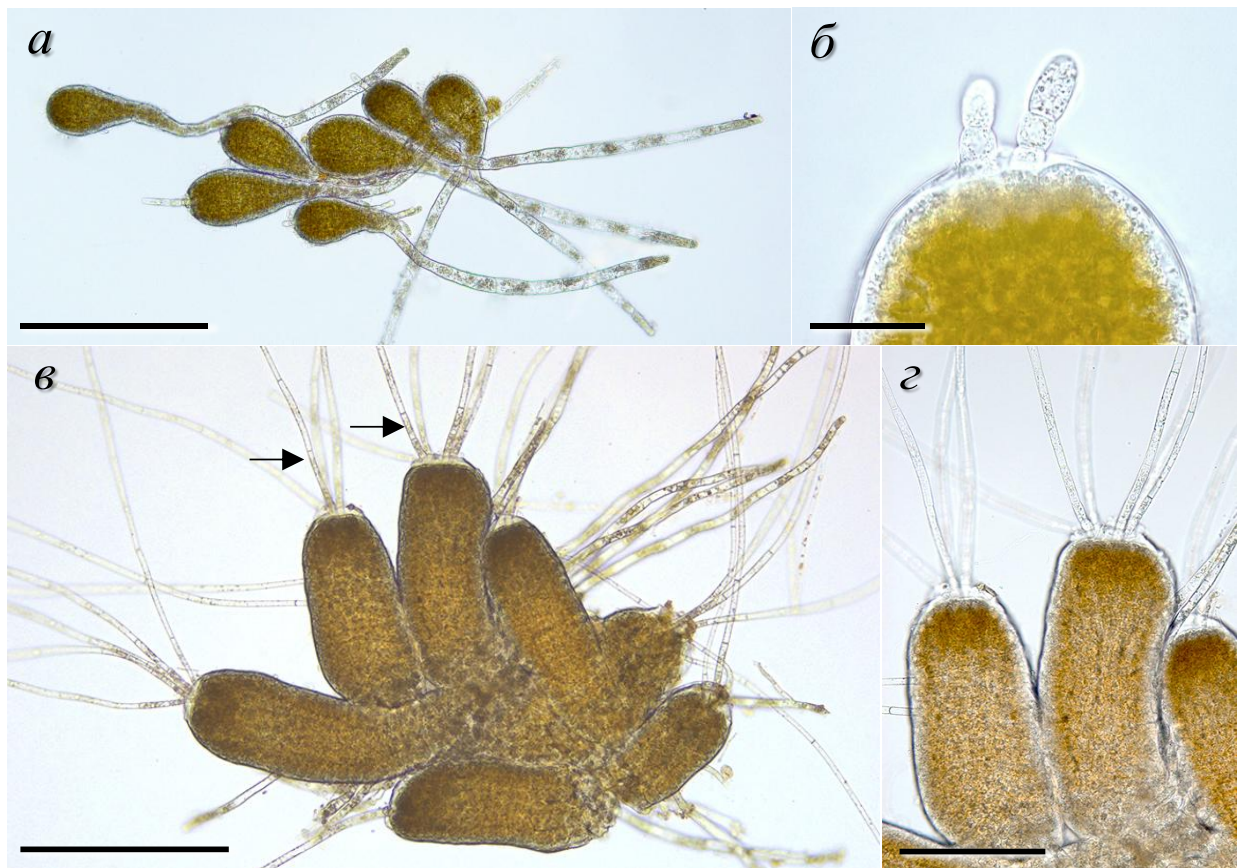


Рис. 4.12. Разновозрастные проростки *Fucus evanescent* в культурах: групповое развитие ювенильных спорофитов, отчетливо прослеживается их талломическая и ризоидальная части (а); образование апикальных волосков на 26-ые сутки культивирования (б); спорофиты с развитыми гиалиновыми волосками (отмечены стрелками) на 115-ый день культивирования (в, г). Масштаб: а, в – 250 мкм, б – 20 мкм, г – 50 мкм

К четвертому месяцу культивирования молодые проростки уже были заметны невооруженным глазом и достигали 1,0-1,2 мм длины. Апикальная часть их кладомных слоевищ несла 2-4 многоклеточных волоска. Их размеры зачастую превышали остальную часть проростка. Известно, что развитие гиалиновых волосков у фукоидов напрямую связано с концентрацией биогенов в среде. Разрастаясь и совершая постоянные движения в потоке воды, они, как было сказано выше, активно осуществляют функцию органотрофного питания. Исследования проростков видов *F. distichus* subsp. *evanescens* и *F. serratus* проводимые другими авторами, показали, что количество и длина гиалиновых волосков имеют отрицательную корреляцию с содержанием в окружающей среде биогенных элементов, в частности нитратов и фосфатов (Steen, Scrosat, 2004; Guiry, Guiry, 2019). Авторы указанных выше работ отметил также, что у *F. distichus* subsp. *evanescens* эта связь выражена сильнее, чем у *F. serratus* и в обедненной биогенами среде на одном его проростке может одновременно развиваться более 20 гиалиновых волосков.

В наших исследованиях при выращивании проростков *F. distichus* в культуральной среде формировалось не более 4 волосков (рис. 4.12, в-г). Это говорит лишь о том, что использовавшаяся нами культуральная среда имела достаточную для раннего развития фукуса концентрацию питательных веществ.

4.3. Морфологическое развитие и размножение фукуса

4.3.1. Изучение роста и спороношения меченых растений в природной среде

Для изучения роста и спороношения растений в природной среде использовали разноразмерные разновозрастные меченые растения (рис. 4.13). В главе «Материалы и методы» подробно описаны методы их мечения, способы измерений, определения среднесуточного и среднемесячного

прироста ветвей. Там же дана расшифровка используемых ниже, в тексте и в подписях к рисункам условных обозначений ветвей разных порядков и растений разного возраста.

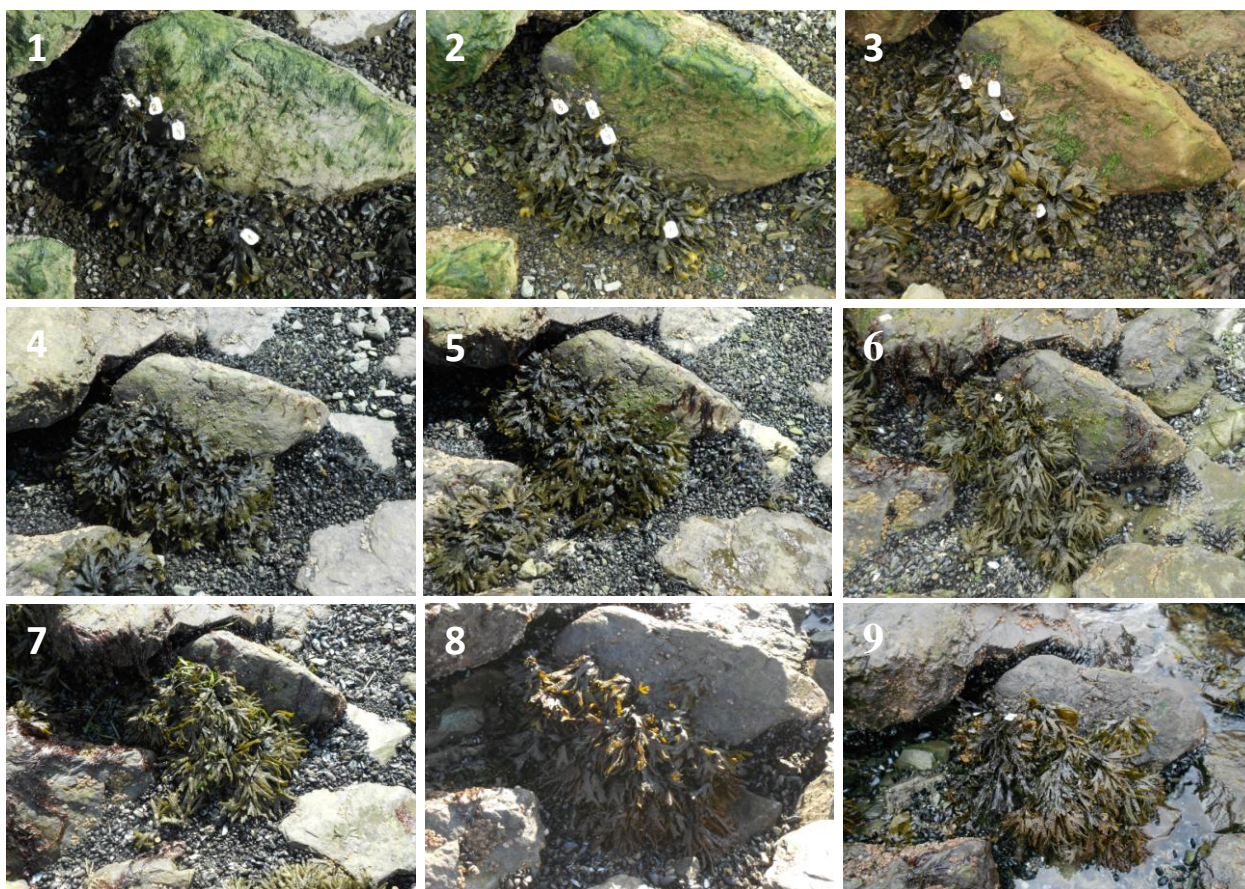


Рис. 4.13. Изменение фенологического состояния сообщества фукуса с мечеными разновозрастными растениями в период с 1 апреля по 4 ноября 2017 г. в месте проведения постоянных наблюдений в бух. Сероглазка. Фотографии сделаны 01.04.17 (1); 16.04.17 (2); 13.05.17 (3); 08.06.17 (4); 12.07.17 (5); 27.07.17 (6); 08.08.17 (7); 18.09.17 (8); 04.11.17 (9)

Напомним, что длина ветвей в таблицах, включенных в этот раздел диссертации обозначается как L_n , где показатель «n» показывает порядок ветви. Разновозрастные растения, имевшие на момент мечения разное количество дихотомий, отмечены как D_n , где «n» – показывает число дихотомических ветвлений.

Выше было сказано, что на развитие *Fucus distichus* существенное влияние оказывают температура и соленость воды. Наши исследования, основанные на изучении меченых растений, показали, что наиболее эффективно линейный рост *F. distichus* в Авачинской губе происходил

в весенний и осенний периоды, когда температура воды не превышала 10-11°C, а соленость – 10 ‰. Отметим, что в работе С.В. Малавенды (2011) указано, что активное увеличение размерно-массовых показателей и площади фотосинтетической поверхности у баренцевоморского *F. distichus* имеют место при переменной солености 10-25 ‰, и что нижней границей устойчивости этого вида к солености являются значения 5-10 ‰.

Вслед за сезонными гидрологическими и гидрохимическими изменениями у меченых растений всех возрастных групп заметно менялись средние значения прироста общей длины (AGR). Это хорошо видно из приведенной ниже таблицы 4.2.

Таблица 4.2

Месячная ($AGR_{мес}$) и суточная ($AGR_{сут}$) скорость роста меченых растений *Fucus distichus* и количество дихотомий, образовавшихся у представителей разных возрастных групп в течение всего периода наблюдений

Характеристика	Размерная группа на начало исследований				
	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	D ₅
AGR мес (мм/мес)	32,8	24,2	36,7	28,0	23,0
AGR сут (мм/сут)	1,04	0,76	1,16	0,88	0,73
Количество новых дихотомий к концу наблюдений	6	5	5	4	4

Анализ приведенных в ней данных показывает, что наиболее активный среднесуточный и среднемесячный прирост имел место у представителей групп D₁ и D₃, а самые низкие показатели $AGR_{мес}$ и $AGR_{сут}$ имели растения D₅. Они же наряду с представителями группы D₄ сформировали меньшее количество новых дихотомий, чем более молодые растения. Объясняется это тем, что в изучаемой микропопуляции более взрослые растения активнее выполняли функцию воспроизводства.

У растений размерной группы D₃ показатели $AGR_{мес}$ и $AGR_{сут}$ составили соответственно 36,7 мм/мес и 1,16 мм/сут. У образцов фукуса D₁ они были несколько меньшими: 32,8 мм/мес и 1,04 мм/сут. В остальных размерных группах прирост был на 23,7-36,7% меньше, чем у растений D₃. К концу наблюдений общая длина растений в группах D₁ и D₄ варьировала в пределах 231-239 мм, в группах D₃ и D₅ от 279 до 284 мм, а в группе D₂ она не превышала 180 мм.

За 190 суток наблюдений у меченых фукусов образовалось от четырех до шести новых дихотомических ветвлений. В группе D_1 сформировалось 6 новых дихотомий, из которых 4 возникли в летнее время (табл. 4.2). Для растений размерных групп D_2 и D_3 также было характерно активное образование ветвей в летний период (4 из 5 вновь образовавшихся). Осенью (сентябрь-октябрь) в возрастных группах D_4 и D_5 сформировались одна и две ветви, соответственно, а за все время наблюдений по 4 ветви.

Изучение особенностей развития разновозрастных растений (D_1 - D_5) в прикамчатских водах показало, что фукусы размерной группы D_1 характеризуются наибольшей скоростью линейного роста. К концу первой декады октября они способны сформировать до семи дихотомических ветвлений и уже при трех дихотомических ветвлениях могут участвовать в размножении. За период с 1 апреля по 7 октября растения группы D_2 имели семь порядков ветвей, растения групп D_3 и D_4 – восемь порядков, а группы D_5 – девять.

С 1 апреля по 13 мая у D_3 и D_4 растений был зарегистрирован наименьший суточный прирост общей длины (рис. 4.14), поскольку у большинства видов водорослей в этот период имеет место активный линейный рост. Сравнительно низкий прирост был отмечен у размерных групп D_1 , D_2 и D_4 в августе. Это время, как известно, является временем активного размножения вида. Второе заметное увеличение прироста длины слоевища у всех размерно-возрастных групп было отмечено осенью. Стоит отметить, в это время года AGR у представителей разных возрастных групп была разной. У размерной группы D_1 максимальный прирост общей длины 2,33 мм/сут наблюдался в мае-июне.

Активный рост представителей группы D_2 наблюдался в августе, он составлял 1,87 мм/сут. Для группы D_3 был характерен резкий всплеск ростовых процессов в начале лета до 2,26 мм/сут и плавное снижение $AGR_{мес}$ до 1,19 мм/сут к середине сентября. У растений группы D_4 , как и у представителей группы D_2 , максимальное значение $AGR_{сут}$ было

отмечено в августе и составляло 1.6 мм/сут. У растений группы D₅ значение AGR_{сут} в течение лета варьировало незначительно, от 0,46 до 1,08 мм/сут, однако в середине сентября у них был зарегистрировано резкое увеличение AGR_{сут}, до 2,21 мм/сут (рис. 4.14).

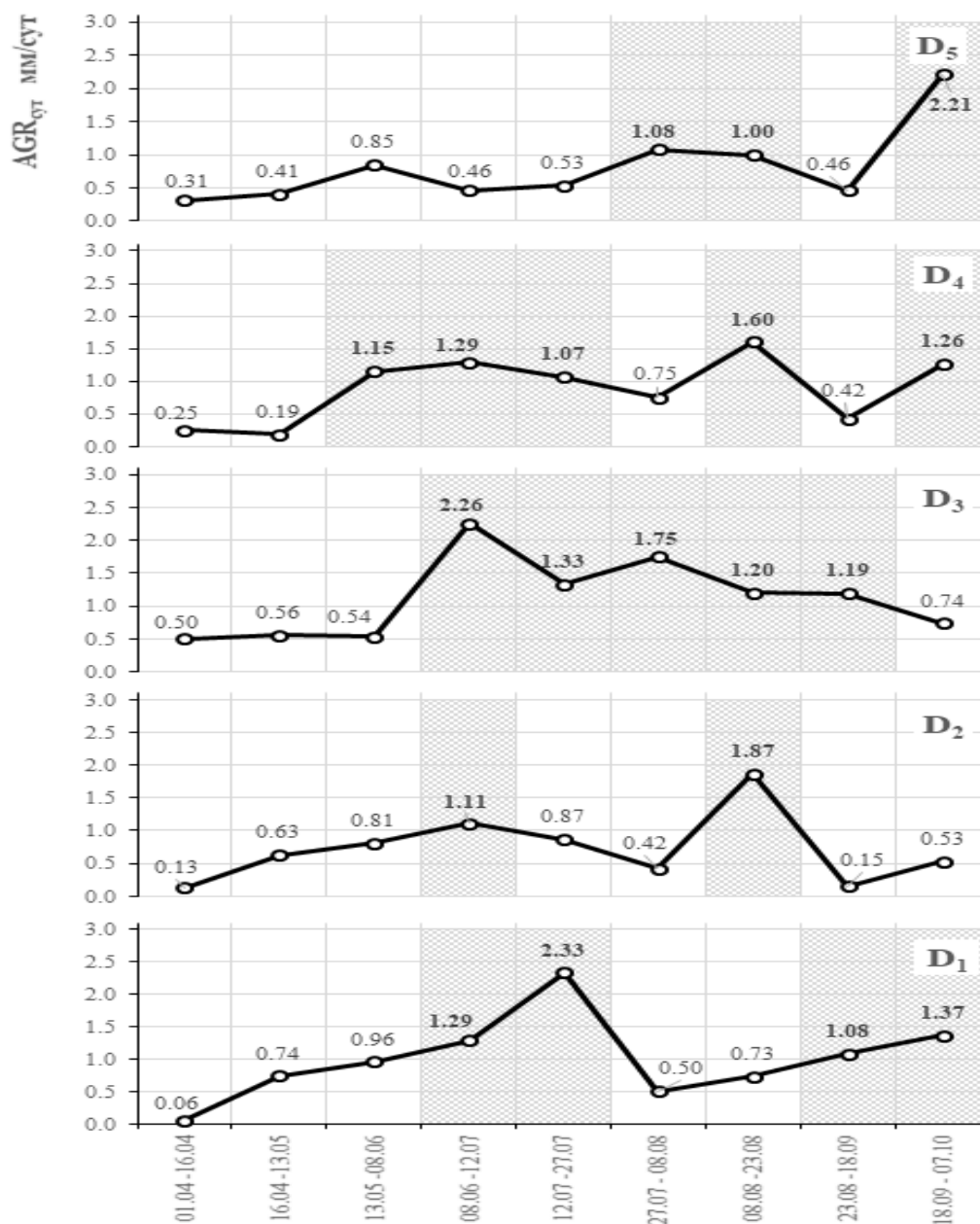


Рис. 4.14 Помесячные изменения среднесуточной скорости роста растений *Ficus distichus* в разновозрастных группах D₁–D₅

В целом скорость роста *F. distichus* в период наблюдений варьировала от 23,2 до 36,7 мм/мес или от 0,6 до 2,33 мм/сут., если выразить ее в показателях среднесуточного прироста. В работе А.Н. Камнева (1999) для этого вида указывается максимальный среднесуточный прирост – 0,8 мм/сут.

Для растений *F. distichus*, произрастающих у берегов Ванкувера, максимальное значение AGR (14 мм/мес) зарегистрировано в осеннее время (Ang, 1991). Это существенно ниже, чем у изученных нами представителей *F. distichus*. Вероятно, это связано с биогенным загрязнением района проведения наблюдений за мечеными растениями, а также более южным расположением штата Ванкувер и, соответственно, с большим прогревом морских вод, омывающих его побережье. *F. distichus*, как уже говорилось выше, является бореально-арктическим видом, поэтому оптимальными для его развития являются приполярные и холодоумеренные широты (Lüning, 1984; Coyer et al., 2006).

Более ранними исследованиями зарубежных авторов было показано, что для атлантических популяций *F. distichus* значения AGR изменяются от 25 до 40 мм/мес (Sideman, Mathieson, 1983; Keser, Larson, 1984). Абсолютная скорость роста у других представителей рода *Fucus* значительно варьирует. У *F. vesiculosus* она может изменяться от 35 до 60 мм/мес (Keser, Larson, 1984). Наименьшая скорость роста (19-28 мм/мес) отмечена у *F. spiralis* (Niemeck, Mathieson, 1976). Учитывая эти данные, камчатскую популяцию *F. distichus* из Авачинской губы можно охарактеризовать как имеющую высокие темпы роста. Так растения наименьшей из исследованных нами размерных групп фукуса D₁ за полгода достигли промысловых размеров – 23 см длины.

Полученные нами данные кардинально меняют представления о биологии развития изучаемого вида в прикамчатских водах и показывают, что он не медленно, как это считалось ранее (Чмыхалова, 2005), а, напротив, активно растущий вид. Это в свою очередь меняет представление о возможности его практического использования, в частности позволяет увеличить нормы его изъятия и открывает перспективы введения вида в южнокамчатской части его ареала в товарную и санитарную марикультуру.

Анализ данных по скорости изменения размерных характеристик и морфогенетическому развитию меченых растений с использованием

результатов изменения среднесуточного прироста ветвей разных порядков показал, что общая длина слоевища у представителей группы D_1 наиболее активно увеличивалась с середины мая до середины июня, в основном за счет интенсивного роста ветвей L_2 , L_3 , L_4 и L_5 . Это видно из рисунка 4.15. На нем в графическом виде показана интенсивность роста ветвей разных порядков у растений возрастных групп D_1 - D_3 . Используемые для его построения значения AGR, характеризующие затухающий, слабый, активный и интенсивный рост у ветвей, приведены в главе 3 «Материалы и методы».

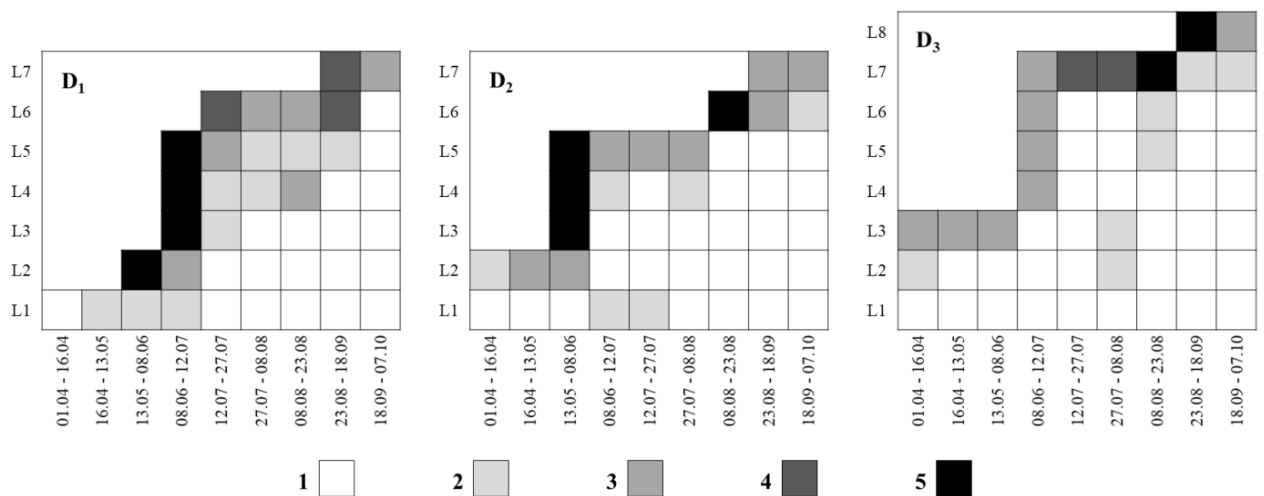


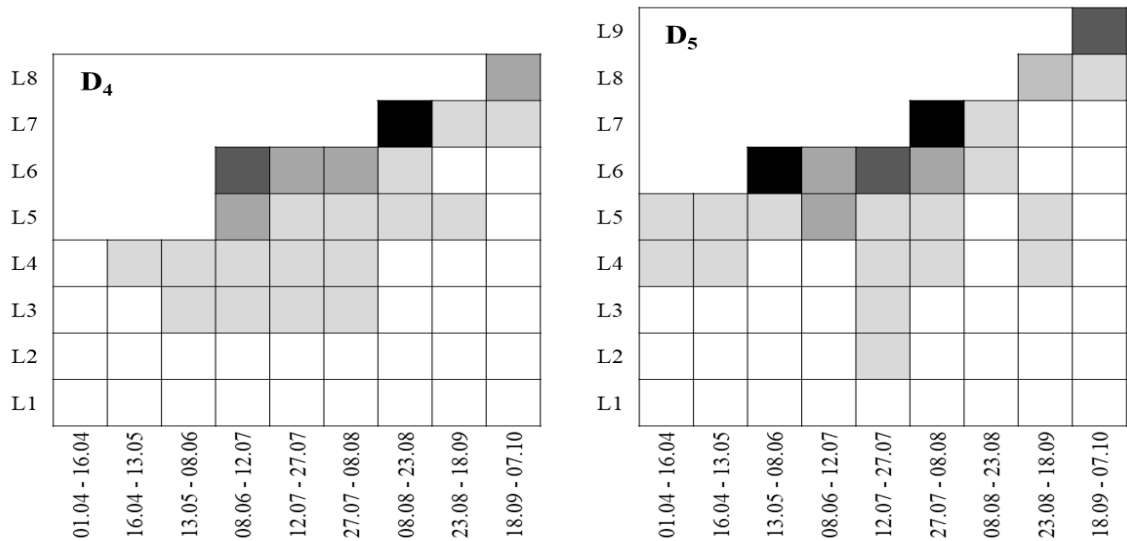
Рис. 4.15. Развитие дихотомических ветвей и динамика изменения их среднесуточного прироста у меченых растений *Fucus distichus* размерных групп D_1 - D_3 с 1 апреля по 7 октября 2017 г. Условные обозначения $AGR_{сут}$: 1 – ветвь прекратившая рост, 2 – с затухающим ростом, 3 – со слабым ростом, 4 – с активным ростом и 5 – с интенсивным ростом

В июне длина дня, постепенно повышаясь, достигла максимума, заметно повысились температура воздуха и прогрев прибрежных вод. Их соленость быстро понизилась до 4,9 ‰. В июле и августе при низкой солености, высокой температуре воздуха и воды интенсивность линейного роста субапикальных и расположенных ниже ветвей у разновозрастных групп растений D_1 - D_3 снизилась, и их слабый рост осуществлялся только за счет роста апикальных ветвей. Вновь увеличился он в конце августа. Отметим, что осенью AGR у ветвей разных порядков была разной.

У нижних ветвей L_1 самых младших представителей меченых растений D_1 , выявлен постоянный рост нижних ветвей L_1 - L_4 даже после появления

пятого дихотомического ветвления. Достаточно необычно у растений группы D_3 росли ветви L_7 . Они появились 8 июня. В период интенсивного снижения солености воды и повышения ее температуры рост ветвей стал более активным, чем в начале июня. С 8 по 23 августа растения группы D_3 характеризовались интенсивным среднесуточным приростом и формированием ветвей следующего порядка (L_8).

Растения размерной группы D_4 в начале вегетационного сезона уже имели ветви с формирующимися рецептакулами, поэтому их слабо выраженный линейный рост в апреле происходил одновременно с созреванием репродуктивных органов (рис. 4.16).



4.16. Развитие дихотомических ветвей и динамика изменения их среднесуточного прироста у меченых растений *Ficus distichus* размерных групп D_4 - D_5 с 1 апреля по 7 октября 2017 г. Условные обозначения $AGR_{сут}$ соответствуют таковым на рисунке 4.15

В период активного линейного роста слоевищ вплоть до начала июня растения этой возрастной группы не формировали новых дихотомических ветвлений. Они появились у них с 08.06.2017 по 12.07.2017 г. Седьмое дихотомическое ветвление у меченых растений D_4 было зарегистрировано в августе, а ветви L_8 появились только после 18 сентября.

Верхушечный и интеркалярный рост ветвей у меченых растений размерной группы D_4 по сравнению с таковыми у растений групп D_1 и D_2 был

заметно снижен, особенно во время активного весеннего роста, когда многие апикальные ветви начинали формировать рецептакулы. Самым активным в течение короткого периода времени рост ветвей L₇ был в августе. Аналогичным образом развивались представители группы D₅, которые к началу нашего эксперимента были уже достаточно сформированными. К апрелю в связи с завершением созревания половых продуктов часть ветвей у растений группы D₅ вовсе прекратила свой рост.

На других ветвях фукусов этой возрастной группы концептакулы еще продолжали развитие, и только около одной трети их ветвей оставались стерильными и продолжали расти. В период наиболее активного поздневесеннего роста растения группы D₅ образовали еще одно ветвление, при этом появившиеся ветви L₆ интенсивно росли. Ветви L₇ сформировались достаточно быстро – с 27.07.2017 до 08.08.2017 г., но затем скорость их роста снизилась. Следующие ветви (L₈ и L₉) появились у растений этой группы только к середине сентября, и AGR_{сyt} у этих ветвей была незначительной.

При определении возраста и продолжительности жизни у представителей рода *Fucus* подсчитывают дихотомические ветвления (Камнев, 1989). Так, в Белом и Баренцевом морях у видов *F. vesiculosus* и *F. distichus* любой возрастной группы за один год формируется две дихотомии (Кузнецов, 1960; Максимова, 1980). Этот подход широко используется в современных исследованиях баренцевоморских фукусов (Шошина, 2001; Евсеева, 2015; Канищева (Гончарова), Шошина, 2015).

Продолжительность жизни *F. distichus* оценивают по-разному. В большинстве отечественных исследований, посвященных изучению фукусов, указано, что она составляет от 7 до 12 лет и в среднем, как правило, не превышает 9 лет. Например, баренцевоморский *F. distichus* живет 8-9 лет (Максимова, 1980), у берегов южного Приморья – 7-9 лет (Камнев, 1999). В прибрежных водах юго-восточной Камчатки продолжительность его жизни составляет не более 7 лет (Чмыхалова, 2010).

Зарубежные исследователи считают, что продолжительность жизни

тихоокеанских и атлантических популяций *F. distichus* не превышает трех лет (Sideman, Mathieson, 1983; Ang, 1991). Проведенные нами исследования позволяют считать, что российские исследователи завышали продолжительность жизни этого вида. Они показывают, что в течение вегетационного периода его самые молодые представители могут давать разное количество дихотомий (от 4 до 6). Это с очевидностью указывает на то, что метод определения возраста по количеству дихотомических ветвлений для камчатской популяции *F. distichus* не приемлем. Наши данные ближе к выводам зарубежных исследователей, считающих, что продолжительность жизни у этого вида не превышает трех лет.

Таким образом, наблюдения за развитием разноразмерных меченых образцов *F. distichus* показывают, что наиболее активный рост в течение всего вегетационного сезона имеют самые молодые его представители – проростки с одним дихотомическим ветвлением. К концу вегетационного сезона их длина почти достигает таковой у растений, начавших свое развитие с конца осени предыдущего года. Максимальная скорость роста фукусов размерной группы D₁ была отмечена в конце сентября (2,21 мм/сут).

У меченых образцов фукуса наряду с изучением ростовых процессов определялись помесечные изменения состояния фертильности (см. главу 3). Полученные в ходе этого исследования данные показаны ниже, в форме таблиц. Представленные в них количественные показатели дают возможность судить о динамике созревания у меченых растений рецептакулов и иметь представление о морфогенетическом развитии растений, выражающемся в увеличении у них общей длины, длины ветвей разных порядка, определять время появления новых дихотомий и новых рецептакулов.

Анализ представленных в таблицах количественных данных позволяет, кроме того, судить об активности линейного роста слоевища в разные

месяцы года и времени прекращения роста ветвей того или иного порядка. Анализ изменений во времени количества рецептакулов с разной степенью зрелости дает представления о скорости их созревания и периоде времени, необходимом для перехода из одной фазы зрелости в другую. Выше было сказано о том, что выход в окружающую среду половых продуктов начинается в середине четвертой и первой половине пятой стадий зрелости рецептакулов. Данные изучения разновозрастных растений, представленные в составленных нами таблицах, дают представление о помесичных изменениях количества фертильных ветвей в стадиях зрелости Φ_4 и Φ_5 , а их количественное развитие дает возможность судить о времени наибольшей активности воспроизводства растений разных возрастных групп.

Ниже в таблицах 4.3, 4.4 показано развитие во времени генеративных органов у растений D_1 и D_2 . В них, приведены средние для группы значения всех показателей. Ошибки средних в таблицах не указаны из-за малой численности выборок, но, главным образом, потому, что наши исследования показали, что разновозрастные растения фукуса развиваются достаточно синхронно, и разница между размерными показателями у них столь мала, что ею можно пренебречь.

Анализ данных, приведенных ниже в таблицах 4.3 и 4.4, показывает, что у растений D_1 , имевших на начало наблюдений только одну дихотомию, первые признаки фертилизации были зарегистрированы 8 июня, а первые рецептакулы в стадии Φ_5 были отмечены 23 августа. Это дает основание говорить о том, что период между закладкой концептакулов и их созреванием до стадии зрелости половых продуктов и высыпания зигот длился около 80 дней. Максимальное количество зрелых рецептакулов, 20 шт., у растений D_1 было зарегистрировано 7 октября, когда они уже имели 7 дихотомических ветвлений. Созрели они, как это видно из табл. 4.3, практически одновременно. Завершили размножение растения D_1 4 ноября.

Под зиму они ушли, имея 7 дихотомических ветвлений. При этом большее количество их апикальных ветвей, 34 из 43 или 79%, имели признаки зрелости рецептакулов характерные для стадий Φ_3 и Φ_4 .

Таблица 4.3

*Развитие меченых растений *Ficus distichus* (D_1), произрастающих в Авачинской губе в районе побережья, расположенном в бух. Сероглазка в период 01.04.2017 по 01.02.2018*

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка (мм)							Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇			Φ_0	Φ_1	Φ_2	Φ_3	Φ_4	Φ_5
1	01.04.17	Д 1+	11	-	-	-	-	-	-	34	2	2	-	-	-	-	-
2	16.04.17	Д 1+	12	-	-	-	-	-	-	35	2	2	-	-	-	-	-
3	13.05.17	Д 2+	16	28	-	-	-	-	-	55	4	4	-	-	-	-	-
4	08.06.17	Д 2+	20	35	-	-	-	-	-	80	4	2	2	-	-	-	-
5	12.07.17	Д 5+	21	35	20	20	25	-	-	123	26	22	4	-	-	-	-
6	27.07.17	Д 5+	21	35	20	21	28	-	-	130	22	7	6	4	5	-	-
7	08.08.17	Д 6+	21	35	21	21	32	10	-	160	61	34	12	8	4	3	-
8	23.08.17	Д 6+	21	35	23	23	26	15	-	166	61	18	17	15	5	4	2
9	18.09.17	Д 6+	21	35	21	26	35	35	-	177	61	9	7	10	23	8	4
10	07.10.17	Д 7+	21	35	21	27	38	43	12	215	72	2	7	14	14	15	20
11	04.11.17	Д 7+	21	35	21	27	38	45	14	221	56	-	4	12	16	20	4
12	03.12.17	Д 7+	21	35	21	27	38	45	15	223	44	5	3	2	18	16	-
13	04.01.18	Д 7+	21	35	21	27	38	45	15	223	43	5	3	2	18	15	-
14	01.02.18	Д 7+	21	35	21	27	38	45	16	225	43	5	3	2	18	15	-

С третьего декабря по 1 февраля состояние фертильности у них практически не изменилось, и более зрелые концептакулы в это наиболее холодное время отсутствовали.

Такая стратегия развития меченых растений вполне объяснима: готовясь к зимовке, в октябре и ноябре они, как это показали наши наблюдения, завершили выброс зигот, но ушли под зиму с солидной порцией незрелых половых продуктов, оогониев и антеридиев, находящихся на завершающей стадии развития. Можно предполагать, что в следующем

вегетационном сезоне их весеннее размножение будет более активным, чем на первом году жизни.

У меченых растений D_2 первые признаки фертилизации рецептакулов появились также 8 июня, а первый зрелый рецептакул был зарегистрирован 23 августа. У этого растения период созревания пришелся на летнее время и был чуть короче.

Таблица 4.4

*Развитие меченых растений *Ficus distichus* (D_2), произрастающих в Авачинской губе в районе побережья, расположенном бух. Сероглазка в период 01.04.2017 по 01.02.2018 г.*

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвей	Длина ветвей разного порядка (мм)								Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇	L ₈			Φ ₀	Φ ₁	Φ ₂	Φ ₃	Φ ₄	Φ ₅
1	01.04.17	Д 2 +	10	13	-	-	-	-	-	-	36	6	6	-	-	-	-	-
2	16.04.17	Д 2 +	10	15	-	-	-	-	-	-	38	6	6	-	-	-	-	-
3	13.05.17	Д 2 +	10	24	-	-	-	-	-	-	55	6	6	-	-	-	-	-
4	08.06.17	Д 2 +	15	30	-	-	-	-	-	-	76	6	3	3	-	-	-	-
5	12.07.17	Д 4 +	16	30	20	22	20	-	-	-	115	14	6	5	3	-	-	-
6	27.07.17	Д 5+	16	30	20	27	27	-	-	-	128	24	10	8	5	1	-	-
7	08.08.17	Д 5+	16	30	20	27	34	-	-	-	133	24	8	7	6	2	1	-
8	23.08.17	Д 6 +	16	30	21	28	39	15	-	-	161	34	8	9	7	4	5	1
9	18.09.17	Д 7+	16	30	21	28	39	25	10	-	168	40	4	5	11	8	6	6
10	07.10.17	Д 7+	16	30	21	28	39	25	10	-	175	40	2	2	2	8	14	12
11	04.11.17	Д 7+	16	30	21	28	39	26	12	-	178	32	2	2	-	6	20	2
12	03.12.17	Д 7+	16	30	21	28	39	26	14	-	180	30	1	1	2	4	22	-
13	04.01.18	Д 8+	16	30	21	28	39	26	16	9	191	36	6	2	2	4	22	-
14	01.02.18	Д 8+	16	30	21	28	39	26	16	11	193	36	6	2	2	4	22	-

Размножались растения D_2 с 18 октября до 4 ноября. Под зиму они ушли стерильными, имея 8 дихотомических ветвей. Основная часть рецептакулов у представителей этой возрастной когорты имела четвертую стадию зрелости, и она оставалась неизменной в течение всего зимнего периода, с декабря по февраль.

Сравнение морфогенеза и размножения растений D_2 с растениями D_1 показывает, что стратегия их сезонного развития в целом одинакова

и направлена в большей мере на рост и созревание растений, чем на их размножение. За первый год вегетации представители этой возрастной группы успевают высеять небольшое количество половых продуктов с конца августа по начало ноября. Зимой рассеивание половых продуктов и зигот у них останавливается. Мы судим об этом потому, что рецептакулы у этих растений с 3 декабря по 1 февраля не изменили состояния зрелости Φ_4 на Φ_5 .

У растений D_3 (табл. 4.5), имевших на период мечения три дихотомических ветвления, первые апикальные ветви, имеющие признаки закладки концептакулов, появились раньше, чем у более молодых растений D_1 и D_2 , однако в размножение они, как и представители младшего возраста, вступили только 23 августа. Размножались они более активно и в течение более длительного периода – с конца августа до начала декабря. Наиболее активно концептакулы закладывались у них в июле. Так при обследовании, проведенном нами 12.07.2017, признаки фертилизации имели только 20 апикальных ветвей, а самое большое общее количество рецептакулов, у растений D_3 было обнаружено 18.09.2017 и 7.10.2017, и составило 44.

Таблица 4.5

*Развитие меченых растений *Ficus distichus* (D_3), произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном бух. Сероглазка в период 01.04.2017 по 01.02.2018 г.*

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка (мм)									Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇	L ₈	L ₉			Φ_0	Φ_1	Φ_2	Φ_3	Φ_4	Φ_5
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	01.04.17	Д 3 +	19	25	15	-	-	-	-	-	-	64	8	8	-	-	-	-	-
2	16.04.17	Д 3 +	19	26	20	-	-	-	-	-	-	72	8	8	-	-	-	-	-
3	13.05.17	Д 3 +	19	26	30	-	-	-	-	-	-	87	8	5	3	-	-	-	-
4	08.06.17	Д 3 +	19	26	45	-	-	-	-	-	-	101	8	3	1	4	-	-	-
5	12.07.17	Д 7 +	19	26	45	20	20	20	20	-	-	180	32	20	3	5	4	-	-
6	27.07.17	Д 7 +	19	26	45	20	20	20	35	-	-	200	32	15	5	6	4	2	-
7	08.08.17	Д 7 +	19	27	46	20	21	22	47	-	-	221	32	8	6	7	6	5	-
8	23.08.17	Д 7 +	19	27	46	20	21	22	59	-	-	260	32	2	4	8	11	3	4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
9	18.09.17	Д 8+	19	27	46	20	21	22	60	40	-	270	44	10	2	3	7	11	11
10	07.10.17	Д 8+	19	27	46	20	21	22	61	48	-	284	44	4	3	2	4	8	23
11	04.11.17	Д 8+	19	27	46	20	21	22	62	49	11	295	30	3	2	1	2	10	12
12	03.12.17	Д 8+	19	27	46	20	21	22	62	49	12	296	20	2	2	2	1	11	2
13	04.01.18	Д 8+	19	27	46	20	21	22	62	49	13	297	18	2	2	2	1	11	-
14	01.02.18	Д 9+	19	27	46	20	21	22	62	49	13	297	24	8	2	2	1	11	-

У обсуждаемой группы меченых растений, как и у представителей групп D_1 и D_2 , с декабря по февраль состояние зрелости практически не менялось, и большая часть рецептакулов в зимнее время находилась в стадии зрелости Φ_4 , которая, как было указано выше, характеризуется раздутием рецептакулов, наличием в пространстве между концептакулами и в самих концептакулах большого количества альгинатной слизи. Она является не только запасным веществом, но также выполняет криопротекторную функцию, препятствуя повреждению созревающих половых продуктов. Проведенное нами изучение внутреннего строения рецептакулов показало, что в то время как оогонии еще не имеют делений в концептакулах встречаются уже вполне оформленные антеридии, следовательно, мужские половые продукты созревают намного раньше, чем женские.

В таблице 4.6 представлены результаты изучения линейного роста и развития растений фукуса (D_4), которые на момент мечения имели по 4 дихотомических ветвления и по 24 апикальных ветви. 12 из них имели едва наметившиеся крышки концептакулов, 8 находились в стадии Φ_1 , 3 – в стадии Φ_2 и 1 – в стадии Φ_3 .

Представители этой возрастной группы, судя по всему, начали свой рост еще осенью 2016 г., затем, имея несколько дихотомических ветвлений, они перезимовали. В течение осени и последующего зимнего периода у них успели сформироваться несколько рецептакулов, с разной степенью зрелости. В середине мая только один из них был в стадии Φ_4 . Первые зрелые рецептакулы в стадии Φ_5 появились у них только во второй декаде июля.

*Развитие меченых растений *Fucus distichus* (D₄), произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном бух. Сероглазка в период 01.04.2017 по 01.02.2018 г.*

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка (мм)										Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇	L ₈	L ₉	L ₁₀			Φ ₀	Φ ₁	Φ ₂	Φ ₃	Φ ₄	Φ ₅
1	01.04.17		10	12	25	15	-	-	-	-	-	-	62	12	8	3	1	-	-	-
2	16.04.17	Д 4+	10	12	25	17	-	-	-	-	-	-	64	12	8	3	1	-	-	-
3	13.05.17	Д 4+	10	12	26	21	-	-	-	-	-	-	69	12	4	5	2	1	-	-
4	08.06.17	Д 4+	10	12	29	30	-	-	-	-	-	-	81	12	3	4	3	2	-	-
5	12.07.17	Д 6+	10	12	30	31	25	35	-	-	-	-	143	29	7	11	4	5	2	1
6	27.07.17	Д 6+	10	12	32	33	28	45	-	-	-	-	160	34	9	6	6	6	4	3
7	08.08.17	Д 6+	10	12	32	33	29	53	-	-	-	-	169	34	3	3	6	7	6	9
8	23.08.17	Д 7+	10	12	32	33	30	54	23	-	-	-	194	40	5	4	7	4	9	11
9	18.09.17	Д 7+	10	12	32	33	31	54	30	-	-	-	202	40	3	2	4	3	15	13
10	07.10.17	Д 8+	10	12	32	33	31	54	31	12	-	-	215	45	5	4	4	4	9	19
11	04.11.17	Д 8+	10	12	32	33	31	54	32	15	-	-	219	26	2	2	1	3	16	2
12	03.12.17	Д 9+	10	12	32	33	31	54	32	17	7	-	228	33	8	1	2	2	19	1
13	04.01.18	Д 9+	10	12	32	33	31	54	34	22	12	-	240	33	6	3	3	2	19	-
14	01.02.18	Д 10+	10	12	32	33	31	54	34	22	14	8	250	33	4	4	4	2	19	-

Период размножения растений D₄ длился с июля до конца эксперимента. При этом самая активная его фаза пришлась на сентябрь. Так 23.08.2017, 18.09.2017 и 07.10.2017 растения этой возрастной группы соответственно имели 11, 13 и 19 рецептакулов в стадии зрелости Φ₅.

От общего числа фертильных ветвей этого растения рецептакулы Φ₄ составили около 57%. В те же даты обследования состояния растений, 23.08.2017, 18.09.2017 и 07.10.2017, они имели самое большое общее количество рецептакулов находившихся в разной степени зрелости: 40, 40 и 45, соответственно.

В январе и феврале у представителей этой возрастной группы самыми многочисленными были рецептакулы, в стадии развития

Ф₅. При этом в период с 04.01.2018 по 01.02.2018 ни один из рецептакулов зрелостью Ф₄ не перешел в стадию зрелости Ф₅. Это еще раз подтверждает наш вывод о том, что выход половых продуктов в самое холодное время года, неблагоприятное для прикрепления и прорастания зигот, приостанавливается.

Под зиму меченые растения этой группы, ушли, имея 19 рецептакулов в стадии зрелости Ф₄. Они, как и более молодые растения D₁-D₃, не имели рецептакулов в стадии зрелости Ф₅. К этому времени растения D₄ имели уже 10 дихотомических ветвлений, и их общая длина увеличилась с 62 до 250 мм, т.е. в 4 раза.

Растения D₅ имели совершенно отличный от представителей группы D₄ сценарий развития (табл. 4.7). Как и последние они к моменту мечения были уже второгодними, т.е. вегетирующими второй вегетационный сезон. На момент мечения представители этой группы, после осеннего рассеивания зигот, сохраняли в общей сложности 23 рецептакула в разной степени фертильности, в том числе по три штуки в стадии зрелости Ф₅. Поэтому данные представители фукуса приняли активное участие в весеннем воспроизводстве популяции и продолжали размножаться до июня включительно.

С апреля до мая часть фертильных рецептакулов у них отвалилась, но в этот же период кустики D₅ дали новые дихотомические ветви. В июле и августе они «восстанавливали свою силу» росли и увеличивали массу, но, как видно из данных, приведенных в таблице 4.7, они не формировали новых рецептакулов в стадиях Ф₄ и Ф₅.

К концу второго сезона вегетации у представителей возрастной группы D₅ в результате увеличения количества дихотомических ветвлений появились новые апикальные ветви. К декабрю 44 из них, уже имели признаки фертилизации. Удивительно, но вклад в общее воспроизводство популяции

у растений этого возраста был меньшим, чем у растений более младшей возрастной группы D₄, имевших достаточно большое количество зрелых рецептакулов уже в июне.

Таблица 4.7

Развитие меченых растений Ficus distichus (D₅), произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном бух. Сероглазка в период 01.04.2017 по 01.02.2018 г.

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка (мм)										Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇	L ₈	L ₉	L ₁₀			Φ ₀	Φ ₁	Φ ₂	Φ ₃	Φ ₄	Φ ₅
1	01.04.17	Д 5+	25	15	22	31	21	-	-	-	-	-	135	23	3	4	6	4	3	3
2	16.04.17	Д 5+	25	15	22	32	22	-	-	-	-	-	140	23	2	2	5	7	3	4
3	13.05.17	Д 5+	25	15	23	35	25	-	-	-	-	-	151	23	-	-	4	3	10	6
4	08.06.17	Д 6+	25	15	23	35	26	29	-	-	-	-	173	32	10	2	1	2	5	12
5	12.07.17	Д 6+	25	15	23	35	34	37	-	-	-	-	189	20	5	3	6	2	4	1
6	27.07.17	Д 6+	25	15	24	38	37	49	-	-	-	-	197	20	4	3	4	5	4	-
7	08.08.17	Д 7+	25	15	24	39	38	53	12	-	-	-	210	34	15	2	5	8	4	-
8	23.08.17	Д 7+	25	15	24	39	38	54	14	-	-	-	225	34	15	2	5	8	4	-
9	18.09.17	Д 8+	25	15	24	40	40	54	14	12	-	-	237	42	9	5	4	6	9	9
10	07.10.17	Д 8+	25	15	24	40	40	54	14	15	-	-	246	35	3	4	8	12	6	2
11	04.11.17	Д 9+	25	15	24	40	40	54	14	15	16	-	279	44	7	2	2	15	18	-
12	03.12.17	Д 9+	25	15	24	40	40	54	14	17	19	-	286	44	7	2	2	10	23	-
13	04.01.18	Д 9+	25	15	24	40	40	54	14	17	23	-	297	44	3	3	4	11	23	-
14	01.02.18	Д 10+	25	15	24	40	40	54	14	17	25	7	308	52	12	4	5	6	25	-

В июле и августе растения возрастной группы D₅, как было сказано выше, практически не размножались. В сентябре-октябре они вновь рассеяли некоторое количество зигот, а с ноября до начала февраля активность их размножения вновь снизилась. Вместе с тем следует отметить, что в его рецептакулах в это время шел процесс активной закладки и созревания половых продуктов.

В целом, анализ данных, приведенных в табл. 4.7, позволяет говорить о том, что размножение растений D₅ происходило иначе, чем растений возрастной группы D₄. Оно было не столь активным, осуществлялось

в течение более сжатого срока, и порционно, т.е. достаточно вяло. Судя по тому, что в зиму растения *D*₅ ушли с большим количеством созревающих половых продуктов можно предполагать, что, перезимовав, они продолжают свое развитие и в течение третьего вегетационного сезона.

Обобщая результаты изучения меченых растений камчатской популяции *F. distichus*, можно говорить, что данный многолетний вид характеризует относительно высокая скорость роста и что в течение одного вегетационного сезона, произрастая в литоральной зоне, его представители способны формировать 6-7 дихотомических ветвлений.

В разные сезоны года активность размножения у фукуса разная, но как это видно из представленных в работе данных, оно происходит практически постоянно и приостанавливается только на короткий зимний период при отрицательной температуре воды. Однако, судя по нарастанию степени фертильности рецептакулов, у изучаемого нами вида даже в это время очень медленно продолжается развитие половых органов. До наступления зимних месяцев у растений всех возрастных групп успевшие созреть половые продукты, яйцеклетки и антерозоиды, дают зиготы, которые рассеиваются вплоть до начала холодного зимнего периода.

Зимуют представители всех возрастных групп, имея большое количество рецептакулов в стадии, предшествующей полному созреванию. Пробки в остиолях концептакулов препятствуют высыпанию зигот. Именно поэтому после относительного зимнего покоя в марте у них, судя по всему, происходит полное созревание половых продуктов, и в апреле-мае наблюдается ранневесенний пик массового размножения.

Сложение календарных сроков, в течение которых разные меченые растения фукуса выбрасывали в окружающую среду зиготы, показывает, что размножение у камчатской популяции *F. distichus* происходит практически постоянно, кроме самых холодных месяцев года – января и февраля, когда литоральная зона – основное место произрастания фукуса – бывает покрыта припайным льдом и плотным снежным покровом. Растянутые сроки и активность размножения являются гарантией успеха воспроизводства вида и сохранения его популяций от вымирания в неблагоприятных условиях

произрастания. Этой же причиной, гибкостью воспроизводства, можно объяснить и высокую способность вида к сохранению и расширению ареала.

4.3.2. Изучение развития взрослых растений фукуса в искусственной среде

Для выявления скорости процессов фертилизации фукуса при температуре воды не более $+4\pm 1^\circ\text{C}$ и световом довольствии, близком к таковому в природных условиях, взрослые растения фукуса содержали в аквариуме. Для этого из природной среды были взяты два образца (D_6 и D_7), с 6-ю и 7-ю дихотомическими ветвлениями. Они были помещены в небольшой аквариум с профильтрованной морской водой. В течение всего эксперимента он находился в инкубаторе, имеющем стеклянную дверцу, пропускавшую естественный свет.

Наблюдения за развитием экспериментальных растений вели с 06.11.2018 по 06.05.2019 гг. Через определенные промежутки времени их доставали из воды, слегка осушали фильтровальной бумагой и подсчитывали количество дихотомий, апикальных ветвей в стерильном и фертильном состоянии. У фертильных ветвей по описанным выше, в разделе 4.1, морфологическим признакам определяли стадию фертильности. Таким образом, определяли не только общее количество фертильных рецептакулов, но и количество рецептакулов, находящихся в разных стадиях созревания половых продуктов.

Один раз в неделю в аквариуме меняли морскую воду и предметные стекла. При замене воды фотографировали его дно. По плотности развивающихся на нем проростков и результатам изучения под микроскопом лежащих на дне предметных стекол судили об успехе воспроизводства. Наличие на них прикрепленных зигот свидетельствовало о процессах их высывания. Вынутые из воды растения регулярно фотографировали. Изменение во времени внешнего вида экспериментальных образцов фукуса показано на рисунках 4.17 и 4.18.

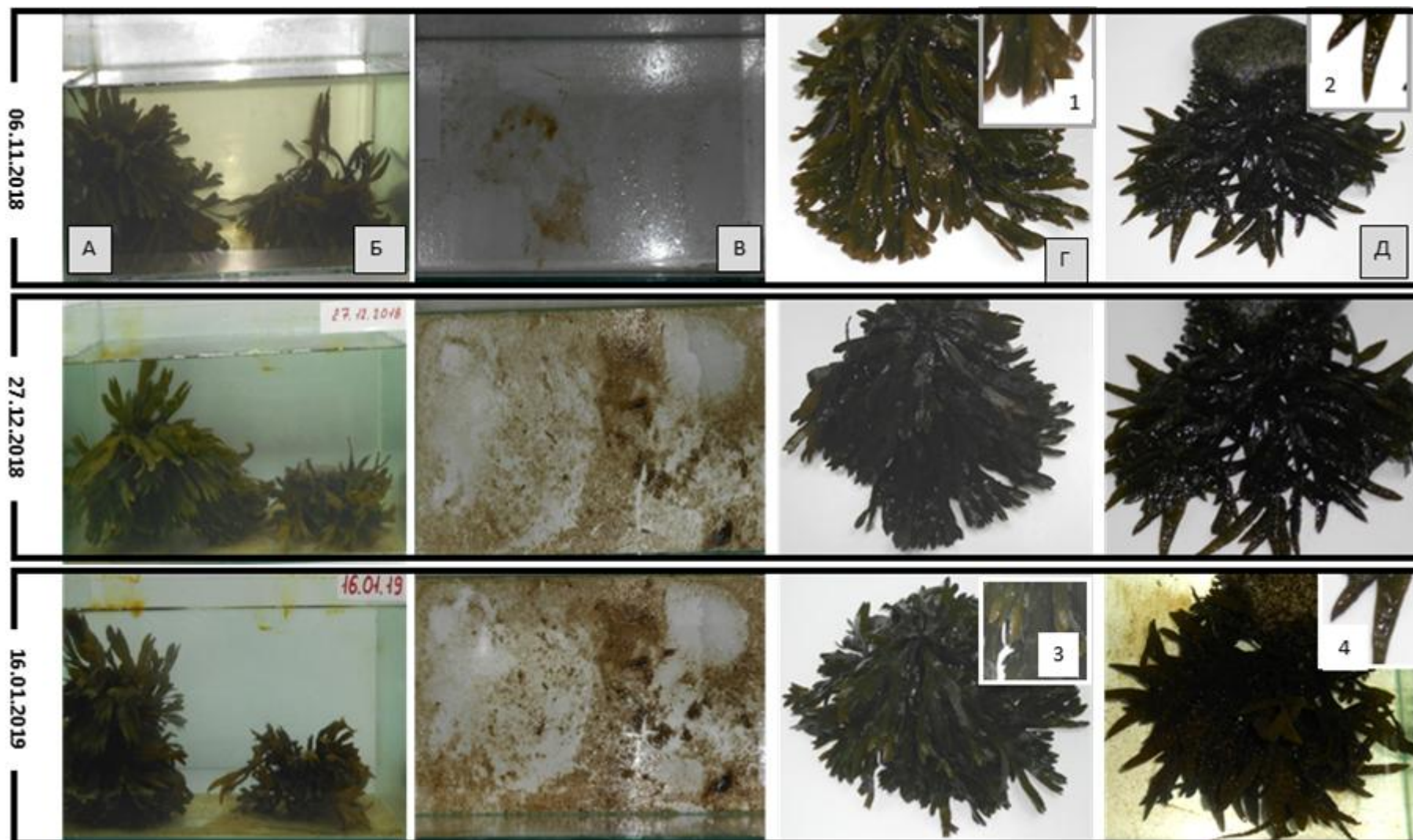


Рис. 4.17. *Fucus distichus* в аквариуме (А, Б), вне аквариума (Г, Д), плотность произрастания эмбрионов на дне аквариума (В) в период с 06.11.2018 г. по 16.01.2019 г. На врезках рисунков в рядах Г и Д даны увеличенные фрагменты стерильных ветвей (1); рецептакулов в стадиях зрелости Φ_1 - Φ_2 (2); Φ_3 - Φ_4 (3); Φ_4 - Φ_5 (4)

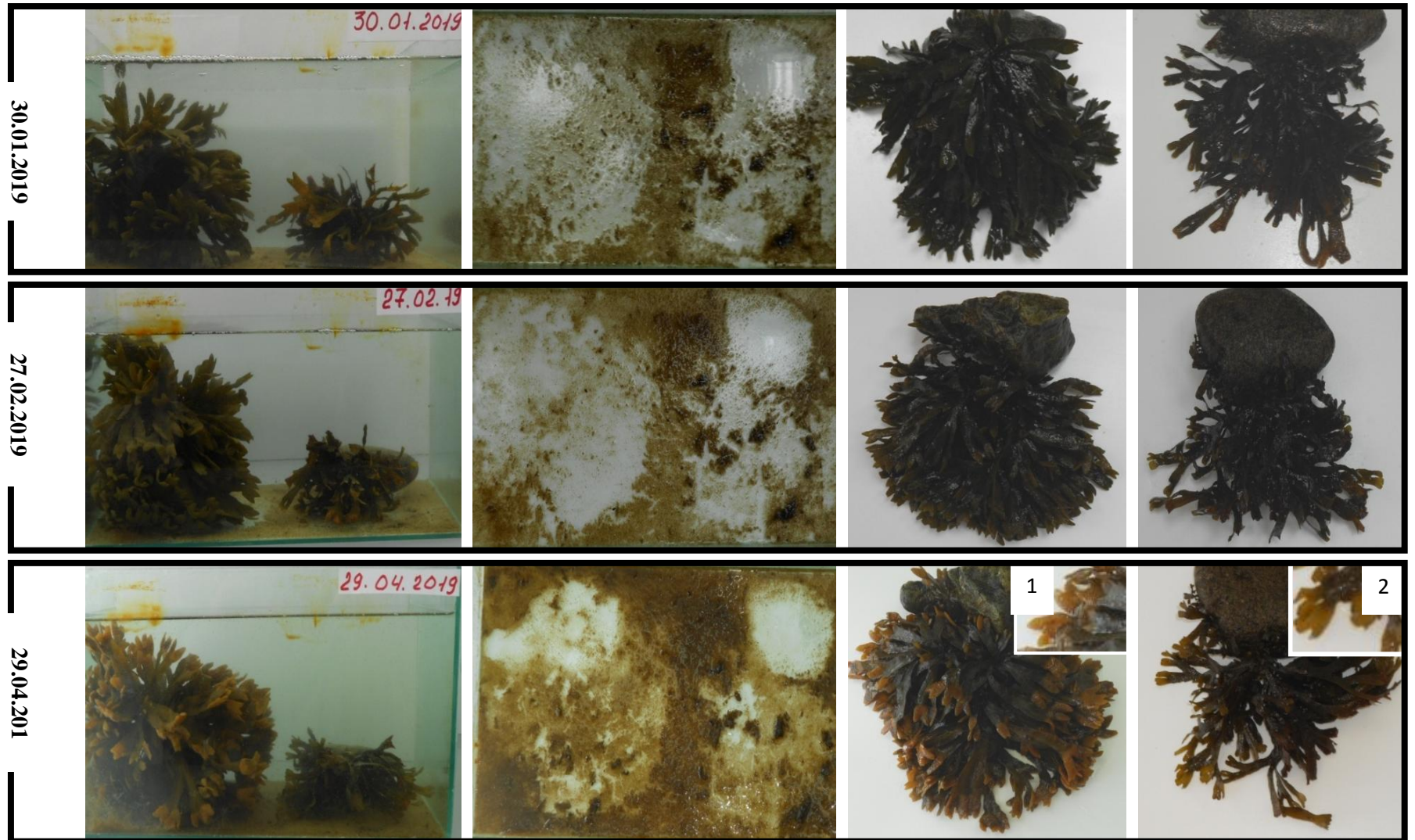


Рис. 4.18. *Fucus distichus* в аквариуме, вне аквариума, плотность произрастания эмбрионов на дне аквариума (центральные фотографии) в период с 30.01.2019 г. по 29.04.2019 г. На врезках рисунков (1 и 2) увеличенные фрагменты ветвей с рецептакулами в стадиях зрелости Φ_5 (1) и ветвей, регенерировавших после разрушения рецептакулов (2)

Одновременно с определением у изучаемых растений общего количества фертильных рецептакулов и рецептакулов с разной степенью фертильности в течение всего периода наблюдений вели измерение длины ветвей каждого порядка, начиная с ветви первого порядка L_1 . Данные, полученные в ходе описанного выше эксперимента, представлены в таблицах 4.8 и 4.9.

Таблица 4.8

*Изменение размерных характеристик и состояния фертильности рецептакулов у *Ficus distichus* (D_6) в период эксперимента*

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка (мм)						$L_{\text{общ}}$	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			L_1	L_2	L_3	L_4	L_5	L_6			Φ_0	Φ_1	Φ_2	Φ_3	Φ_4	Φ_5
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	06.11.18	6	16	18	14	21	20	24	186	36	36	0	0	0	0	0
2	14.11.18	6	16	18	14	21	20	24	186	36	36	0	0	0	0	0
3	20.11.18	6	16	18	14	21	20	24	186	36	36	0	0	0	0	0
4	26.11.18	6	16	18	14	21	20	24	187	36	36	0	0	0	0	0
5	03.12.18	6	16	18	14	21	20	24	187	36	36	0	0	0	0	0
6	10.12.18	6	16	18	14	21	20	24	187	36	36	0	0	0	0	0
7	17.12.18	6	16	18	14	21	20	24	187	36	36	0	0	0	0	0
8	20.12.18	6	16	18	14	21	20	24	189	36	36	0	0	0	0	0
9	27.12.18	6	16	18	14	21	20	24	190	36	36	0	0	0	0	0
10	09.01.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	24	12	0	0	0	0
11	16.01.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	24	12	0	0	0	0
12	23.01.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	15	14	7	0	0	0
13	30.01.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	15	14	7	0	0	0
14	06.02.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	7	17	12	0	0	0
15	14.02.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	3	5	19	9	0	0
16	20.02.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	0	5	10	17	4	0
17	27.02.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	0	4	8	12	10	2
18	06.03.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	0	4	6	8	10	8
19	13.03.19	6	16	18	14	21	20	24	192	36	0	0	8	10	10	8
20	21.03.19	6	16	18	14	21	20	24	192	36	0	0	4	8	16	8
21	27.03.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	0	0	1	6	13	16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
22	08.04.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	0	0	0	2	9	25
23	15.04.19	6	16	18	14	21	20	24	171	26	0	0	0	0	4	22
24	29.04.19	6	16	18	14	21	20	24	154	15	0	0	0	0	0	15
25	06.05.19	6	16	18	14	21	20	24	132	6	0	0	0	0	0	6

Анализ представленных в таблицах данных свидетельствует о том, что разные кустики фукуса в период эксперимента развивались по-разному.

Растение D₆ в начале наблюдений (06.11.2018) имело длину 186 мм, и находилось в предфертильном состоянии (Φ₀). Таким оно оставалось до 27.12.2018 г. В начале января 12 рецептакулов перешли в следующую фазу фертильности (Φ₁). Процесс созревания рецептакулов имел место вплоть до конца эксперимента. 06.05.19, у растения D₆ еще оставались 6 фертильных рецептакулов в стадии Φ₅. Длина растения за счет разрушения ответвлявшихся рецептакулов к 6 мая уменьшилась до 132 мм.

Анализ изменений длины растения D₆ (табл. 4.8) свидетельствует о том, что она почти до конца эксперимента осталась без изменений. Она, то несколько удлинялась, особенно с февраля по март, то вновь становилась короче из-за разрушения рецептакулов, завершивших свою репродуктивную функцию. Стоит отметить, что температурный режим весь период выращивания оставался неизменным. На активизацию роста растений в марте повлияло, по всей видимости, улучшение светового режима, выразившееся в увеличении длины дня.

Таблица 4.9

Изменение размерных характеристик и состояния фертильности рецептакулов у *Fucus distichus* (D₇) в период эксперимента

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка (мм)							L _{общ}	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇			Φ ₀	Φ ₁	Φ ₂	Φ ₃	Φ ₄	Φ ₅
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	06.11.18	7	23	28	29	28	22	16	17	189	44	0	0	10	19	10	5
2	14.11.18	7	23	28	29	28	22	16	17	189	44	0	0	6	14	16	8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
3	20.11.18	7	23	28	29	28	22	16	17	194	44	0	0	0	17	15	12
4	26.11.18	7	23	28	29	28	22	16	17	190	40	0	0	0	13	15	12
5	03.12.18	7	23	28	29	28	22	16	17	190	38	0	0	0	7	14	17
6	10.12.18	7	23	28	29	28	22	16	17	187	36	0	0	0	5	18	16
7	17.12.18	7	23	28	29	28	22	16	17	187	26	0	0	0	0	5	21
8	20.12.18	7	23	28	29	28	22	16	17	182	21	0	0	0	0	3	18
9	27.12.18	7	23	28	29	28	22	16	17	182	17	0	0	0	0	1	16
10	09.01.19	7	23	28	29	28	22	16	17	168	9	0	0	0	0	0	9
11	16.01.19	7	23	28	29	28	22	16	17	152	5	0	0	0	0	0	3
12	23.01.19	7	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
13	30.01.19	7	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
14	06.02.19	6	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
15	14.02.19	6	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
16	20.02.19	6	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
17	27.02.19	6	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
18	06.03.19	7	23	28	29	28	22	16	17	131	0	0	0	0	0	0	0
19	13.03.19	7	23	28	29	28	22	16	17	132	0	0	0	0	0	0	0
20	21.03.19	7	23	28	29	28	22	16	17	132	0	0	0	0	0	0	0
21	27.03.19	7	23	28	29	28	22	16	17	134	0	0	0	0	0	0	0
22	08.04.19	7	23	28	29	28	22	16	17	136	0	0	0	0	0	0	0
23	15.04.19	7	23	28	29	28	22	16	17	137	0	0	0	0	0	0	0
24	29.04.19	7	23	28	29	28	22	16	17	137	0	0	0	0	0	0	0
25	06.05.19	7	23	28	29	28	22	16	17	139	0	0	0	0	0	0	0

Образец D₇ в начале наблюдений имел длину 189 мм (табл. 4.9). К 20 ноября он вытянулся до 194 мм за счет прироста длины самых зрелых рецептакулов. После разрушения этих и всех появившихся после них рецептакулов общая длина растения уменьшилась до 139 см. У этого образца в период с 06.11.2018 по 09.01.2019 непрерывно созревали рецептакулы и высыпались половые продукты. 23.01.2019 у него осталось только три рецептакула в стадии зрелости Ф₅, а после 23.01.2019 началась закладка новых. В период его развития продолжался линейный рост слоевища. Он был, очень медленным. К 15.01.2019 г. после разрушения верхушечных апикальных ветвей длина этого кустика уменьшилась до

129 мм, к 06.05.2019 г. она вновь увеличилась, но лишь на 10 мм. При этом у растения D₇ сформировалась новая дихотомия.

В графическом виде изменения длины растений D₆ и D₇, содержащихся в аквариуме в период с 06.11.2018 по 30.04.2019 гг., показаны на рисунке 4.19. Представленные на нем кривые свидетельствуют о том, что особенностью развития представителей изучаемого вида является то, что весьма близкие по размерно-возрастным характеристикам растения в одних и тех же условиях существования имеют разную стратегию роста. Их размерные характеристики в течение полугода менялись по-разному, отрицательный прирост длины слоевищ имел место в разные месяцы, но имел при этом достаточно одинаковую величину.

Проведенные в лабораторных условиях наблюдения, кроме того, показали, что пониженная температура не препятствует закладке концептакулов, созреванию половых клеток и прорастанию зигот. Это, в свою очередь, говорит о том, что в холодную половину года при температуре, соответствующей ее весенним и осенним показателям, растения успешно продолжают свой рост и размножение.

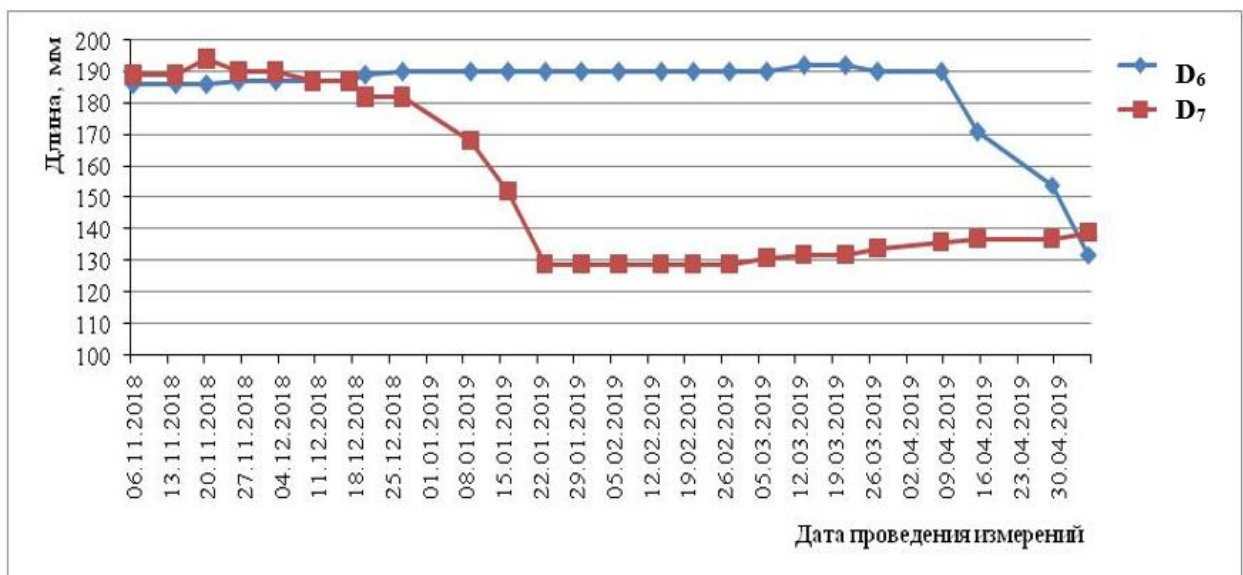


Рис. 4.19. Изменение длины экспериментальных растений D₆ и D₇ в период с 06.11.2018 г. по 30.04.2019 г.

Эксперимент показал, что очень близкие по возрасту растения могут развиваться совершенно по-разному. У образца D₆ с начала эксперимента (06.11.2018 г.) до 09.04.2019 г. имел место медленный рост и шла закладка

органов размножения. После их созревания в течение достаточно короткого периода он рассеял в окружающую среду оплодотворенные яйцеклетки.

Второе растение, D_7 , к началу эксперимента имело уже развитые рецептакулы. В аквариуме у него продолжалось их дозревание и шел постепенный высеив зрелых оплодотворенных яйцеклеток. Потеряв к 23 января все рецептакулы, завершившие размножение, это растение стало вновь стерильным и оставалось таковым до конца эксперимента, продолжая медленно расти за счет деятельности адвентивной меристемы. На представленном ниже рисунке 4.20 показано изменение во времени количества рецептакулов с разной степенью фертильности, у обоих растений.

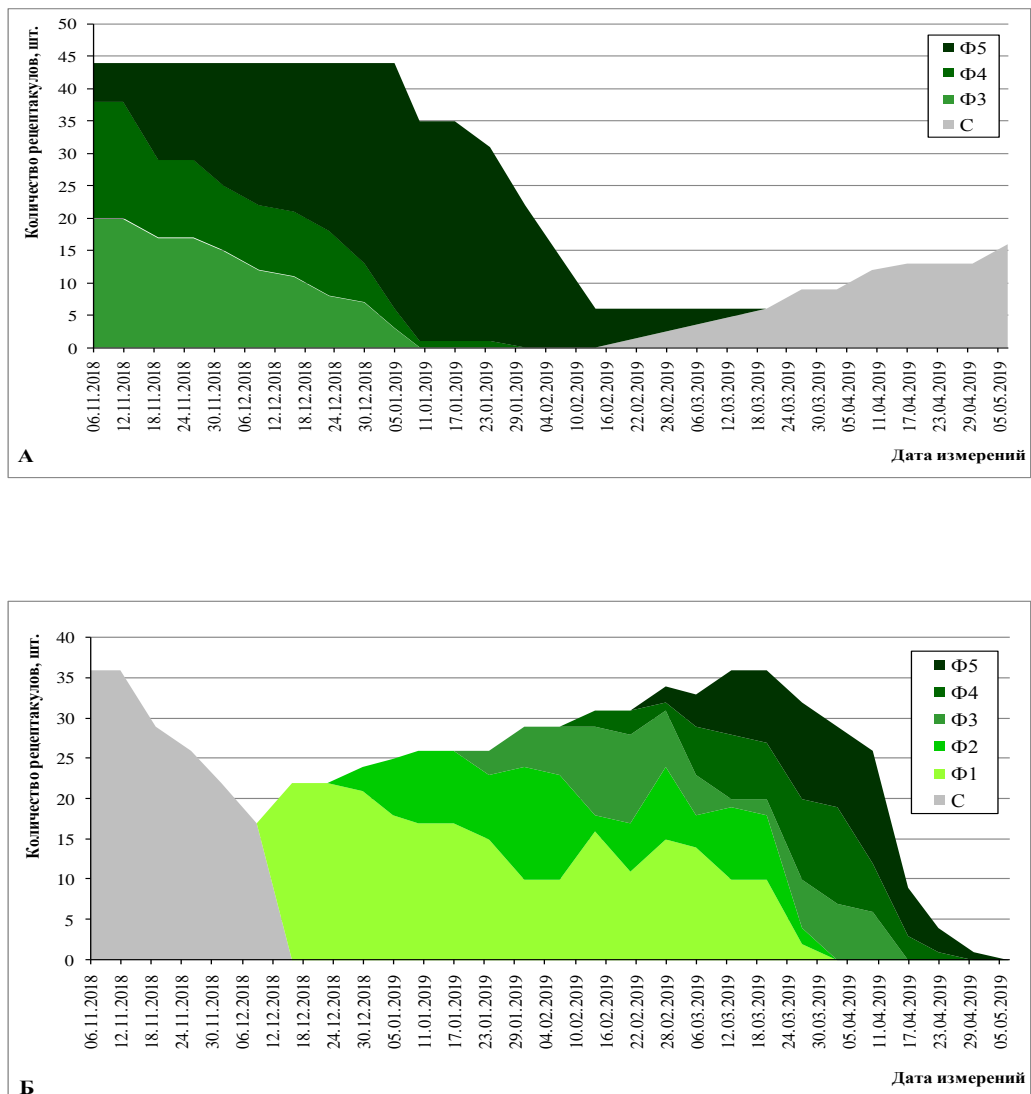


Рис. 4.20. Изменение во времени количества рецептакулов с разной степенью зрелости фертильных структур и половых продуктов у произрастающих в аквариуме растений *Fucus distichus* D_7 (А) и D_6 (Б)

Анализ представленных на этом рисунке данных свидетельствует о том, что уже только два растения фукуса способны обеспечить постоянное поступление в окружающую среду оплодотворенных яйцеклеток в течение полугода. А это в свою очередь позволит предполагать, что их разные возрастные когорты, встречающиеся в природных популяциях, могут обеспечивать практически постоянное то более, то менее активное воспроизводство вида.

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ ФУКУСА

Вид *F. distichus* характеризуется широкой экологической пластичностью. Гибкая стратегия воспроизводства и растянутые сроки размножения, как это было показано в предыдущей главе, обеспечивают ему широкие границы ареала. На российском Дальнем Востоке, как и в большинстве других районов Мирового океана, он встречается на литорали на жестких грунтах, в холодоумеренных широтах практически повсеместно формирует плотные заросли и пространственный каркас литоральных альгоценозов.

В Авачинской губе, судя по данным авторов, изучавших ранее состав и структуру ее макрофитобентоса (Савич, 1914; Зинова, 1954в; Березовская, 2002), этот вид, в местах, пригодных для его произрастания, встречался некогда повсеместно. Ныне под воздействием антропогенных факторов очертания ее побережья значительно изменились, ухудшился гидрохимический режим из-за загрязнения тяжелыми металлами, нефтепродуктами, фенолами и другими поллютантами. Все это, в конечном итоге привело к деградации состава и структуры макрофитобентоса (Клочкова, Березовская, 2001). Фукус, последний из его многолетних представителей практически повсеместно сохраняет здесь свое

присутствие, однако даже в районах распространения жестких грунтов его пояс прерван. Это – скорее его пятна, отдельные куртины, а иногда только одиночные слоевища. Тем не менее, их можно обнаружить даже в районах с сильнейшим комплексным загрязнением прибрежных вод.

Изучение распространения *F. distichus* вдоль побережья Авачинской губы правомерно вызывало вопрос – чем обусловлена его исключительная выживаемость в суровых условиях существования на литорали, где постоянно происходят сильные изменения температуры и солености, имеет место высокая инсоляция, изменения светового довольствия, от мощного UV излучения до подледной темноты, где наблюдается постоянное осушение, в период наступления суточных приливов достаточно длительное. В ходе получения ответов на этот вопрос нам удалось определить его ответные реакции на воздействие разных экологических факторов, и выявить способы миграции его зигот и проростков вдоль побережья Авачинской губы.

5.1. Влияние ледового покрова

Научная литература, рассматривающая экологию фукуса и его способность выживать в экстремальных условиях обитания достаточно обширна (Петров, 1977; Воскобойников, 2005; Рыжик и др., 2014; Кашутин и др., 2020; Quatrano, 1980; Motomura, 1994). Она позволяет судить о пределах его устойчивости к воздействию тех или иных факторов. Однако, несмотря на длительную историю изучения особенностей вегетации *F. distichus* в природной среде, количественная оценка воздействия льда на его поселения в литоральной зоне до сих пор не проводилась.

В настоящее время известно большое влияние ледового покрова на процессы изменения очертаний береговой линии и перемещение вмерзшего в лед литорального обломочного материала: камней, щебня гальки и гравия. Значению льда в разное время в терригенного материала и его седиментации посвящены исследования разных авторов (Левитан и др., 2007; Nurnberg et al., 1994). Так В.Г. Чувардинский (1985) в своей работе показывает, что

припайный лед, благодаря своей подвижности, оказывает большое влияние на разнос и перемещение терригенного материала на мелководье Белого моря. Для Чукотского моря процессы осадконакопления и закономерности формирования гранулометрического состава терригенных осадков описаны Ю.Д. Шуйским и В.И. Огородниковым (1981).

Для количественной оценки этих процессов авторы указанных выше работ проводили анализ распределения в толще припайного льда вмерзших в него фрагментов жестких подвижных грунтов. Интересные данные о разносе терригенного материала были получены и для арктических морей (Огородов, 2003). В последней работе, в частности, показана роль морских льдов в динамике очертаний береговой зоны и переформировании рельефа Печорского моря.

В Авачинской губе подобные исследования до сих пор не проводились. Этот водоем, как уже было упомянуто выше, представляет собой закрытую бухту, весьма своеобразной конфигурации (Березовская, 1999) и происхождения (Дмитриев, Ежов, 1977). В ее прибрежье встречаются все известные для литоральной зоны типы грунтов. Многолетние наблюдения за состоянием донной растительности этого водоема (Климова, Т. Ключкова, 2014); и зарослей фукуса (Чмыхалова, 2005) показали, что плотность его поселений, количественное распределение и размерно-возрастная структура его сообществ подвержены значительным сезонным и межгодовым колебаниям.

Причины, вызывающие заметные изменения площадей дна, занятых сообществом фукуса, до наших исследований оставались не известными. В нашей статье (Кашутин и др., 2018) была показана исключительная роль в разносе фукусового «посевного материала» (зигот, рецептакулов, обрывков слоевищ) льда, который присутствует в разных районах Авачинской губы от 3 до 5 месяцев.

В целом ледовая обстановка оказывает неблагоприятное влияние на развитие макрофитобентоса в зоне приливов и отливов, прежде всего из-за

его истирающего воздействия. С появлением льда для литоральных водорослей заметно сокращается световое довольствие, изменяются гидрологические и гидрохимические условия, в частности, снижается уровень фотосинтетически активной радиации, стабилизируется температура, резко повышается соленость, подавляется действие гидродинамического фактора, меняется характер взаимодействия слоевищ с водой. При вмерзании в лед она и растворенные в ней биогенные вещества становятся для них недоступными.

Вследствие присущих Авачинской губе геоморфологических и гидрологических особенностей динамика ледового покрова здесь иная, чем в соседних районах побережья, широко открытых воздействию тихоокеанской водной массы. Приведенный ниже обзор формирования ледового покрова в губе составлен на основе собственных наблюдений и сведений, любезно предоставленных нам сотрудниками ФГБУ УКГМС.

В Авачинской губе выделяется несколько районов, отличающихся сроками появления и исчезновения льда, его количественными и качественными характеристиками. Отдельным очагом льдообразования является центральный район внутренней части губы. Он составляет около 70% всей поверхности ее водного зеркала. Особым образом происходит формирование ледового припая в бухтах, обрамляющих побережье губы, в горле и ее кутовой части.

В обычные зимы лед раньше всего появляется и позднее всего исчезает в куту. Позднее всего он появляется и раньше всего исчезает в центральной части и горле губы. На мелководье нарастание ледового припая вблизи берега начинается раньше всего. Здесь в литоральной зоне формируется неравномерная по ширине полоса заберегов. На лайде, прилежащей к дельтам рек Авача и Паратунка, и в глубоко врезаемых в берег губы бухтах Раковая и Крашенинникова ледовый припай держится всю зиму. Для ее открытой части обычен плавающий лед, в основном, автохтонного происхождения. Он малоподвижный, так как область его дрейфа ограничена.

Полоса неподвижного льда вдоль берега в виде заберегов появляется из-за быстрого выхолаживания воды. Постепенно нарастая, забереги превращаются в более широкую полосу льда – береговой припай. Припайный лед в районах проведения наших исследований появляется обычно в период с ноября по декабрь. Становление припая прерывается или замедляется только во время циклонов, сопровождающихся штормовыми ветрами, значительным выносом тепла и активным перемешиванием поверхностных слоев морской воды. Устойчивость границы припая определяется конфигурацией береговой линии, составом грунтов и прибойностью.

В разные по температурным условиям зимы он может появляться с середины октября до начала декабря, а полностью исчезать в период с начала марта и в отдельные наиболее суровые зимы до начала июня (табл. 5.1). Таким образом, активное воздействие льда литоральная растительность ежегодно испытывает 4-5 и более месяцев.

Таблица 5.1
Сроки появления и исчезновения льда по районам Авачинской губы (по данным УКГМС)

Район	Первое появление льда в губе			Полное очищение губы от льда		
	Раннее	Позднее	В среднем	Раннее	Позднее	В среднем
Центральная часть губы	27,10	14,12	21,11	21,03	24,05	20,04
Бух. Крашенинникова	24,10	01,12	09,11	13,05	27,05	22,05
Бух. Завойко	23,10	06,12	11,11	13,04	10,06	14,05
Бух. Петропавловский Ковш	16,10	15,11	06,11	19,03	21,05	30,04
Бух. Сероглазка – р-н СРМЗ	27,10	03,11	30,10	21,03	02,04	27,03
Горло губы	21,11	31,12	06,12	05,03	16,05	07,04

Анализ многолетних данных по льдообразованию, собранных с 1929 г. по настоящее время, показывает, что в неизменном виде ледовая обстановка в губе сохраняется не более 2-3 дней. В ее горле ледостава не бывает. Здесь наблюдаются преимущественно легкие плавучие льды. Во внутренней части Петропавловского Ковша, у пирсов и причальных сооружений на ледовую обстановку оказывают значительное воздействие базирующиеся здесь суда. Многократный взлом припая, его подвижки и последующее смерзание приводят к образованию торосов. Ледовый покров, покрывающий

прибрежную зону, может быть, сплошным, но из-за его ломки он может подпираться плавающим льдом, как это показано на рисунке 5.1.

Следует отметить, что в восточной части губы частичный взлом припая наблюдается ежегодно. Появление плавающих льдин и их надвиги с одной стороны усиливают истирающее действие льда, с другой, как это будет показано ниже, способствует разносу вдоль берега рецептакулов и зигот фукуса.



Рис. 5.1. Неподвижный ледовый припай и плавающий лед в Авачинской губе в районе судоремонтного завода

В умеренные и особенно в суровые зимы, происходит резкое понижение температуры воздуха. Продолжительное выхолаживание приводит к дифференциации температуры в толще льда. При этом температура у нижней поверхности льда становится выше, чем у верхней. Изменение направления потока

тепла, пронизывающего ледяной покров снизу вверх, несмотря на отрицательную температуру воздуха, вызывает его таяние у нижней поверхности льдины. Так из литературных данных известно, что у припая толщиной 70 см после понижения температуры воздуха до минимума таяние начинается примерно через 20 дней (Богородский и др., 2007).

Неровности рельефа на границе моря и суши обуславливают неплотное прилегание ко дну подошвы припая. Благодаря слабому водообмену, сохраняющаяся у дна вода может приобретать повышенную соленость, до 80-85 ‰, (Георгиев, 2013; Marchenko et al., 2004). Расчеты, выполненные указанными выше авторами, показывают, что таковая подо льдом может достигать 315 ‰. По мере повышения солености воды скорость замерзания

ее осолоненного слоя и, следовательно, скорость нарастания толщины льда над гиперсолеными участками с течением времени уменьшается. Таким образом, повышение солености воды, находящейся в линзах морского дна, предотвращает ее замерзание и сохраняет в жидком состоянии даже при самой низкой температуре воздуха. Благодаря этому фукус сохраняется от зимнего вымораживания, потери влаги и полного вмерзания в лед, а к высокой и низкой солености он, как это показывают наши наблюдения, хорошо приспособлен.

Изрезанный мезо- и микрорельеф литоральной зоны дробит волну и защищает крупные талломы фукуса от сильного гидродинамического удара. Однако заселение растениями вершук валунов не защищает их от истирающего действия льда, поскольку, при отливе под действием собственной тяжести он обламывается (рис. 5.2). Проседающие в отлив и поднимающиеся во время прилива обломки льдин скребут камни и истирают прикрепленные к ним макрофиты. В местах, где преобладают малые глубины, лед ложится на дно, образуя подошву припая. Его положение определяется приглубостью береговой зоны, амплитудой приливно-отливных колебаний и толщиной льда. Проведенные нами наблюдения показывают, что поверхность подошвы припая в периоды максимальных приливов бывает расположена на одном уровне с поверхностью плавающего льда. В другое время поверхность плавающего льда расположена несколько ниже поверхности подошвы припая.

Приливно-отливные колебания приводят к деформации ледового покрова, появлению в нем трещин (Деев, 2002). При повышении уровня моря вода проникает ко дну и образует под припаем небольшие скопления, защищающие растения от промерзания и полного погружения в лед.

Вертикальное распределение и распространение фукуса вдоль побережья, как и особенности формирования ледового припая, зависят от

очертаний побережья, типа грунтов (Толстикова, 1973). Последние на литорали восточного побережья Авачинской губы представлены скалами, валунно-глыбовыми россыпями и валунами с подстилающим их песком, каменной россыпью, галькой и щебнем. При этом у восточного побережья Авачинской губы наиболее распространены смешанные грунты.

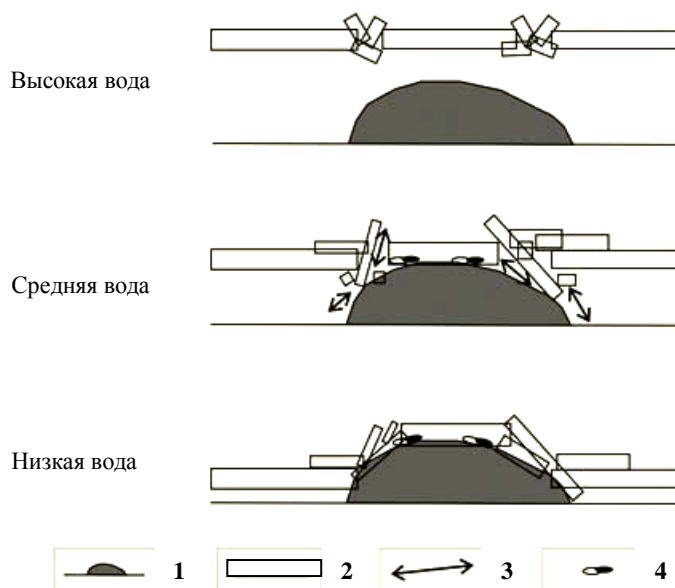


Рис. 5.2. Механизмы формирования ледяных шатров: 1 – валун в зоне литорали; 2 – припайный лед; 3 – направление движения воды в прилив и отлив; 4 – обломочный материал на поверхности валуна (Романенко и др., 2012)

Изучение воздействия льда на заросли фукуса в Авачинской губе проводили на 7, описанных в главе 2, участках берега, отличающихся уровнем прибойности и типом грунтов, а также сроками появления и исчезновения льда. В каждом из выбранных районов на регулярной основе определяли площадь дна, в пределах которой встречался *F. distichus* и изучали воздействие на него ледового покрова.

Выше было сказано, что у восточного побережья Авачинской губы встречаются как подвижный свободно плавающий, так и припайный лед. Первый, контактируя с прибрежным субстратом, вызывает повреждения бентоса. Второй, напротив, защищает его и поверхность литорали от напора

плавучих льдов. Воздействие льда на обитателей литорали не ограничивается механическим истиранием. В самом начале ледостава при значительном понижении температуры воздуха в отлив на поверхности донного субстрата образуется ледяная корка, покрывающая все, в том числе и макрофиты, как это показано на рисунке 5.3. Во время прилива из-за контакта с более теплой водой она тает. Но процесс таяния занимает определенное время, и пока корка, покрывающая растение, не растает полностью, оно остается не покрытым морской водой. Это как бы увеличивает время его осушки.



Рис. 5.3. Литораль во время отлива у мыса Санникова: камень с растущими на нем водорослями покрытый сплошной коркой льда(1); вмержание в лед слоевищ фукуса (2)

Период таяния покрывающего фукус ледяного панциря определяется его толщиной, температурой воды и воздуха. По мере ее снижения он не успевает растаять ко времени нового прилива и постепенно только нарастает. Это имеет место там, где в течение всего ледового сезона, подошва припая остается примерзшей к грунту.

Припай по мере утолщения становится менее гибким и в отлив соприкасается с дном только в определенных точках. Поэтому механическое воздействие льда уменьшается и становится даже положительным, поскольку по мере нарастания его толщины улучшается его термоизолирующая способность.

Обычно это наблюдается в верхних горизонтах литорали. По мере нарастания глубины ледяная корка, становясь достаточно толстой,

всплывает, образуя основную часть припая, находящуюся во время прилива на плаву. Лежащие на дне мелкогалунные, каменистые и щебенчатые фракции грунта, соприкасаясь с подошвой ледяной корки, вмерзают в лед вместе с эпилитным бентосом, в том числе с возвышающимися над субстратом макрофитами. Пока корка тонкая, в отлив она каждый раз вновь ложится на дно и может повторно примерзнуть к поверхности слоевища фукуса, а во время прилива всплывать и обрывать верхушки его ветвей с рецептакулами или отрывать от грунта все растение.

В ходе проведения зимних исследований мы неоднократно наблюдали, как при взламывании припая куски льда захватывают и переносят на другое место фрагменты жестких подвижных грунтов вместе с растениями. При «отчаливании» припая от берега, он может захватывать с собой достаточно крупные вмерзшие в него камни и даже небольшие валуны (рис. 5.4). Прежде чем камень отвалится, льдина может отплыть достаточно далеко и «причалить» вмерзший в лед фукус в другом месте и на другой глубине. Однако, чаще всего фрагменты грунта оседают в верхнем горизонте литорали.



Рис. 5.4. Дрейфующий лед в бух. Сероглазка с вмерзшими в него камнями и небольшими валунами (1); оттаявшее одиночное слоевище фукуса, принесенное дрейфующим льдом на мелкогалечную литораль (2)

Возможность возникновения надвигов ледяного припая на берега Авачинской губы зависит от скорости ветра, дистанции накопления ветровых напряжений и размеров подошвы припая. Она в свою очередь зависит от отлогости и степени выровненности дна, осадки припая. Ширина подошвы припая увеличивается при понижении уровня моря и уменьшается при его повышении. Поэтому наиболее благоприятные условия для навалов льда на берег создаются в период максимального подъема уровня воды во время сизигийных приливов. Таковые в период ледостава имеют высокую и максимальную амплитуду.

Подвижки припая усиливают травмирование и механическое истирание вмерзших в лед растений, особенно растущих на вершине валунов. Это хорошо видно после схода льда (рис. 5.5).



Рис. 5.5. Травмированные кустики *Fucus distichus* после схода льда

На участках с незначительным нарастанием глубины надвиги льда на берег возможны в течение первого месяца ледостава, при ветрах порядка 20 м/с и толщине льда менее 20 см. Преобладание в Авачинской губе в этот период ветров северо-восточного направления, со скоростью до 20 м/с и выше,

обуславливает большую вероятность выдавливания льда на берег в районе, расположенном между СРМЗ и причалами ООО «Акрос». Именно здесь мы наблюдали активный разнос сорванных льдом верхушек слоевищ, несущих рецептакулы или целых растений и их нахождение в местах, где фукус ранее отсутствовал. Эти наблюдения однозначно свидетельствуют об активном участии льда в миграции «фукусового материала» вдоль побережья Авачинской губы.

В предыдущей главе было показано, что под зиму многие растения, начавшие свое развитие в первую половину года, уходят с уже сформированными концептакулами, содержащими половые продукты в разной степени зрелости. Для того чтобы определить продолжается ли развитие *F. distichus* при отрицательной зимней температуре, нами был проведен следующий эксперимент. Несколько его растений, собранных в природной среде в начале декабря, содержали в холодной комнате с регулируемыми параметрами среды. Они продолжали там свое развитие, будучи погруженными в пятнадцатилитровую емкость с профильтрованной морской водой. Освещенность, температура воды и воздуха в холодной комнате весь период проведения эксперимента имитировали таковые в природной среде.

У содержащихся в искусственной среде растений не реже одного раза в неделю с помощью микроскопов определяли состояние зрелости половых продуктов. Отдельно изучали развитие в той же холодной комнате лабораторных культур эмбрионов, полученных из зигот фукусов, взятых для лабораторного культивирования. Проведенное исследование показало, что в условиях, сходных с таковыми в зимнее время в природе, развитие половых продуктов не останавливается. Оно очень медленное, тем не менее, продолжающееся. В условиях низкой температуры и дефицита света оплодотворенные яйцеклетки на седьмой день превращаются в проростки, состоящие из 8-10 клеток. Через 48 дней культивирования они едва достигали 1,1-1,2 мм, что намного меньше, чем в теплое время года.

Развитие половых продуктов и их выход из рецептакулов, судя по полученным нами данным (глава 4), продолжается практически до конца декабря. Можно предполагать, что до начала ледостава и во время декабрьских подвижек льда происходит их рассеивание и разнос льдинами. С января по май случаев массового выхода зигот не наблюдалось, но в природной среде в это время имеет место активная миграция «посадочного фукусового материала», который переносится с вмержшими в лед галькой и небольшими камнями. При этом наряду с фрагментами и целыми

взрослыми слоевищами на дрейфующем грунте переносятся осевшие на него жизнеспособные зиготы. Таким способом «посадочный фукусовый материал» может доставляться в места, ранее не занятые зарослями фукуса.

Чтобы проверить способность фукуса, произрастающего в Авачинской губе в условиях сильного антропогенного загрязнения, к воздействию низких температур, отдельные образцы со зрелыми рецептакулами подвергали шоковой заморозке при температуре минус 18°C и хранили в холодильнике при той же температуре в течение недели. После разморозки при температуре плюс 2-4°C их помещали в питательную среду. На вторые сутки в чашках Петри появились вышедшие из концептакулов зиготы. Проведенный эксперимент показал, что замораживание растений не отражается на их репродуктивной способности.

Чтобы убедиться в высоком значении льда в разnose «посадочного фукусового материала» и выяснить, насколько стабильны поселения *F. distichus* в семи указанных выше районах Авачинской губы, проводили наблюдения за изменением площадей дна, в пределах которых он встречался в каждом из районов. Их измерения вели ежемесячно с апреля 2016 по декабрь 2019 гг. Методика вычисления этих площадей описана в главе 3.

Результаты, полученные в ходе этих исследований в районе побережья, расположенном в районе мыс Сероглазка – СРМЗ и в Петропавловском Ковше, представлены в таблице 5.2. Анализ приведенных в ней данных показывает, что у обоих участков побережья площадь, занятая фукусом, заметно менялась.

В 2016 г. в районе побережья бух. Сероглазка – СРМЗ с апреля по начало ноября она постепенно возрастала. К концу ноября – началу декабря она резко увеличилась за счет того, что к этому времени на литорали в массовом количестве появились молодые проростки фукуса из зигот, осевших в летне-осеннее время. Они заняли новые площади дна в верхнем и нижнем горизонтах осушной зоны и распространились далеко вдоль береговой линии в сторону мыса Сероглазка. Этому способствовали направленные к нему приливные течения, несущие оплодотворенные яйцеклетки фукуса.

Помесячные изменения площади распространения *Fucus distichus* в районе побережья бух. Сероглазка – Судоремонтный завод и Петропавловский Ковш в 2016–2019 гг.

Год	Месяц								
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Район побережья бух. Сероглазка–СРМЗ									
2016	1078,12	1078,12	1203,3	1221,3	1221,3	2245,0	2301,0	2301,0	2214,2
2017	2056,0	2839,0	2839,0	3040,3	3040,3	3040,0	3048,0	3048,0	3048,0
2018	2021,33	2021,33	2134,12	2433,18	2433,18	2442,78	2501,15	2476,26	2476,12
2019	2235,64	2235,64	2301,32	2457,21	2458,24	2501,03	2982,15	2901,21	2896,27
Район Петропавловского Ковша									
2016	214,12	214,12	278,0	292,0	320,0	320,0	111,0	24,0	0,5
2017	0,0	0,1	0,1	1,37	1,37	2,1	2,1	2,1	2,0
2018	0,32	0,32	0,49	0,57	0,98	1,12	1,12	1,01	1,0
2019	0,45	0,45	1,21	3,22	2,33	1,14	1,1	0,14	0,1

После зимы к началу нового вегетационного сезона большинство этих растений погибли. Об этом свидетельствует резкое сокращение площади расселения фукуса в апреле 2017 г. Это видно из таблицы 5.2. В течение всего 2017 г. фукус достаточно постепенно расширял границы своего произрастания. Скачек в увеличении площади его распространения произошел в мае и затем еще раз в начале июля, когда она увеличилась сначала на 783 м², а затем на 201 м². Это, мы полагаем, связано с успехом массового весеннего размножения фукуса и растянутым вплоть до начала июля появлением сеголетних растений.

Холодной зимой 2018 г. ледовый припай сковал все восточное побережье Авачинской губы. Активное судоходство у причалов ОАО «Океанрыбфлот» и ООО «Акрос», а также штормовые взломы припая привели к уменьшению площади дна, занятой фукусом. В результате к апрелю 2018 г., по сравнению с декабрем 2017 г., она уменьшилась на 1026,67 м². Частые зимние шторма 2019 г. способствовали еще большему снижению площади распространения фукуса, и к началу апреля 2019 г. она составила 2235,64 м².

Район Петропавловского Ковша является одним из самых загрязненных в Авачинской губе. Здесь постоянно плавают нефтяные пленки

и губительные для водорослей пятна мазута. Проведенные нами исследования показали, что здесь, тем не менее, существуют эфемерные заросли фукуса, поскольку сюда достаточно регулярно заносятся его зиготы или оторванные растения. Однако формированию в Петропавловском Ковше постоянного поселения вида препятствует воздействие льда. Это видно по тому, что к октябрю 2016 г. заросли фукуса здесь резко сократились, в декабре это были лишь единичные куртины на площади 0,5 м². В течение зимы они погибли.

В результате заноса сюда новых растений к началу декабря 2017 г. фукус расселился на площади 2 м². К апрелю 2018 г. он был найден только на больших камнях, которые были защищены от воздействия льда прикрывавшими их строительными плитами. Общая площадь, занятая фукусом, уменьшилась здесь на 1,68 м². В 2019 г. наибольшей площадь его распространения была в июле. Она составила 3,22 м². В декабре 2019 г. площадь покрытия фукусом вновь уменьшилась.

Таким образом, условия, благоприятные для разрушения припайного льда (активное судоходство, прилив, отжимной ветер), а также сильное антропогенное загрязнение вызывает почти полное уничтожение обсуждаемого вида. Проведенные наблюдения показали, что фукусовый материал поступает в Петропавловский Ковш достаточно регулярно, но условия произрастания вновь осевших зигот фукуса не благоприятны для формирования здесь устойчивого поселения.

В бух. Завойко и у мыса Санникова фукус развивался иначе и флуктуация площадей дна в литоральной зоне шельфа, в пределах которой встречались его представители, была иной (табл. 5.3).

В 2016 г. с апреля по август в бух. Завойко, площадь на которой встречались хотя бы единичные растения *F. distichus* за счет появления молодых проростков увеличилась с 53,14 до 194,78 м², а у мыса Санникова – с 309,3 до 456 м². Затем за счет гибели молодых проростков и растений, завершивших свое развитие, она стала сокращаться. В 2017 г. в обоих

районах, площадь, на которой встречались представители фукуса, была относительно постоянной.

Отметим, что у мыса Санникова поздней осенью имела место массовая гибель растений, и зиму ни одно из них не пережило. В начале мая здесь появились сеголетние проростки фукуса, а к началу декабря они распространились уже на площади 3,35 м². К апрелю 2018 г. в бух. Завойко *F. distichus* полностью исчез. Он был истерт льдами и замывт песком.

Особенное расположение мыса Санникова, отсутствие здесь судоходства и сильных течений, не способствует активному переносу плавучего льда и выдавливанию его на припайный лед. В этом районе он практически всю зиму остается неподвижным, поэтому у мыса Санникова к апрелю 2018 г. уменьшения площади дна, в пределах которой в литоральной зоне встречался фукус, не произошло. В 2019 г. она сократилась.

Таблица 5.3

Помесячные изменения площади распространения *Fucus distichus* в бух. Завойко и у мыса Санникова в 2016-2019 гг.

Год	Месяц								
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Бух.Завойко									
2016	53,14	53,14	157,34	176,9	194,78	194,78	125,12	103,1	68,82
2017	52,08	54,37	54,37	53,5	54,18	55,11	55,11	43,38	34,17
2018	0,0	0,0	0,02	1,12	2,07	2,07	3,05	2,05	0,04
2019	3,12	4,0	4,15	4,89	5,02	5,02	4,23	2,01	1,15
Мыс Санникова									
2016	309,3	309,3	316,0	456,0	465,0	465,0	459,0	459,0	67,0
2017	0,0	0,6	0,6	2,75	2,75	2,75	3,35	3,35	3,35
2018	1,21	1,21	3,97	5,64	5,64	6,12	6,12	3,87	3,0,
2019	0,75	0,75	1,95	2,56	3,78	3,82	3,1	3,0	2,89

Мысы Восточный и Маячный достаточно удалены от внутренней части Авачинской губы и заросли фукуса у восточного берега горла, разделяющего входной мыс от широкой внутренней части губы повсеместно отсутствуют. Неудивительно, что стабильные поселения фукуса здесь, как это можно видеть из данных, представленных в таблице 5.4, отсутствуют.

Помесячные изменения площади распространения *Fucus distichus* у мысов Восточный и Маячный в 2016–2018 гг.

Год	Месяц								
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Мыс Восточный									
2016	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2017	0,0	0,4	0,4	1,58	1,58	2,01	2,01	1,12	0,87
2018	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2019	0,0	0,0	0,1	0,1	0,19	0,19	0,0	0,0	0,0
Мыс Маячный									
2016	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2017	0,0	1,2	1,2	5,72	5,81	5,81	5,81	5,81	4,71
2018	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2019	0,0	0,0	0,05	0,08	0,07	0,07	0,02	0,0	0,0

В течение 2016 г. их не было ни у одного из указанных выше мысов.

Первые проростки фукуса появились здесь в мае 2017 г. Можно предполагать, что зиготы, из которых они выросли до видимых размеров, появились здесь раньше, в марте или апреле, когда через горло губы выносился дрейфующий лед.

В апреле 2018 г. фукус на мысах Восточный и Маячный отсутствовал, будучи истерт льдом. Первые проростки фукуса в 2019 г. на обоих мысах появились в июне и уже в ноябре молодые кустики фукуса, имеющие достаточно развитую подошву, были заматы песком и сорваны штормами.

Результаты проведенных исследований позволяют говорить, что площадь поселения фукуса в Авачинской губе подвергается значительным изменениям. Это происходит, главным образом, под воздействием припайного и плавучего льда. Его негативное воздействие на поселения *F. distichus* выражается в истирающем воздействии, а в случае соприкосновения подошвы припайного льда с грунтом блокировании доступа к растениям, особенно произрастающим в верхнем горизонте литорали, кислорода, питательных веществ, морской воды. Подо льдом они испытывают дефицит света, воздействие высокой солености воды, низких температур. Но и в этих условиях *F. distichus* сохраняет свою

жизнеспособность. Низкие температуры не являются препятствием для роста и развития у него органов размножения, хотя скорость зимнего развития по сравнению с таковой в теплый период года заметно замедляется.

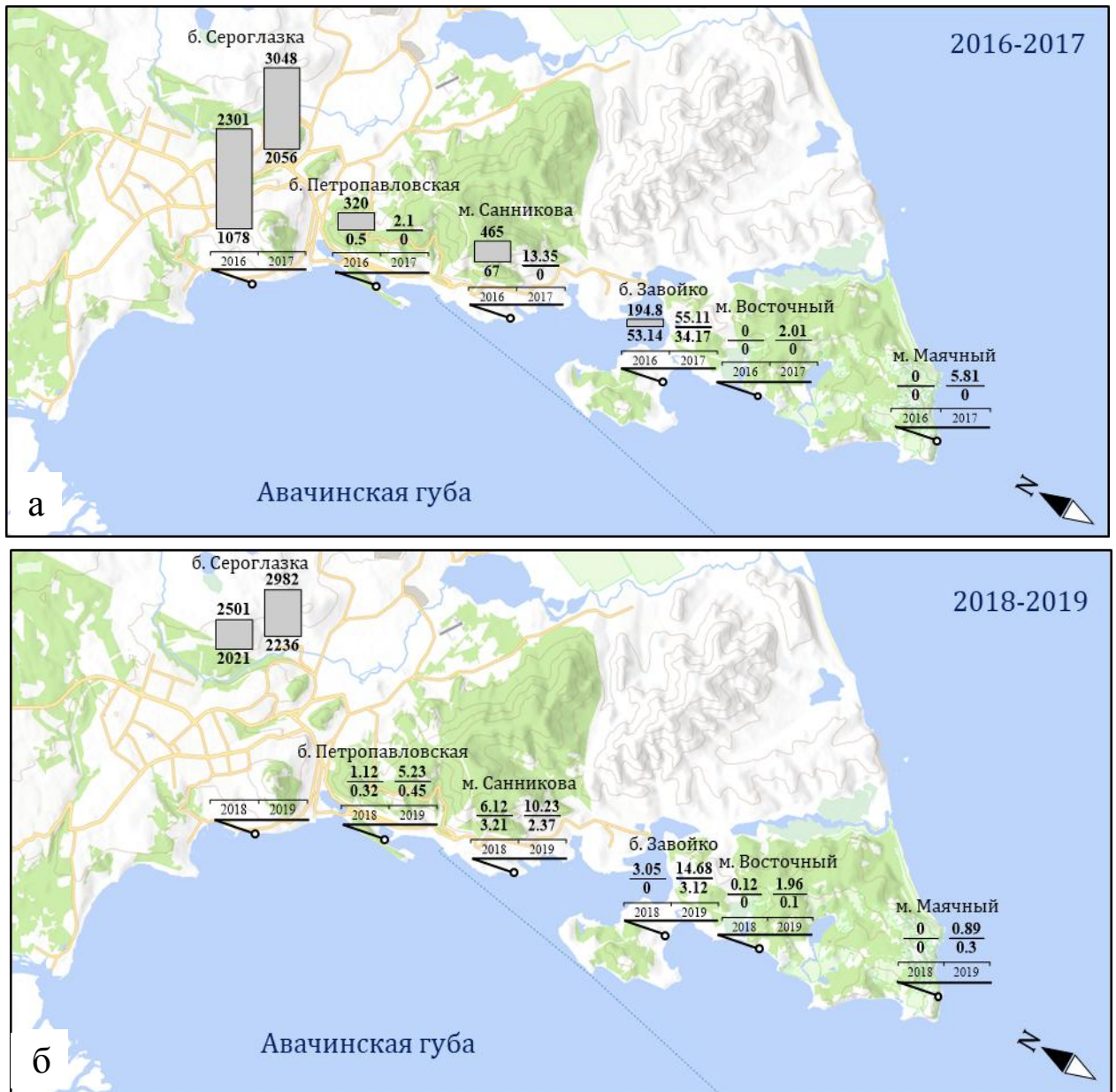


Рис. 5.6. Изменения площадей дна (m^2), в пределах которых в разные годы 20016-2017 (а) и 2018-2019 (б) *Fucus distichus* встречался в литоральной зоне восточного побережья Авачинской губы. Для каждого года отмечены минимальное и максимальные значения площади распространения вида

Расселение фукуса вдоль побережья в холодное время года в значительной мере осуществляется посредством переноса сорванных растений, их частей, прикрепленных к дрейфующему грунту ювенильных проростков и осевших на него зигот. Таким образом, лед оказывает не только

отрицательное воздействие на состояние литоральных зарослей *F. distichus*, но способствует освоению им новых участков дна и, в конечном итоге, возобновлению и сохранению этого вида в альгофлоре Авачинской губы. Отметим еще одну деталь. На рисунке 5.6 представлены данные по флуктуации площадей дна, занятых фукусом в период 2016-2019 гг. Их сравнительный анализ свидетельствует о повсеместном последовательном сокращении площадей дна, занятых фукусом. Это, в свою очередь говорит о продолжающейся в Авачинской губе деструкции макрофитобентоса.

5.2. Соленость как фактор развития фукуса

5.2.1 Развитие природных популяций фукуса в условиях изменяющейся солености

Соленость воды является одним из важнейших факторов, влияющих на рост и распределение морских водорослей. Виды, произрастающие на литорали, более адаптированы к ее изменению, чем те, которые приурочены к сублиторали, поскольку они испытывают постоянное опресняющее воздействие атмосферных осадков. Общей тенденцией развития для представителей рода *Fucus*, населяющих водоемы с прогрессивно убывающей соленостью, является уменьшение размеров их слоевищ (Камнев, 1989). Для баренцевоморской популяции *F. distichus* установлено, что в стеногалинных условиях он может существовать только ограниченное время, не более трех недель (Малавенда, 2007), тогда как *F. vesiculosus* способен выдерживать опреснение до 2,5 ‰ (Воскобойников и др., 2015). Однако соленость ниже критических величин, 0,1-10 ‰, уменьшает продолжительность их жизни (Малавенда, 2007).

Способность фукуса развиваться в условиях разной солености автор изучал в ходе наблюдений, проведенных в природной среде, и в условиях лабораторных экспериментов. Наблюдения за воздействием на фукус изменяющейся солености прибрежных вод показали, что у берегов

Камчатки, в том числе в Авачинской губе, он нередко встречается в условиях значительного опреснения. В летний период сюда во время прилива поступают воды Авачинского залива, широко открытого влиянию тихоокеанской водной массы. Они имеют соленость 31-32 ‰ и распространяются вдоль всего восточного побережья. В тоже время вдоль западного берега губы во время отлива протекают пресные воды рек Авача и Паратунка. Частично, во время отлива они проникают и в бухты Моховая и Сероглазка (Лепская и др., 2014). В результате этого соленость в прибрежных водах этих бухт в летний период временно может снижаться до 4,9 ‰ (Кашутин, Климова, 2018). Атмосферные осадки, нередко приходящиеся на время отлива, еще более опресняют места произрастания фукуса.

Результатом колебания солености являются достаточно выраженные изменения возрастной структуры и плотности его поселений в местах постоянного воздействия пресных вод. Они выражаются в уменьшении размеров растений и плотности их поселений. В местах постоянного сильного опреснения растения тонкие, имеют не более 4-х дихотомий. Доминируют в таких поселениях ювенильные растения.

5.2.2. Влияние солености на развитие проростков

В лабораторных условиях объектом изучения влияния солености на развитие *F. distichus* были его проростки, полученные после высева зигот и формирования эмбрионов. Материнские растения, использовавшиеся для их получения и проведения экспериментов, были собраны на литоральной зоне бух. Сероглазка, у подножия сопки Мишенная.

Исследование воздействия солености на развитие проростков *F. distichus* проводили в течение трех недель при постоянных значениях температуры и фотопериода. Для эксперимента использовали культуральные среды с соленостью 0 ‰ (серия № 1); 10 ‰ (серия № 2); 20 ‰ (серия № 3) и 32 ‰ (серия № 4) (см. Глава 3). Проростки, развивавшиеся в среде с соленостью 32 ‰, являлись контрольной группой. Условия проведения экспериментов приведены в таблице 5.5.

Условия культивирования проростков *Ficus distichus*

Серия №	Соленость, ‰	Температура, °С	Фотопериод, ч	Длительность эксперимента, сут
1	0	10	12:12	21
2	10			
3	20			
4	32			

Проведенные нами исследования показали, что в течение первых двух суток значительные различия в развитии проростков, содержащихся в среде с соленостью 10 ‰ и выше, отсутствовали. Это видно из данных, представленных на рисунке 5.7.

Они свидетельствуют о том, что после двухсуточного развития проростков в культуральных средах они достигли в среднем 169,6 мкм длины, и все появившиеся в ходе оплодотворения половых продуктов эмбрионы были прикреплены ко дну чашек Петри. При этом максимальная длина проростков, 187,3 мкм, была отмечена в среде с соленостью 32 ‰ (серия № 4) (рис. 5.7, 1). Их AGR составила 54,9 мкм/сут.

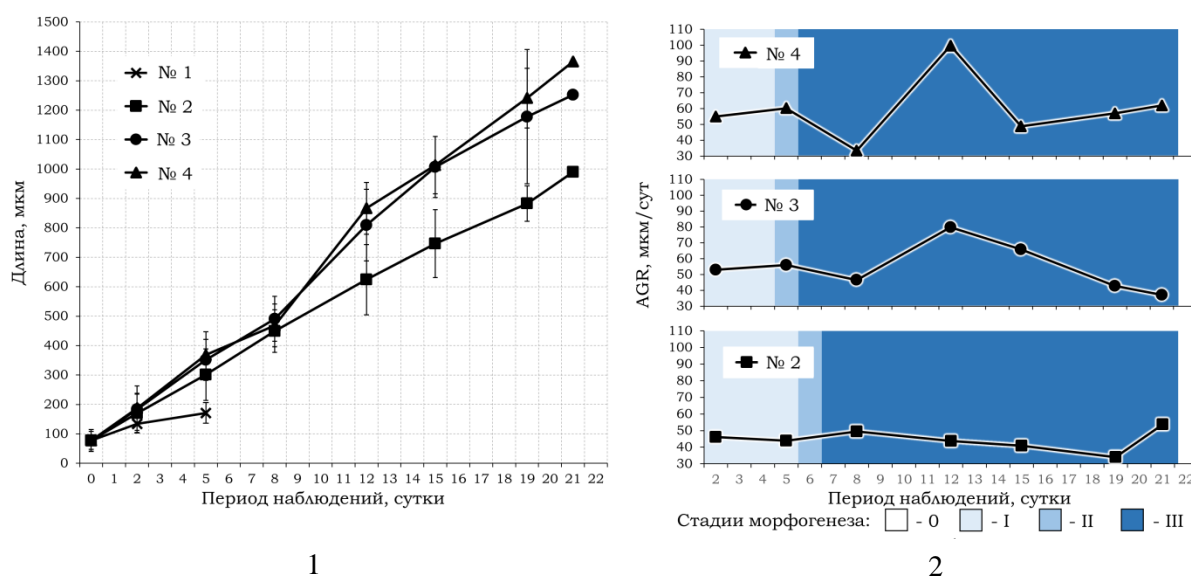


Рис. 5.7. Развитие проростков *Ficus distichus* в условиях разной солености среды: изменение длины проростков в процессе их роста, пунктирной линией выделен период элиминации (1); абсолютная скорость роста (AGR) (2). Условия культивирования и № серий соответствуют таковым в таблице 5.5. Стадии морфогенеза 0–III описаны в разделе «Материалы и методы»

Графики на рисунке 5.7 построены с использованием усредненных данных, полученных в 3-х кратной повторности. Планки погрешности соответствуют величине стандартного отклонения.

Проростки, развивавшиеся в пресной воде, к концу вторых суток к субстрату не прикрепились. Их размеры едва достигали 135 мкм, значение скорости роста было вдвое меньшим, чем у проростков, развивавшихся при нормальной морской солености.

На пятые сутки проростки фукуса, содержащиеся при солености 10, 20 и 32 ‰, уже имели многоклеточную талломическую часть и, как правило, один хорошо сформированный и несколько дополнительных ризоидов меньшего размера. Средние линейные размеры этих проростков не превышали 370 мкм (рис. 5.7, 2). Скорость их роста составляла в среднем 55,9 мкм/сут (для серии № 3) и 60,2 мкм/сут (для серии № 4). У представителей последней группы в апикальной части талломов начали формироваться гиалиновые волоски. Скорость роста проростков, развивавшихся в среде с соленостью 10 ‰ (для серии № 2) равнялась 43,8 мкм/сут.

У проростков фукуса, содержащихся в пресной воде (серия № 1), было выявлено заметное отставание скорости эмбрионального развития. Их талломическая часть представляла собой однослойную пластину, единственный ризоид у них был слабо выражен и состоял из нескольких сегментов. Скорость роста этих проростков на пятые сутки культивирования существенно снизилась, до 12,2 мкм/сут. После недели культивирования средние линейные размеры проростков в серии № 1 практически не изменились. Их длина не превышала 500 мкм (рис. 5.7, 1).

Скорость роста проростков в сериях № 3 и № 4 снизилась практически вдвое, тогда как у проростков в серии № 2 значения этого показателя возросли до 49,4 мкм/сут. Эти различия можно объяснить тем, что у проростков фукуса, содержащихся при солености 20 и 32 ‰, в течение указанного выше времени культивирования активно развивались гиалиновые

волоски, но их длина при определении общей длины проростков не учитывалась. В культурах с соленостью 10 ‰ (серия №2) волоски стали формироваться только к концу шестых суток.

У фукусов, содержащихся в пресной воде (серия №1), на 8 сутки стали отчетливо наблюдаться признаки разрушения клеток. В течение всего периода наблюдений ни один проросток не прикрепился ко дну чашек Петри. Количество эмбриональных растений без признаков деградации кутикулы и содержимого клеток к концу восьмых суток было незначительным. Их длина при этом не превышала 220 мкм, и у них отсутствовали гиалиновые волоски. Пластинчатая (талломическая) часть проростков состояла из более мелких, чем в других сериях экспериментов клеток, ризоиды были плохо развиты.

После 12 суток культивирования линейные размеры и скорость роста фукусов в сериях № 3 и № 4 существенно не отличались. Их общие линейные размеры варьировали от 809,5 до 866,6 мкм (рис. 5.7, 1). В тоже время значения AGR у проростков из серии № 2 были в два раза меньше, чем в серии № 4. При этом у проростков, содержащихся в условиях нормальной морской солености (32 ‰), длина гиалиновых волосков превысила общую длину растений. На 12 сутки культивирования у них наблюдалась максимальная скорость роста за весь период наблюдений – 99,6 мкм/сут. В результате при среднем значении AGR 48,8 мкм/сут уже после двух недель культивирования проростков в среде с нормальной морской соленостью их длина превысила 1 мм.

Проростки фукуса из серии 4 к этому времени имели от 3 до 5 хорошо развитых гиалиновых волосков. Длина их ризоидов, как правило, вдвое превышала длину пластинчатой части. Проростки, развивавшиеся при солености 10 ‰ (серия №2), росли менее активно, их длина не превышала 650 мкм, а скорость роста – 40 мкм/сут. В культурах с пресной водой на

15-е сутки культивирования была отмечена гибель абсолютно всех проростков.

К концу наблюдений, длина проростков, культивировавшихся при нормальной морской солености, достигла 1,3 мм (серии № 3 и № 4), в солоноватой среде – 990 мкм (серия № 2). Средние показатели абсолютной скорости их роста за весь период наблюдений составили 55,9; 61,3 и 43,4 мкм/сут, соответственно.

Таким образом, наши эксперименты показали, что ранее развитие *F. distichus* в пресной воде невозможно. Массовая гибель его эмбрионов, развивающихся при температуре 10°C в условиях нулевой солености начинается на шестые сутки, а полная гибель происходит на 15 сутки. При этом они не способны прикрепиться к субстрату. Исходя из этого, можно предположить, что экстремально низкая и нулевая соленость препятствует выработке у эмбрионов фукуса адгезивного материала. У проростков фукуса, развивавшихся при солености 10 ‰, критические изменения морфофизиологического состояния не обнаружены. Однако скорость их роста уменьшается почти в три раза по сравнению с таковой у растений, культивировавшихся в воде с нормальной морской соленостью.

5.3. Влияние температуры на развитие фукуса

5.3.1. Рост и развитие взрослых растений в искусственной среде в условиях низких и отрицательных температур

В ходе наблюдений за развитием фукуса в лабораторных условиях при постоянной температуре его содержания 7°C и изменяющемся фотопериоде, имитирующем в течение всего эксперимента таковой в природной среде (глава 4, раздел 4.3.2), было показано, что при достаточно низкой температуре и коротком световом периоде у растений продолжается нарастание длины слоевища, появляются новые ветви и идет закладка и созревание в концептакулах половых продуктов. Однако вопрос о том, как

ведут себя растения в период времени с самым коротким световым днем и отрицательной температурой воды, оставался открытым. Чтобы получить на него ответ был выполнен следующий эксперимент.

Растения возрастных групп D₁-D₇ в количестве 15 штук, собранные в бухте Завойко 14 декабря 2017 г., были подвергнуты обеззараживанию в слабом растворе йода и помещены в пластиковую емкость объемом 12 литров, заполненную профильтрованной морской водой, взятой в той же бухте Завойко. Данную емкость с образцами фукуса содержали в холодной комнате с регулируемой температурой и фотопериодом. Реле температуры и света позволяло регулировать температуру с точностью до десятых единиц градуса, а фотопериод – до одной минуты.

Через каждые 7 суток воду в емкости меняли на свежую морскую, взятую в месте бывшего произрастания экспериментальных образцов. В момент взятия воды с помощью профилографа определяли ее температуру и ту же температуру устанавливали в холодной комнате.

Перед заменой воды на свежую культивируемые образцы вынимали из емкости, с помощью бумажных салфеток удаляли лишнюю влагу и подвергали морфометрической обработке. У каждого растения определяли длину каждой ветви и общую длину слоевища, его массу, общее количество рецептакулов и количество фертильных рецептакулов в разной стадии зрелости Ф₁-Ф₅. Данные этих измерений заносили в таблицы. Одна из них приведена ниже в качестве примера (табл. 5.6).

За период наблюдений с 15.12.2017 по 16.05.2018 гг. растения были измерены 7 раз. В результате было составлено 7 подобных таблиц, использованных для последующего анализа.

В ходе проведения наблюдений показания температуры изменяли 5 раз. Они соответствовали ее значениям в поверхностном слое воды в месте бывшего произрастания экспериментальных образцов фукуса. С 11.01.2018 до

23.04.2018 гг. температура имела отрицательные значения и менялась от -0,2 до -1,1°C. Положительные значения температуры не превышали 1,8°C. Фотопериод за время проведения эксперимента также менялся 5 раз. Длина дня при этом изменялась от 8 до 14 часов, а длина ночи от 16 до 10 часов.

Таблица 5.6
*Размерно-массовые характеристики и состояние зрелости слоевищ *Fucus distichus* культивируемых в холодной комнате на 11.01.2018 г.*

№	Кол-во дихотомий	Фертильность	Кол-во рецептакулов	L _{общ} , мм	L ₁ , мм	L ₂ , мм	L ₃ , мм	L ₄ , мм	L ₅ , мм	L ₆ , мм	L ₇ , мм	Масса, г
1	D ₂	Φ ₀	2	21	13	6	-	-	-	-	-	0,04
2	D ₂	Φ ₀	2	23	11	7	-	-	-	-	-	0,11
3	D ₂ +	Φ ₀	2	34	10	16	-	-	-	-	-	0,18
4	D ₂ +	Φ ₀	3	65	30	27	-	-	-	-	-	0,74
5	D ₃	Φ ₀	3	46	10	11	16	-	-	-	-	0,40
6	D ₃	Φ ₀	3	60	7	12	25	-	-	-	-	0,70
7	D ₃ +	Φ ₀ – 1; Φ ₁ – 3	4	65	10	12	29	-	-	-	-	1,38
8	D ₄ +	Φ ₀	4	79	26	25	17	10	-	-	-	1,34
9	D ₃ +	Φ ₀	4	65	10	10	27	-	-	-	-	1,39
10	D ₄ +	Φ ₀ – 1; Φ ₁ – 2	3	111	30	20	12	11	-	-	-	1,85
11	D ₅ +	Φ ₀	4	96	10	10	20	15	14	-	-	1,78
12	D ₅ +	Φ ₀ – 5; Φ ₁ – 5	10	98	12	11	25	20	21	-	-	3,36
13	D ₅	Φ ₀	5	118	20	20	15	20	13	-	-	1,54
14	D ₆ +	Φ ₁ – 6	7	109	21	22	17	20	15	13	-	1,9
15	D ₇ +	Φ ₁ – 12	12	108	10	13	20	14	18	14	18	6,01

На основании данных морфометрических измерений, были рассчитаны значения абсолютного и относительного прироста длины растений за разные периоды вегетации (табл. 5.7). Такие же данные были получены для изменений массы растений. Они также приведены в таблице 5.7. Объем диссертации, к сожалению, не позволяет представить все полученные в ходе эксперимента данные, поэтому в таблицы 5.6 и 5.7 включены результаты изучения роста и развития четырех растений, которые на начало

наблюдений имели 4, 5, 6 и 7 дихотомических ветвлений и относились, соответственно, к возрастным группам D₄-D₇. Более молодые растения D₁-D₃ практически не уступали им в росте и развитии, о чем свидетельствуют полученные нами показатели относительного прироста их длины и массы.

Анализ данных, приведенных в таблице 5.6, показывает, что даже в период с самой короткой длиной дня, 8 часов, представители всех возрастных групп продолжают свое развитие. Они не останавливают его и при минусовой температуре. При этом повышение температуры даже на доли градуса и длины светового дня на несколько часов приводят к возрастанию размерно-массовых показателей слоевищ.

Самые высокие значения абсолютного и относительного прироста изученные растения имели в апреле, когда температура воды достигла положительных значений, а длина дня возросла до 14 часов. Общая длина растений у представителей разных возрастных групп увеличилась от 9 (D₄) до 26 (D₇) мм, а общая масса – от 14,08 до 50,67 г. Отметим, что в условиях, близких к зимним, растения имели более тонкие, кожистые слоевища, более светлую окраску и слабо раздутые рецептакулы.

Изучение культивируемых в холодной комнате растений показало, что в холодную половину года у представителей всех возрастных групп продолжается созревание репродуктивных органов. В течение зимы их количество не увеличилось, но в заложившихся ранее осенью рецептакулах продолжались процессы созревания половых продуктов. Изученные нами растения более младших возрастов D₁-D₂ в самом начале нашего эксперимента были стерильными. Таковыми они остались до конца эксперимента. У одного из изученных растений D₃ фертильными были только три апикальных ветви, несущие рецептакулы в стадии зрелости Ф₁. К концу эксперимента они имели рецептакулы со зрелостью всего лишь Ф₂.

Последовательные изменения абсолютных и относительных показателей прироста длины и массы *Ficus distichus*, осуществлявшегося при разных температурах и световом довольствии с 15.12.2017 по 16.05.2018 гг.

№ п/п	Период роста растений	Абсолютный прирост, мм	Относительный прирост, %	Абсолютный прирост массы, г	Относительный прирост массы, %	Температура, °С	Фото-период, ч	
							День	Ночь
Растение в возрасте D ₄								
1	С 15.12.17 по 25.12.17	1	0,91	0,1	5,84	1,8	8	16
2	С 25.12.17 по 11.01.18	1	0,91	0,04	2,21	1,8	8	16
3	С 11.01.18 по 16.02.18	2	1,8	0,02	1,08	-1,1	10	14
4	С 16.02.18 по 23.03.18	1	0,88	0,02	1,07	-0,5	12	12
5	С 23.03.18 по 23.04.18	1,5	1,32	0,12	6,35	-0,2	13	11
6	С 23.04.18 по 16.05.18	2,5	2,16	1,26	87,6	1,4	14	10
Растение в возрасте D ₅								
1	С 15.12.17 по 25.12.17	4	4,4	0,28	19,04	1,8	8	16
2	С 25.12.17 по 11.01.18	1	1,05	0,03	2,81	1,8	8	16
3	С 11.01.18 по 16.02.18	1	1,04	0,03	1,71	-1,1	10	14
4	С 16.02.18 по 23.03.18	1	1,03	0,03	1,64	-0,5	12	12
5	С 23.03.18 по 23.04.18	2	2,04	0,39	20,97	-0,2	13	11
6	С 23.04.18 по 16.05.18	5	5,0	0,89	39,56	1,4	14	10
Растение в возрасте D ₆								
1	С 15.12.17 по 25.12.17	1	0,93	0,08	4,47	1,8	8	16
2	С 25.12.17 по 11.01.18	2	1,83	0,07	3,74	1,8	8	16
3	С 11.01.18 по 16.02.18	2	1,8	0,47	24,23	-1,1	10	14
4	С 16.02.18 по 23.03.18	1	0,88	0,33	13,69	-0,5	12	12
5	С 23.03.18 по 23.04.18	2	1,75	1,47	53,65	-0,2	13	11
6	С 23.04.18 по 16.05.18	2,5	2,16	1,12	40,85	1,4	14	10
Растение в возрасте D ₇								
1	С 15.12.17 по 25.12.17	2	1,9	0,37	6,6	1,8	8	16
2	С 25.12.17 по 11.01.18	1	0,93	0,37	6,21	1,8	8	16
3	С 11.01.18 по 16.02.18	2	1,85	0,77	12,16	-1,1	10	14
4	С 16.02.18 по 23.03.18	1	0,91	0,25	3,52	-0,5	12	12
5	С 23.03.18 по 23.04.18	8	7,2	0,86	11,7	-0,2	13	11
6	С 23.04.18 по 16.05.18	12	10,08	1,91	23,26	1,4	14	10

Активизация процессов фертилизации, как это видно из сопоставления данных по приросту длины и массы (табл. 5.7) и количеству рецептакулов в разной стадии зрелости (табл. 5.8), приводила к приостановке линейного роста. Из приведенной ниже таблицы 5.8 видно, что в декабре состояние

зрелости рецептакулов при постепенном уменьшении длины дня и снижении температуры воды до 1,8 не изменялось. Растения росли, но не созревали.

В январе, когда температура воды понизилась до $-1,1^{\circ}\text{C}$ у растений D_4 и D_6 , а в феврале у растений D_5 и D_7 появились рецептакулы с уровнем фертильности Φ_1 и Φ_2 . Но новые рецептакулы при этом не заложились. Отрицательной температура воды была до конца апреля, но у представителей всех возрастных групп растений в это время резко увеличился прирост длины и массы, активизировались процессы созревания половых продуктов, и началась закладка новых концептакулов. Самый активный рост и созревание растений имели место в мае (табл. 5.8).

Результаты проведенных исследований еще раз дают основание утверждать, что фукусу не свойствен «зимний покой». В холодное время года он гораздо медленнее, чем летом продолжает расти. Процессы фертилизации у него приостанавливаются в период, когда в природе наблюдается сокращение длины дня (декабрь, январь). В период года с возрастающей длиной дня у него, не смотря на отрицательные значения температуры воды, они активизируются. Это показывает, что световое довольствие является регулирующим фактором в большей мере, чем температура воды.

Последовательные изменения длины, массы и состояния зрелости рецептакулов у разновозрастных растений *Ficus distichus* с 15.12.2017 по 16.05.2018 гг.

№ п/п	Дата измерений	L _{общ.} , мм	M _{общ.} , г	Количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
					Φ ₀	Φ ₁	Φ ₂	Φ ₃	Φ ₄	Φ ₅
Растение в возрасте D ₄										
1	15.12.2017	109	1,71	3	3	0	0	0	0	0
2	25.12.2017	110	1,81	3	3	0	0	0	0	0
3	11.01.2018	111	1,85	3	1	2	0	0	0	0
4	16.02.2018	113	1,87	3	1	2	0	0	0	0
5	23.03.2018	114	1,89	3	1	2	0	0	0	0
6	23.04.2018	115,5	2,01	4	1	2	1	0	0	0
7	16.05.2018	118	3,77	4	1	1	2	0	0	0
Растение в возрасте D ₅										
1	15.12.2017	91	1,47	4	4	0	0	0	0	0
2	25.12.2017	95	1,75	4	4	0	0	0	0	0
3	11.01.2018	96	1,78	4	4	0	0	0	0	0
4	16.02.2018	97	1,83	4	3	1	0	0	0	0
5	23.03.2018	98	1,86	4	2	2	0	0	0	0
6	23.04.2018	100	2,25	6	1	4	1	0	0	0
7	16.05.2018	105	3,14	6	0	2	3	1	0	0
Растение в возрасте D ₆										
1	15.12.2017	108	1,79	7	0	7	0	0	0	0
2	25.12.2017	109	1,87	7	0	7	0	0	0	0
3	11.01.2018	111	1,94	7	0	6	1	0	0	0
4	16.02.2018	113	2,41	7	0	6	1	0	0	0
5	23.03.2018	114	2,74	7	0	4	3	0	0	0
6	23.04.2018	116	4,21	7	0	4	2	1	0	0
7	16.05.2018	118,5	5,93	7	0	1	2	2	1	1
Растение в возрасте D ₇										
1	15.12.2017	105	5,59	12	0	12	0	0	0	0
2	25.12.2017	107	5,96	12	0	12	0	0	0	0
3	11.01.2018	108	6,33	12	0	12	0	0	0	0
4	16.02.2018	110	7,11	12	0	10	2	0	0	0
5	23.03.2018	111	7,35	12	0	5	7	0	0	0
6	23.04.2018	119	8,21	12	0	3	6	3	0	0
7	16.05.2018	131	10,12	16	0	2	7	4	2	1

5.3.2. Раннее эмбриональное развитие в искусственной среде в условиях короткого дня и низких и отрицательных температур

Для изучения воздействия температуры и продолжительности дня на развитие проростков *F. distichus* было выбрано три разных температурных режима (табл. 5.9), в целом соответствующих таковым в летние месяцы (серия № 1), весеннему и осеннему времени (серия № 2) и холодному периоду года (серия № 3).

Таблица 5.9

Условия культивирования проростков Fucus distichus в условиях низких температур и короткого дня

№ серии	Соленость, ‰	Температура, °С	Фотопериод, ч	Длительность эксперимента, сут
1	28	10	12:12	72
2		8	8:16	
3		2		

Развитие проростков в сериях № 1-3 в течение всего эксперимента протекало нормально, без видимых нарушений формирования у них клеток и соотношения длины ризоидальной и талломической частей. Наиболее активный рост прослеживался у проростков контрольной группы (серия № 1), культивируемых при 10°C и фотопериоде 12 ч света и 12 ч темноты. Это хорошо видно из данных, представленных на рисунке 5.8. Для построения на нем графиков были использованы усредненные данные, полученные в ходе экспериментов, выполненных в трехкратной повторности. Планки погрешности соответствуют величине стандартного отклонения.

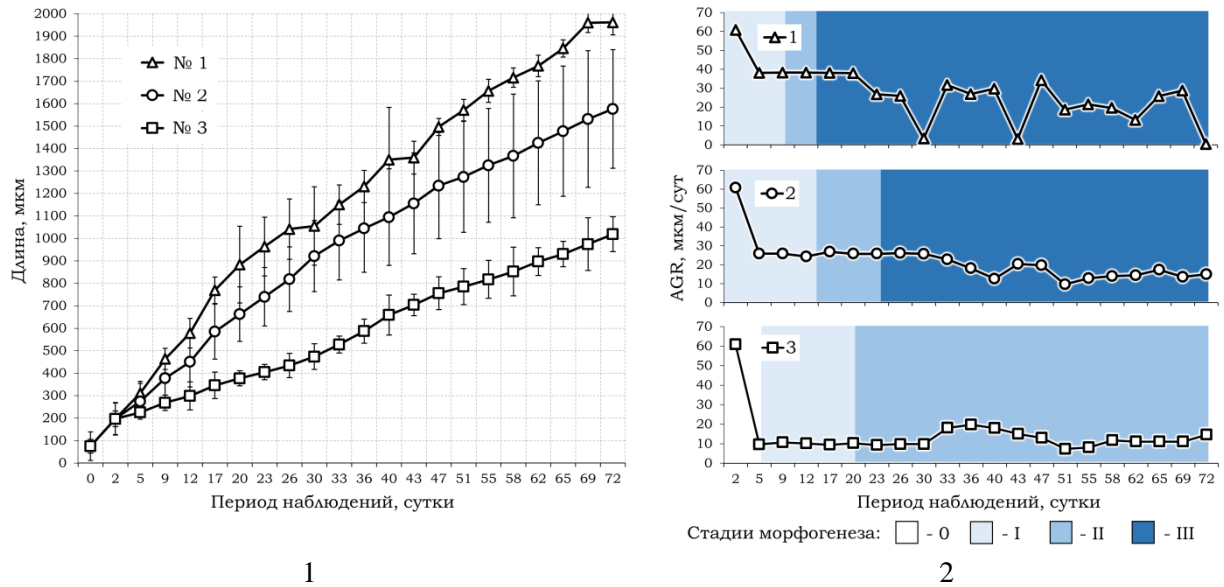


Рис. 5.8. Развитие проростков *Fucus distichus* в лабораторных условиях при разной температуре и продолжительности дня и ночи: динамика изменения длины (1), абсолютная скорость роста ($AGR_{сут}$) (2). Условия культивирования и № серий соответствуют таковым в таблице 5.9: № 1 – 10°C и 12:12; № 2 – 8°C и 8:16; № 3 – 2°C и 8:16. Стадии морфогенеза 0–III описаны в главе «Материалы и методы»

Как видно из представленного выше рисунка 5.8, 1 и таблицы 5.9, за 72 дня эксперимента общая длина проростков достигла в среднем 1961,5 мкм при скорости роста 24,9 мкм/сут. В тоже время линейные размеры проростков в серии № 2 едва превышали 1,5 мм, а в серии № 3 – 1 мм. Скорость их роста, соответственно, была в 1,3 и 2,5 раза ниже, чем у проростков из серии № 1. Скорость морфофункциональной дифференциации клеток у эмбрионов фукуса (серии № 1–3), культивируемых при разных температурных и световых режимах, также различалась (рис. 5.8, 2). Хорошо выраженный ризоид у эмбрионов (стадия морфогенеза I) в сериях № 1 и № 2 был заметен на вторые сутки культивирования, а в серии № 3 – только на пятые сутки.

Дальнейшее развитие проростков приводило к формированию многослойной талломической части на восьмые сутки в серии № 1, одиннадцатые – в серии № 2 и девятнадцатые – в серии № 3. К концу эксперимента проростки в сериях № 1 и № 2 имели по 2-10 гиалиновых волосков, в серии № 3 они так и не сформировались (рис. 5.8, 2),

что говорит о том, что в последней серии проростки не достигли физиологической зрелости.

Наиболее активные рост и развитие проростков фукуса наблюдали в серии № 1 при 10°C и 12-часовом световом периоде. Незначительное отставание в ростовых процессах было отмечено у проростков из серии № 2. Однако, не смотря на более медленный рост и задержку процессов дифференциации клеток у эмбрионов в серии № 3, прирост их длины был, тем не менее, постоянным на протяжении всего эксперимента.

Абсолютная средняя скорость роста проростков в этой группе составила 11,6 мкм/сут. Поскольку условия культивирования, в частности низкая температура и короткий световой день, для проростков в серии № 3 были близкими к таковым в зимние месяцы, можно предположить, что у ювенильных растений *F. distichus* в умеренных широтах с декабря по февраль также происходит стабильный прирост длины. При этом их морфофункциональное развитие существенно замедляется. Так в наших экспериментах проростки фукуса на протяжении более двух месяцев оставались на II стадии морфогенеза. Для дальнейшего развития и перехода к стадии III, т.е. появлению в апикальной части их талломов гиалиновых волосков, в условиях короткого дня необходимо, как показали наши эксперименты, повышение температуры среды на 6°C. В Авачинском заливе такие температурные изменения происходят в поздневесенний период, в конце апреля-начале мая (Кашутин и др., 2019).

5.3.3. Влияние глубокой заморозки эмбрионов фукуса на их жизнеспособность

Одними из важнейших факторов, влияющих на рост и развитие проростков *F. distichus*, являются лед и низкая температура воды. У берегов Камчатки, в частности, в Авачинской губе, в течение нескольких месяцев этот вид вегетирует при отрицательных температурах, часто и надолго

вмерзает в припайный лед, присутствующий в разных районах губы разное время (Кашутин и др., 2018; Климова и др., 2019).

Выше было показано, что наличие ледового покрова и низких температур оказывает существенное влияние на формирование физико-химических условий среды обитания и продукционно-деструкционные экосистемные процессы. Возможность длительного существования фукоидов в условиях полной темноты и возможности световой фиксации CO_2 связана с их способностью к поглощению растворенных органических веществ (РОВ) (Хайлов, 1967). РОВ используются макрофитами для поддержания энергетического обмена и поглощения из окружающей среды карбонат-ионов при отсутствии освещения.

Приведенные М.В. Макаровым и Г.М. Воскобойниковым (2013) данные многолетних наблюдений за развитием фукуса в естественной среде и проведенные ими в Баренцево море полевые и лабораторные эксперименты, позволили им утверждать, что батиметрическое распределение водорослей во многом зависит от их способности адаптироваться к постепенному изменению светового довольствия при смене полярного дня на полярную ночь.

Температура, как и световой режим, является одним из основных факторов, определяющих границы ареалов и глубину распространения водорослей. Зимой во время отлива клетки фукуса под воздействием отрицательной температуры воздуха промерзают, их клеточная влага превращается в кристаллы льда. Однако стресс от замерзания, которому подвергается фукус, произрастающий в литоральной зоне, редко приводит к летальному исходу. Это подтверждают данные наших исследований и результаты изучения зимнего развития *F. vesiculosus* на берегах северо-западной Атлантики (Bird, Lachlan, 1974; Pearson, Davison, 1993; Chapman, 1995).

При воздействии отрицательных температур выход созревших к этому времени половых продуктов и их оплодотворение у этого вида прекращается

(Pearson, 1996). Такая исключительная стрессоустойчивость, способность выносить значительные колебания температур, ультрафиолетового воздействия, перепадов солености и обуславливает высокое содержание у фукуса уникальных биологически активных соединений, привлекающих внимание биохимиков, медиков и биологов.

Анализ научной литературы, по вопросам эмбрионального развития *F. distichus* (Петров, 1977; Воскобойников, 2005; Рыжик и др., 2014; Quatrano, 1980; Motomura, 1994), показывает, что, несмотря на длительную историю изучения особенностей его вегетации в природной среде, способность его эмбрионов сохранять жизнеспособность и жизнедеятельность после длительного замораживания, как и способность к полноценному развитию после перенесенного холодового стресса до сих пор не изучалась. Между тем понять биологию развития фукуса и особенности его вегетации в зимнее время без знания этих моментов невозможно.

Для выяснения устойчивости эмбрионов *F. distichus* к воздействию отрицательных температур был проведен лабораторный эксперимент. Методика его подробно описана в главе 3. Здесь отметим, что микроскопическое обследование размороженных проростков показало отсутствие у их клеток заметных повреждений.

Ниже обсуждаются полученные нами результаты. В таблице 5.10 приводятся данные, показывающие изменения во времени длины проростков и абсолютной скорости их роста. Они свидетельствуют о том, что абсолютная скорость линейного роста эмбрионов сразу после размораживания в течение 7 дней была в 35 раз выше, чем до замораживания. Потом она стала замедляться, но только потому, что растения росли не только в длину, но также в ширину и толщину.

Рост, в чашках Петри ювенильных растений, подвергавшихся и не подвергавшихся заморозке, показан на рисунке 5.9. Сравнение представленных на нем кривых, отражающих изменение абсолютной длины

растений показывает, что в течение первых 10 суток, находясь в одинаковых условиях культивирования, они имели одинаковые темпы роста.

Таблица 5.10

Средняя длина проростков *Ficus distichus* и абсолютная скорость их роста перед шоковой заморозкой до -23°C и после нее

№ п/п	Дата	Количество суток	Температура, $^{\circ}\text{C}$	Общая длина проростков за период наблюдений, мкм	$\text{AGR}_{\text{сут}}$, мкм
1	06.11.18	10	8	257,0	0,29
Замораживание 16.11.18					
2		382	-23	–	–
Размораживание 03.12.19					
3	10.12.19	7	8	328,8	10,25
4	17.12.19	14	8	376,3	6,78
5	24.12.19	21	8	433,1	8,11
6	30.12.19	28	8	465,1	4,57
7	14.01.20	36	8	506,2	2,94
8	21.01.20	40	8	535,3	4,16
9	29.01.20	48	8	556,4	3,0

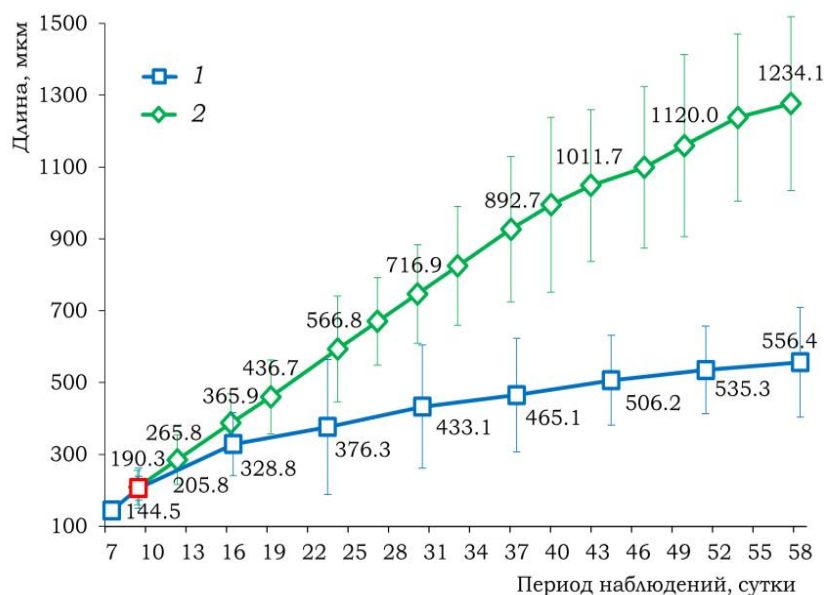
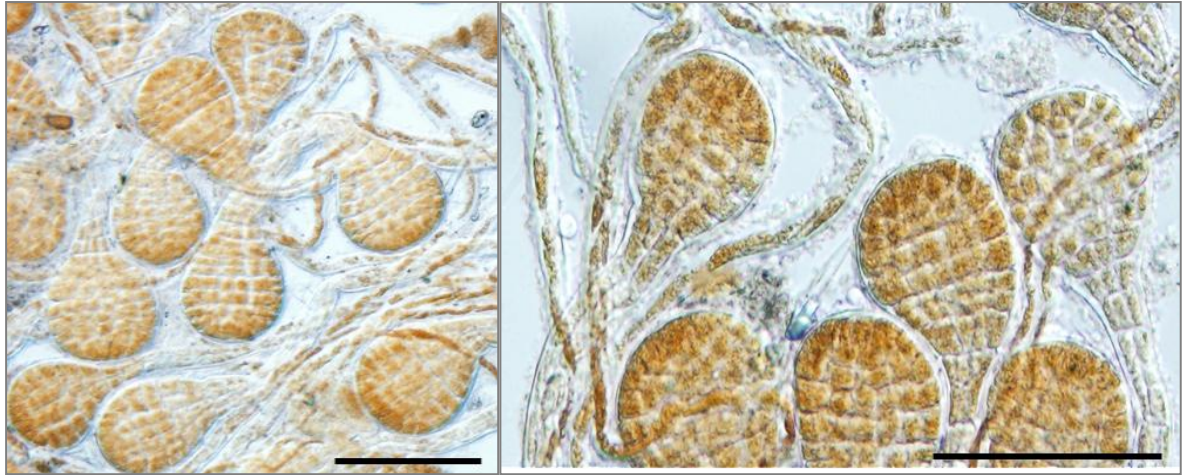


Рис. 5.9. Изменение длины проростков *Ficus distichus* при длительном замораживании (1) и без замораживания (2)

Затем у растений, содержащихся в разных условиях, она стала разной и, как это видно из представленного выше рисунка 5.9, заметно меньший прирост длины демонстрировали проростки фукуса, претерпевшие длительную шоковую заморозку. Не потеряв жизнеспособности до самого конца эксперимента, они существенно снизили скорость роста, и разница

между размерами проростков, не испытанными и испытанными промерзание, со временем только усиливалась.



*Рис. 5.10. Внешний вид эмбрионов *Fucus distichus*, подвергавшихся длительному замораживанию, через 39 дней послезокового развития (Масштабная линейка – 100 мкм)*

После этого вновь наблюдался явно заметный подъем активности роста ($AGR_{сут}$) и новый ее незначительный спад. Такие синусоидальные колебания показателей роста у растений, развивавшихся после длительной заморозки, безусловно, свидетельствуют об их физиологической вялости, выражающейся в изменении среднесуточного прироста длины, при котором перед новым всплеском активности линейного роста растений имеет место его затухание. Скорее всего, в этот период происходит мобилизация внутренних резервов, необходимых для протекания процессов цитокинеза. Такое явление у бурых водорослей отмечала Т.Н. Королева (2004), изучавшая вегетацию сахарины Бонгарда в Авачинской губе. Она показала, что ее микропопуляция, произрастающая в горле Авачинской губы, имеет размерные признаки, близкие к таковым у растений из чистых мест обитания. Им не свойственна столь выраженная ингибция размерных показателей, присущая растениям этого вида, произрастающим в районах внутренней части губы с высокой антропогенной нагрузкой. Но показатели удельной плотности и удельной массы их пластин, а также распределение вдоль нее сухих веществ, показывают, что их рост у сахарины в горле губы осуществлялся достаточно неравномерно и заметно медленнее, чем у растений из чистых мест обитания, например у о. Старичкова.

Проведенные исследования в целом показали, что *F. distichus* чрезвычайно приспособлен к значительным колебаниям температуры. Он не теряет своей жизнеспособности даже при длительном глубоком долговременном замораживании. Тем более он устойчив к кратковременному снижению температуры воды и воздуха до отрицательных значений. Вместе с тем отметим, что стрессовое воздействие экстремально низких температур приводит к последующему замедлению роста и физиологической вялости проростков, испытавших температурный шок.

Результаты, полученные в ходе проведенных экспериментов, помогают объяснить многие моменты, связанные с особенностями распределения фукуса и формирования размерно-возрастной структуры его популяций у побережья Камчатки. Здесь из-за таяния большого количества снега, обильных летних осадков, стока большого количества рек наблюдаются высокие колебания солености. Температура прибрежных вод ниже 6°C наблюдается в течение 6-7 месяцев. Однако фукус остается одним из наиболее массовых и высокопродуктивных видов литорального макрофитобентоса. Результаты выполненных нами экспериментов свидетельствуют о высокой адаптивной способности этого вида в период эмбрионального развития.

Сохранению вида в альгофлоре Авачинской губы, претерпевшей значительную антропогенную трансформацию, способствуют такие особенности биологии его развития, как отсутствие зимнего покоя, способность не останавливать процессы жизнедеятельности в условиях отрицательной температуры и полной темноты, кратковременного действия гиперсолености и почти полного опреснения. Постепенная закладка концептакулов на рецептакулах приводит к растянутым срокам размножения не только одного рецептакула, но и всего растения. Постепенность закладки рецептакулов на слоевище позволяет ему в течение нескольких месяцев выпускать в окружающую среду зрелые половые продукты. В целом представленные в настоящей главе данные показывают, что Камчатская популяция *F. distichus* чрезвычайно устойчива к экстремальным воздействиям неблагоприятных экологических факторов.

ГЛАВА 6. ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФУКУСА И ВОЗМОЖНОСТИ ЕГО ИСКУССТВЕННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ

6.1. Современное использование фукуса в практической деятельности

6.1.1. Уникальные медико-биологические свойства фукуса

Во многих прибрежных странах использование морских водорослей, особенно бурых, является важной отраслью экономики. На сегодняшний день их добычу, выращивание и переработку активно осуществляют прибрежные государства юго-восточной Азии (Китай, Япония, Южная Корея, Филиппины), Европы (Норвегия, Великобритания, Франция, Германия) и Америки (США, Чили) (Беседнова и др., 2015; Ruperez et al., 2001; Wang et al., 2015). Среди стран с развитым водорослевым производством Россия с ее огромными морскими растительными ресурсами занимает, к сожалению, одно из последних мест.

В научной литературе имеется немало работ, посвященных вопросам использования водорослей от их непосредственного употребления в пищу, применения в сельском хозяйстве, промышленности, строительстве до получения из них ценных природных соединений, используемых в фармакологии и медицине (Cumashi et al., 2007; Voopathy, Kathiresan, 2010). В экономическом отношении наибольшую ценность в связи с большим объемом запасов, широким распространением и высоким содержанием у отдельных видов особо ценных веществ, главным образом полисахаридов, имеют ламинариевые и фукусовые. Среди последних заметное место принадлежит представителям рода *Fucus* и, в частности, *F. distichus*. Его запасы в дальневосточных морях, оцениваются в 500-700 тыс. т (Суховеева, Подкорытова, 2006).

Химический состав промысловых видов водорослей изучен достаточно хорошо. Он, как известно, зависит от видовой принадлежности, времени и места сбора сырья, возраста растений, а также и условий их произрастания. Что касается *F. distichus*, то полнее и лучше изучены химические особенности его европейской, беломорской и баренцевоморской популяций (Облучинская, Шошина, 2008; Вафина, 2010; Облучинская, 2018).

В дальневосточных морях России влияние возраста, фенофазы и экологических условий на химический состав фукуса практически не изучалось. Литературные данные свидетельствуют о том, что для определения содержания у него отдельных веществ, микро- и макроэлементов разные исследователи чаще всего использовали однократно собранные летние пробы. Так, на основе анализа летних сборов у командорского фукуса были определены количественное содержание витаминов В₁, В₂ и РР и эссенциальных элементов (Алфимов, Петров, 1972). Только у летних образцов фукуса из Авачинского залива было определено содержание полисахаридов (Усов и др., 2001; Гурулева, Аминина, 2013).

F. distichus не раз становился предметом медико-биологических, медицинских и фармакологических исследований, в том числе и у дальневосточных ученых. Их эксперименты с веществами, выделенными из фукуса, показали их гепатопротекторное, иммуномодулирующее, онкопротекторное, противовирусное, антисклеротическое воздействие (Кузнецова и др., 2012; Запорожец, Беседнова, 2007; Иванушко, Имбс, 2017; Крыжановский и др., 2017; Беседнова и др., 2018). Цитированные выше авторы едины во мнении о том, что наиболее ценным в его составе является сульфатированный гетерополисахарид фукоидан.

Изучение антибактериального и иммуномодулирующего воздействия предоставленной нами водно-спиртовой вытяжки камчатского *F. distichus* провела О.В. Перервенко с соавторами (2019). Ими было достоверно установлено, что ее добавление в обсемененные стафилококком пробы крови

заметно повышает фагоцитарную активность нейтрофилов и, следовательно, оказывает иммуномодулирующее действие.

В силу исключительности химического состава представителей рода *Fucus* в настоящее время существует большой интерес к их практическому использованию, организации альгохимического производства и включения полученных из них медицинских препаратов в фармакопею. Это, безусловно, требует постоянства их химического состава. Природное сырье при всем несомненном его достоинстве таковым, как известно, быть не может. Альтернативой природному сырью может быть товарная марикультура, выращенная в строго контролируемых условиях.

6.1.2. Использование фукуса в санитарной марикультуре

Искусственное выращивание фукуса интересно не только с точки зрения получения стабильного по химическому составу сырья для промышленной переработки. Исследования последних лет показали, что *F. distichus* демонстрирует также высочайшую устойчивость к неблагоприятному воздействию среды, антропогенному загрязнению. При этом он способен поглощать в больших количествах токсические вещества: тяжелые металлы, радионуклиды, такие органические загрязнители, как фенол, нефть и нефтепродукты. В связи с этим перспективным направлением очистки морских прибрежных акваторий от антропогенного загрязнения является использование его, как объекта санитарной марикультуры.

В ходе исследований, проведенных научным коллективом лаборатории альгологии ММБИ КНЦ РАН под руководством Г.М. Воскобойникова в 2007-2008 гг., была разработана технология снижения и предотвращения антропогенного загрязнения прибрежных арктических вод путем организации подвижных заградительных бонов, представляющих собой установки санитарно-водорослевых плантаций. Их создавали для очистки прибрежных вод, испытавших залповые аварийные разливы нефтепродуктов и для очистки вод вблизи источников загрязнения. Исследования мурманских

альгологов показали, что даже при повышении концентрации нефтепродуктов до 100 мг/л и при их содержании до 6 г/кг (в пересчете на сухую массу) фукусовые водоросли на 30-40% сохраняют функциональную активность и осуществляют процессы биоразложения осевшей на слоевища нефтяной пленки.

Изучение эффективности процессов поглощения нефти фукусовой плантацией в Белом море вели 18 месяцев. В результате было установлено, что в зимний период изъятие нефтепродуктов путем их биодegradации было соизмеримым с испарением с поверхности водного зеркала нефтяных пленок. Проведенные в Белом море исследования показали высокую эффективность фукуса, как биодеструктора углеводородов (Воскобойников, 2005; Пуговкин, 2016).

Определяя действие санитарно-водорослевых плантаций, альгологи ММБИ использовали для плантационного выращивания молодые растения фукуса, взятые из природных зарослей и вплетали их в поводцы. Задача разработки биотехники выращивания фукуса из зигот перед ними не стояла. Вероятной причиной этого являлось представление о том, что *F. distichus* – медленно растущий вид, и его выращивание из зигот затратно по времени и финансам.

Камчатская популяция фукуса развивается в других географических широтах. Здесь нет долгого полярного дня и полярной ночи, другие температурный и гидрологический режимы. В результате этого *F. distichus* развивается иначе и, как это было показано выше, имеет высокие темпы роста. Его зиготы, осевшие в позднее осеннее время, в благоприятных погодных условиях к поздней осени следующего вегетационного сезона могут сформировать слоевища до 20 см длины с 9-11 и более дихотомическими ветвями.

Авачинская губа в настоящее время является одной из самых загрязненных на российском Дальнем Востоке (Березовская, 1999; Лепская и др., 2014). Изучение физико-химических характеристик льяльных вод гражданских судов, базирующихся или периодически заходящих в этот

водоем, показало, что содержание растворенных в них нефтепродуктов может составлять более 20 мг/л (Исаков и др., 2007). Исследованные этими авторами льяльные воды иногда почти на 60% состояли из отходов ГСМ и на 40% из воды. Расчеты процитированных выше авторов показали, что ежегодно в воды губы с судов сбрасывается около 6 тыс. т льяльных вод, содержащих более 2 т растворенных и эмульгированных нефтепродуктов.

Неудивительно, что к началу 90-х гг. прошлого века макрофитобентос Авачинской губы претерпел глубокую антропогенную трансформацию, и в настоящее время своих продукционных и санитарных функций он уже не выполняет. Между тем обсуждаемый водоем до сих пор имеет высокое рыбохозяйственное значение, поскольку через него идут на нерест лососевые в реки Авача, Паратунка и их притоки. Сюда же, в Авачинскую губу, скатывается и какое-то время держится у берегов молодь лососевых. Высокое содержание в ее водах разных поллютантов вызывает у нее задержку роста и аномалии развития.

Испарение содержащихся в водах Авачинской губы летучих фракций нефтепродуктов вызывает постоянное загрязнение атмосферного воздуха в прилежащем к ее берегам воздушном бассейне. Это, в свою очередь, негативно сказывается на состоянии городской среды и здоровье населения Петропавловска-Елизовско-Вилючинской городской агломерации, приводит к ухудшению общественного здоровья. Все вышесказанное определяет необходимость принятия действенных мер по биорекультивации и очистке Авачинской губы.

6.2. Обоснование к выбору мест искусственного выращивания фукуса в природной среде и на антропогенном субстрате

Выше было сказано, что одним из способов снижения антропогенной нагрузки на морские водоемы и, в частности на Авачинскую губу, – место проведения наших исследований, является биорекультивация побережья и организация санитарной марикультуры. *F. distichus*, благодаря чрезвычайной экологической пластичности, способности сохранять

функциональную активности даже при очень высоком уровне загрязнения, возникающем при аварийных разливах нефтепродуктов – один из немногих произрастающих в Авачинской губе многолетних видов водорослей может стать объектом культивирования.

Вопрос об искусственном разведении фукуса до настоящего времени никогда никем не ставился, поэтому данные по выращиванию представителей этого рода в научной литературе отсутствуют. Между тем к настоящему времени уже накоплен большой опыт искусственного выращивания других видов морских водорослей, главным образом, ламинариевых, представителей порфирикового комплекса, некоторых других представителей зеленых, бурых и багряных водорослей. Он суммирован в инструкциях по биотехнике их культивирования, в научных публикациях, посвященных разработке методов искусственного выращивания ценных в практическом отношении видов. Из русскоязычных работ, посвященных этим вопросам, упомянем несколько (Макаров и др., 1986; Блинова и др., 1999; Воскобойников и др., 2005; Капков и др., 2006; Немова, Шкляревич, 2009).

Все российские и зарубежные авторы (Moore, 1903; Kufferath, 1928; Bold, 1942; Venkataraman, 1969; Richmond, 1986) согласны в том, что наиболее сложными и уязвимыми этапами культивирования водорослей являются самые ранние стадии их развития. Они предусматривают стимуляцию фертильной ткани, получение посевного материала (спор водорослей, фрагментов слоевища с островками меристематической ткани, а у фукусовых водорослей зигот), выбор подходящего субстрата для прикрепления к нему «посевного» материала и создание условий для активного эмбрионального и постэмбрионального развития.

В ходе лабораторных экспериментов, связанных с изучением ранних этапов развития *F. distichus*, мы научились получать суспензию жизнеспособных зигот, выявили время, в течение которого они могут находиться в неприкрепленном состоянии, разработали методику оценки роста и развития эмбрионов. Далее были проведены лабораторные

эксперименты по высадке зигот на разные искусственные субстраты, которые подтвердили, что они в этом отношении весьма неприхотливы и могут успешно прикрепляться к стеклу, дереву, бетонной поверхности, камням, гладкой гальке, капроновым и пеньковым нитям.

Наблюдения за развитием микроскопических проростков фукуса, высаженных на тонкие полипропиленовые нити, содержащихся в пластиковых емкостях, показали, что они хорошо растут в искусственных условиях при температуре 4°C и естественном освещении. Отработка лабораторных методов получения и проращивания зигот сделала возможным проведение экспериментов по их искусственному выращиванию в естественной морской среде.

Для того, чтобы выяснить способность прикрепившихся эмбрионов фукуса выживать в условиях высокого биогенного, техногенного и нефтяного загрязнения и определить воздействие комплексного загрязнения на его рост, развитие и способность выполнять роль биодеструктора органических веществ и сорбента металлов, местом проведения эксперимента был выбран самый грязный участок восточного побережья губы, называемый Петропавловский Ковш (рисунок 6.1).

Общая протяженность его берега небольшая и составляет всего 2750 м. Ширина осушаемой во время отлива зоны в виду приглубости берега также небольшая – 2-3 м. Приливы в этом районе, как и во всей губе, неправильные полусуточные с амплитудой колебаний 2 м. Максимальная скорость берегового течения составляет всего 0,1 м/с. Это препятствует активному водообмену и, напротив, способствует концентрации здесь загрязнителей.

Для кутовой части Петропавловского Ковша характерно раннее образование льда. Сроки его появления и исчезновения приведены в главе 2. Наибольшую толщину (в отдельные годы до 60-70 см) лед имеет в феврале и марте. Характерной особенностью ледового режима в выбранном для эксперимента районе является неустойчивость ледовой обстановки.



*Рис. 6.1. Место проведения эксперимента по искусственному выращиванию *Fucus distichus* на аэрофотоснимке бух. Петропавловский Кови (1), ее карта-схема (2), с указанием места проведения эксперимента участок береговой линии, где был растянут канат, (3) с координатами $53^{\circ}00'45,5''$ N и $158^{\circ}38'26,0''$ E*

Это обусловлено сильными ветрами, но, главным образом, постоянной ломкой льда базируются здесь судами.

В ходе проведения эксперимента по искусственному выращиванию фукуса автор проводил ежемесячные гидрологические исследования и определял температуру воды, соленость, водородный показатель и количество растворенного кислорода. Измерение этих показателей мы проводили у кромки воды, на глубине 0,2-0,5 м. Данные этих исследований приведены в таблице 6.1.

Гидрологический режим поверхностных вод у кромки воды бухты Петропавловский Ковш

Характеристика воды	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Температура, °С	-1,5	-2	-0,2	2,3	5,1	13,2	14,4	13,3	13,3	4,6	3,4	-0,5
Соленость, ‰	31,6	31,6	31	30	27,1	23,5	14,9	28,3	28,3	27	31	31
pH, ед. pH	5,3	5,3	5,7	5,6	6,0	5,9	6,0	6,0	6,0	5,5	5,5	5,4
Кислород, мг/л	10,9	10,8	12	9,2	10,3	10,8	8,9	8,3	9,2	8,3	8,3	8,3

Они свидетельствуют о том, что температура воды в прибрежном поверхностном слое воды в течение года меняется от -2°C до $+14,4^{\circ}\text{C}$ (рис. 6.2, А), в то время как в других районах побережья Авачинской губы летняя температура поверхностной водной массы выше $12-13^{\circ}\text{C}$ обычно не поднимается, а более высокая температура воды для роста и развития фукуса, безусловно, более благоприятна.

Данные рисунка 6.2 показывают, что летнее повышение температуры в Петропавловском Ковше сопровождалось резким падением солености до $14,9\text{‰}$ (рис. 6.2, Б).

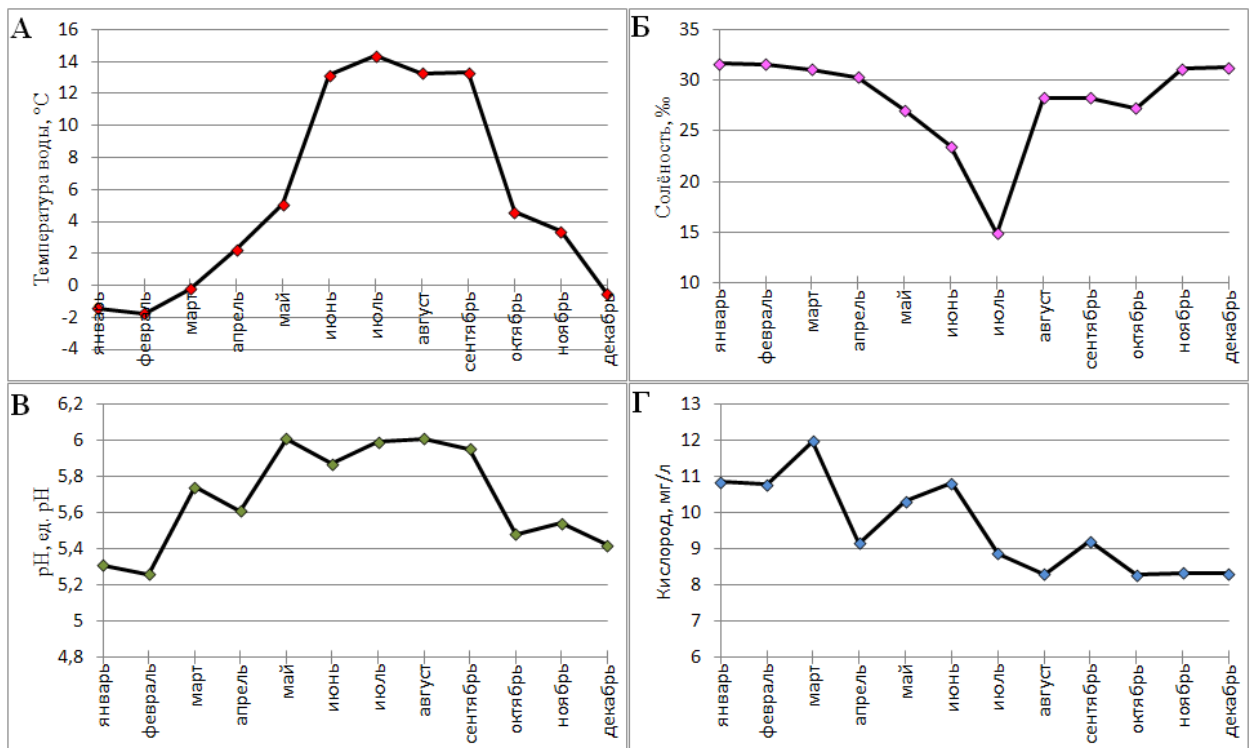


Рис. 6.2. Гидрологические характеристики поверхностного слоя воды на глубинах 0,2-0,5 м в бух. Петропавловский Ковш, в месте размещения искусственного субстрата: температура (А); соленость (Б); водородный показатель (В); насыщение кислородом (Г)

Минимальной в период наших наблюдений она была в июле, после обильных осадков. Слабый водообмен и система приливно-отливных течений препятствовали ее повышению в самом верхнем слое воды, покрывающем литоральную зону. Значения, близкие к нормальной морской солености, 31 ‰, отмечались ранней весной и поздней осенью.

Значения водородного показателя (рН) в воде в течение всего периода наблюдений изменялись не столь значительно и составили в среднем 5,68 (6.2, В). В зимний период рН в поверхностных водах был наиболее устойчивым и изменялся от 5,4 до 5,3. Минимальное его значение (5,3) отмечалось в феврале, что, по-видимому, было связано с изменением газового режима, плотности и температуры воды, количественного и качественного состава биоты и ее функционального состояния.

Кислородный режим бухты Петропавловский Ковш в течение года имеет незначительные колебания (рис. 6.2, Г). В поверхностных водах содержание растворенного кислорода изменяется от 8,3 до 10,9 мг/л. Таким образом, несмотря на высокий расход кислорода на химическое окисление, в прибрежных водах Петропавловского Ковша, покрывающих литораль, наблюдается постоянное пресыщение кислородом и гипоксию во время прилива фукус не испытывает.

Из рисунка 5.6 (глава 5, раздел 5.1) хорошо видно, что в Петропавловском Ковше за четырехлетний период проведения исследований (2016-2019 гг.), направленных на определение флуктуации площадей дна, занятых фукусом, только в 2016 г. наблюдалось его постоянное присутствие. Площадь дна, в пределах которой он встречался, составляла 320 м², но общее проективное покрытие при этом едва достигало 5%. В 2017 г. заросли фукуса здесь исчезли и до настоящего времени не восстановилась. Единично встречающиеся среди поселений мидий растения *F. distichus* уже не способны обеспечить реколонизацию субстрата в литоральной зоне этой бухты.

Из всех районов Авачинской губы выбранный нами участок размещения искусственного антропогенного субстрата (веревочного каната),

испытывает самую длительную за период ее хозяйственного освоения антропогенную нагрузку, поскольку именно здесь в Петропавловском Ковше в 1740 г. бросили якоря и провели зимовку пакетботы Второй Камчатской экспедиции Витуса Беринга «Святой Петр» и «Святой Павел». Позднее на берегах именно этой удобной гавани появились самые первые причальные сооружения и был заложен военный пост, с которого начал историю своего развития город Петропавловск-Камчатский.

Позднее на берегах Петропавловского Ковша появились морской вокзал, судоремонтные мастерские, угольный и грузовые терминалы, холодильники самого крупного транспортного перевозчика ООО «Камчатское морское пароходство» и другие объекты. Этот участок берега стал местом стоянки большого количества военных кораблей и гражданских судов. Сюда, кроме того, был выведен один из многих расположенных вдоль городского побережья Авачинской губы канализационных выпусков.

В настоящее время дно бухты и ее берега захламлены отходами производства, бытовым мусором. Загрязнение толщи воды в ковше нефтепродуктами, согласно любезно предоставленным нам данным Камчатского УКГМС, в разные месяцы года изменяется от 3,4 до 14 ПДК. В глубинных слоях оно превышает пороговую величину и в разные месяцы составляет 11,4; 12,0 и 13,6 ПДК. Ситуация с биогенным загрязнением этого участка побережья также удручающая, поскольку сюда кроме канализационных стоков поступают несанкционированные сбросы льяльных и хозяйственных вод с базирующихся здесь судов.

6.3. Результаты экспериментов по искусственному воспроизводству фукуса

6.3.1. Выращивание на искусственном субстрате

Эксперимент по выращиванию в бух. Петропавловский Ковш фукуса от зигот до взрослых растений был начат в середине ноября 2017 г. В качестве искусственного субстрата мы использовали семиметровый

капроновый канат с поперечным сечением 5,5 см. Один его конец был прикреплен к железному арматурному пруту обломка лежащей у уреза воды бетонной плиты, другой к неподвижному валуну, находящемуся в сублиторальной кайме. Канат был уложен непосредственно на поверхность каменисто-галечного пляжа. Перед началом эксперимента он несколько дней пролежал в воде, для того, чтобы приобрести специфическое биообрастание и микробиальную пленку, необходимую для осаждения спор, гамет и зигот водорослей.

Маточные растения для получения зигот фукуса были взяты в бухте Завойко во время отлива в один из дней сизигийного цикла. Одновременно во время прилива здесь же была взята морская вода, необходимая для получения суспензии половых продуктов и зигот фукуса. В лаборатории от кустов фукуса были отделены рецептакулы в стадиях развития Φ_4 - Φ_5 , и далее их стимуляцию провели в соответствии с ранее описанной методикой.

Принесенную из бух. Завойко морскую воду профильтровали и разлили по двум пластиковым контейнерам. После стимуляции рецептакулов осушением, холодом и темнотой одна их половина была перенесена в один из двух пластиковых контейнеров с профильтрованной морской водой. Гидромодуль при этом составлял 1:1,5. Другая часть осушенных рецептакулов все еще оставалась в холодильнике.

В настоящее время известно (Müller, Jaenicke, 1973), что яйцеклетки после выхода из концептакулов выделяют в воду феромон фукосерратен для привлечения к ним антерозоидов. Как бы быстро оно не происходило, оплодотворение и образование зигот требуют определенного времени и, согласно нашим наблюдениям и литературным данным (Wakana, Abe, 1992; Motomura, 1994), может происходить в течение 15-45 минут.

После 20 минут содержания рецептакулов в пластиковом контейнере с помощью микроскопа был проведен контроль за концентрацией продуктов

размножения. Он показал, что суспензия половых продуктов и зигот к этому моменту уже имела высокую плотность (более 30 яйцеклеток в поле зрения микроскопа). Яйцеклетки имели обычную шарообразную форму, содержали многочисленные бурые гранулы и достигали 45-70 мкм в поперечнике. Они, как и антерозоиды, выглядели вполне жизнеспособными.

У фукусовых, как и других донных гидробионтов, хорошо выражена способность к адгезии (Vreeland et al., 1998). После оседания зигот в них начинают активно протекать физиолого-биохимические процессы, обеспечивающие последующий митоз, поляризацию, дифференциацию и прикрепление эмбриональных клеток. Эти процессы происходят достаточно быстро, в течении двух часов. Неприкрепившиеся клетки обречены на планктонный образ жизни и последующую элиминацию. У прикрепившихся клеток выделяющийся адгезивный материал концентрируется в клетке асимметрично, в основном со стороны будущего ризоидального выроста (Hable, Kropf, 1998).

Через 25 минут после завершения микроскопического контроля автор с суспензией зигот, второй простимулированной партией рецептакулов и контейнером с профильтрованной водой из бух. Завойко прибыл на берег к месту проведения эксперимента. К этому времени уровень воды снизился до середины среднего горизонта литорали. Обнажившаяся половина каната была полита суспензией зигот. Оставшаяся часть простимулированных рецептакулов была погружена во второй пластиковый контейнер для получения новой порции суспензии зигот. После снижения уровня воды до максимальной отметки новую порцию суспензии использовали для поливки всего каната. Разделив процесс получения суспензии на два этапа, лабораторный и полевой, мы получили зиготы разной степени зрелости, что, на наш взгляд, гарантировало наличие среди них зигот, способных к закреплению на субстрате.

Для контроля процесса оседания зигот на субстрат с каната были вырезаны кусочки нитей. Лабораторные наблюдения за развитием осевших на них зигот фукуса показали, что их прорастание, выражающееся в вытягивании ризоидального выроста, началось через 12 часов после поливки каната их суспензией. Через 21 час хорошо сформированные ризоидальные выросты имели уже 35-45% появившихся эмбрионов фукуса. По прошествии 52 часов первое деление осевших на канат клеток было хорошо заметно у 75-80% от их общего количества. По прошествии 60 часов после их прикрепления 20-25% осевших зигот не имели признаков развития и, скорее всего, были погибшими.

В течение последующих недель нити каната брали еще несколько раз и использовали для определения состояния проростков. В результате было установлено, что первое деление у зигот произошло через 21 час после их оседания, на 8-е сутки проростки фукуса состояли уже из 4-9 клеток. К тридцатому дню эксперимента они достигли 580–645 мкм длины. В зимний период 2018 г. наблюдения за развитием культивируемых растений фукуса не вели, поскольку канат в это время был покрыт льдом и снегом, а в следующем зимнем сезоне 2019-2020 г. канат откапывался от снега и с него брались пробы фукуса для лабораторного изучения.

Микроскопическая стадия развития фукуса, как это было показано в предыдущей главе 5, длится достаточно долго, поэтому видимые невооруженным глазом его проростки появились на канате только в марте 2018 г. К 1 апреля они достигли 7 мм длины и имели при этом только одну апикальную вершину. Далее контроль за развитием проростков фукуса осуществляли ежемесячно. В лабораторных условиях в отобранных пробах фукуса, включавших обычно не менее 40-55 растений, определяли количество дихотомических ветвей, средние показатели общей длины слоевищ, длины ветвей каждого порядка. Одновременно следили за

появлением и развитием на слоевищах рецептакулов. Всякий раз при взятии проб канат с растущим на нем фукусом фотографировали. Некоторые из собранных за этот период фотографий представлены на рисунке 6.3.

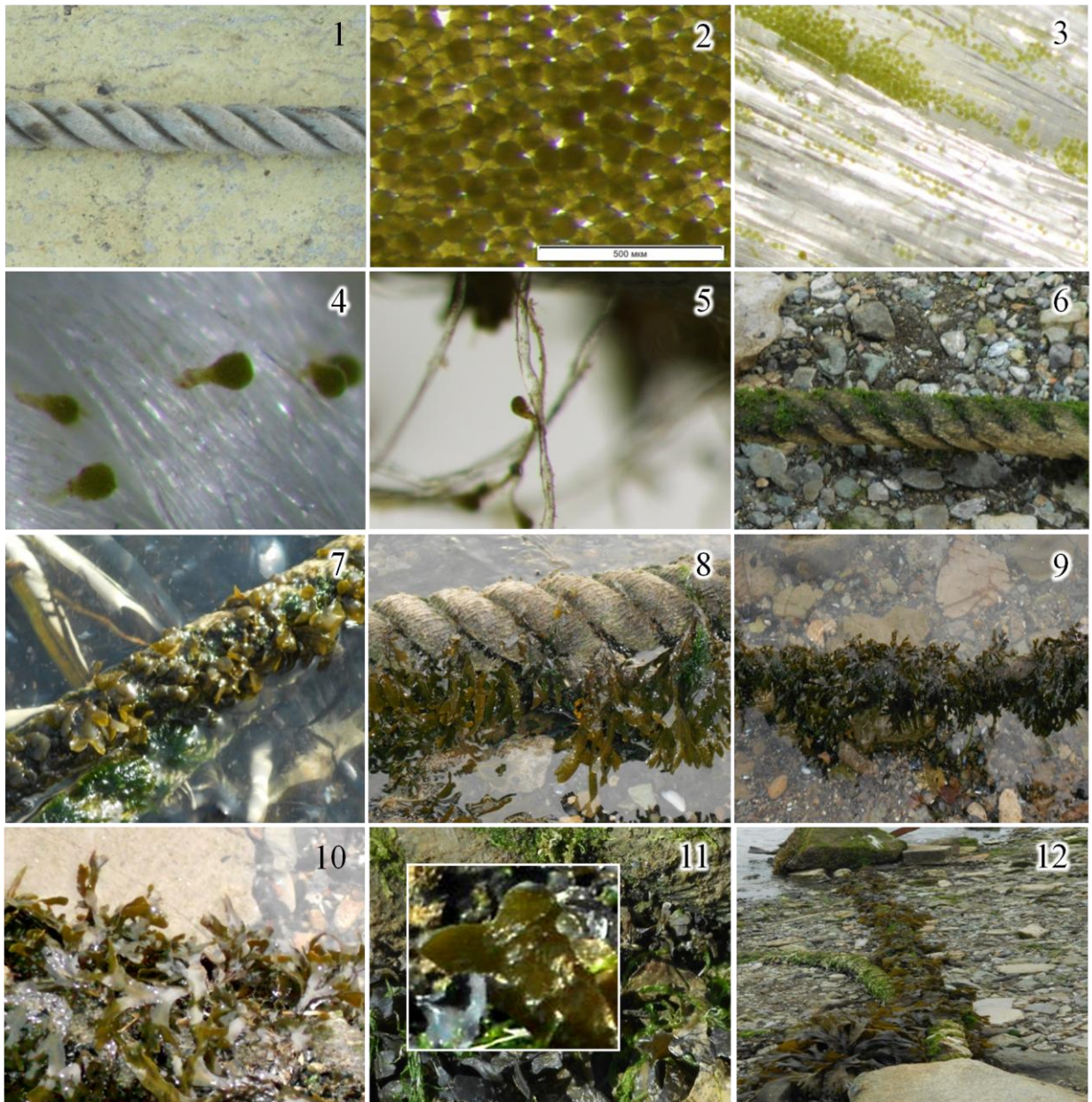


Рис. 6.3. Развитие *Fucus distichus* на канате в бухте Петропавловский Ковш в 2018-2019 гг.: синтетический канат (1); концентрированная суспензия зигот (2); зиготы, прикрепившиеся к нитям каната (3-5); ювенильные растения D_1 в сентябре 2018 г. (6-7); растения D_5 с фертильностью Φ_3 в июне 2018 г. (8); растения D_7 с фертильностью Φ_4 - Φ_5 в августе 2018 г. (9); растения D_3 в августе 2018 г. (10); ювенильные растения D_1 в октябре 2019 г. (11); канат с разновозрастными растениями фукуса в мае 2020 г. (12)

Ниже, в таблице 6.2, представлены данные по развитию растений, выросших из высаженных на канат зигот.

Изменение размерных характеристик *Ficus distichus*, развивавшихся на искусственном субстрате в бух. Петропавловский Ковш в период 01.04.2018 по 14.12.2019 гг.

Дата проведения измерения	Число дихотомических ветвлений	Количество апикальных ветвей	Длина таллома (мм)								
			L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇	L ₈	L _{общ.}
01.04.18	1	1	7	-	-	-	-	-	-	-	7
18.04.18	2	2	9	3	-	-	-	-	-	-	13
13.05.18	2	4	14	6	-	-	-	-	-	-	20
08.06.18	3	6	15	11	8	-	-	-	-	-	34
28.06.18	3	8	18	15	14	-	-	-	-	-	47
17.07.18	4	14	21	18	19	11	-	-	-	-	69
01.08.18	4	14	21	18	19	17	-	-	-	-	76
09.09.18	5	24	21	18	20	22	19	-	-	-	102
21.09.18	5	28	21	17	20	22	20	-	-	-	105
24.10.18	6	34	21	16	21	23	20	15	-	-	118
15.05.19	7	38	22	20	21	23	21	18	-	-	130
26.06.19	7	38	22	20	21	23	21	21	28	-	158
04.08.19	8	44	22	20	21	23	21	22	30	19	176
16.09.19	8	44	22	20	21	23	21	22	30	33	192
10.10.19	8	46	22	20	21	23	21	22	30	30	187
11.11.19	8	22	22	20	21	23	21	22	30	9	164
14.12.19	8	11	22	20	21	23	21	22	30	10	165

Из нее видно, что с момента их оседания до 14 декабря 2018 г. растения достигли 165 мм длины. При этом с 1 апреля до 14 декабря, т.е. во втором вегетационном сезоне, они выросли на 158 мм и сформировали 8 порядков дихотомических ветвей. Каждая из образовавшихся ветвей продолжала свой рост даже после появления над нею новых дихотомических ветвлений, что говорит об активности не только апикального, но вставочного роста фукуса.

Рост ветвей разных порядков прекращался после достижения их видоспецифической длины. Из таблицы 6.2 видно, что в Петропавловском Ковше таковая равнялась 20-23 мм. Ветви последнего и предпоследнего порядков имели большие линейные размеры, в связи с тем, что в июне у культивируемых растений начался процесс закладки рецептакулов и последующие деления апикальных ветвей прекратились. Однако их

линейный рост еще слабо продолжался. К началу сентября рецептакулы достигли зрелости Φ_5 .

О скорости созревания в рецептакулах половых продуктов и активности воспроизводства фукуса можно судить по данным таблиц 6.2 и 6.3.

Из таблицы 6.2 видно, что вплоть до первой декады ноября у растений только увеличивалось количество апикальных вершин. При том, что с сентября имел место выход из концептакулов половых продуктов, количество апикальных вершин в октябре достигло своего максимума. Однако в ноябре их стало 22 вместо 46, в декабре – только 11.

Причины этих изменений можно объяснить данными таблицы 6.3.

Таблица 6.3

*Изменение состояния фертильности рецептакулов у *Fucus distichus*, развивавшегося на искусственном субстрате в бух. Петропавловский Ковш в период с 01.04.2017 по 27.01.2019 гг.*

Дата проведения измерения	Число дихотомических ветвлений	Количество апикальных ветвей	Развитие рецептакулов (шт)					
			Φ_0	Φ_1	Φ_2	Φ_3	Φ_4	Φ_5
01.04.18	1	1	1	0	0	0	0	0
18.04.18	2	2	2	0	0	0	0	0
26.06.19	7	38	2	3	5	9	12	7
04.08.19	8	44	8	7	7	6	7	9
16.09.19	8	44	4	3	5	8	10	14
10.10.19	8	46	0	0	0	6	17	23
11.11.19	8	22	0	0	0	0	10	12
14.12.19	8	11	0	0	0	0	4	7
13.05.18	2	4	2	0	0	0	0	0
08.06.18	3	6	6	0	0	0	0	0
28.06.18	3	8	8	0	0	0	0	0
17.07.18	4	14	8	4	2	0	0	0
01.08.18	4	14	4	6	4	0	0	0
09.09.18	5	24	6	5	6	3	2	2
21.09.18	5	28	6	6	7	2	2	5
24.10.18	6	34	3	9	9	6	4	3
15.05.19	7	38	5	6	7	8	9	3

Из нее видно, что у культивируемых растений самым интенсивным размножение было в октябре. К этому времени все апикальные ветви у них были фертильными, среди созревающих рецептакулов не было ни одного

в стадиях зрелости Φ_1 и Φ_2 , а среди рецептакулов в стадиях зрелости Φ_3 - Φ_5 самыми многочисленными были самые зрелые, завершающие размножение и, следовательно, разрушающиеся. В ноябре и декабре процессы рассеивания зигот фукуса еще продолжались, но их интенсивность резко снизилась.

Таким образом, проведенный эксперимент показал, что в районе с очень высоким антропогенным загрязнением зиготы фукуса, высаженные на антропогенный субстрат, способны прикрепиться и дать жизнеспособное потомство, которое, в свою очередь, способно обеспечить свое воспроизводство. В условиях сильного загрязнения рецептакулы появляются у растений, имеющих 4 дихотомических ветви, а не 3, как в чистых и слабо загрязненных местообитаниях. Это свидетельствует о задержке их физиологического развития. Внешне это выражается в хорошо заметном уменьшении толщины слоевища. Не исключено также, что отставание в развитии культивируемых растений и их утонченность вызваны излишне высокой плотностью их поселения. Это хорошо видно из рисунка 6.3, 9.

Зиготы, рассеянные культивируемыми растениями, в сентябре, судя по всему, успешно прикрепилась к канату и начали свое развитие (табл. 6.4).

Таблица 6.4

*Изменение размерных характеристик второго поколения *Fucus distichus*, развивавшихся на искусственном субстрате в бух. Петропавловский Ковш в период с 14.12.2019 по 27.01.2020 гг.*

Дата проведения измерения	Число дихотомических ветвлений	Количество апикальных ветвей	Длина таллома (мм)									Развитие рецептакулов (шт)						
			L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇	L ₈	L _{общ.}	Φ_0	Φ_1	Φ_2	Φ_3	Φ_4	Φ_5	
14.12.19	1	1	5	-	-	-	-	-	-	-	-	5	0	0	0	0	0	0
27.12.19	1	1	6,4	-	-	-	-	-	-	-	-	6,4	0	0	0	0	0	0
23.12.19	2	2	7	3	-	-	-	-	-	-	-	10	0	0	0	0	0	0
27.01.20	2	2	9	5	-	-	-	-	-	-	-	14	0	0	0	0	0	0

К концу января самые взрослые из появившихся из них растений имели уже по две дихотомии, и их длина достигла в среднем 14 мм.

Дальнейшие наблюдения за развитием растений дочернего поколения и оставшихся растений прошлого года не имело смысла, поскольку

поселение фукуса на канате стало разновозрастным, а не зная времени появления молодых растений, судить о темпах их роста и развития стало очень сложно. По этой причине эксперимент бы прекращен. В целом он показал, что в прикамчатских водах фукус может быть объектом марикультуры, в том числе санитарной, поскольку он выдерживает высокое загрязнение и не повреждается оседающими на него во время отлива нефтяными пленками.

6.3.2. Выращивание на естественном валунном субстрате

Разработка методик экстенсивного культивирования фукуса на естественных субстратах важна с разных позиций. Таким образом, можно рекультивировать нарушенные участки береговой линии, особенно в зонах рекреации, или, напротив, в местах выпуска сточных вод, бункеровок флота, перекачки и перевалки на берег нефтепродуктов. В первом случае поселения фукуса будут играть рекреационную роль, во втором к ним добавится выполнение санитарной функции. Это чрезвычайно важно в условиях современной российской экономики, ориентированной на экспорт продукции нефтегазовой отрасли. Ее развитие предполагает проектирование и в недалеком будущем строительство дополнительных терминалов и морских портов для транспортировки углеводородного сырья (Коровин, 2018).

Авачинскую губу, как незамерзающую бухту, имеющую прямой выход в Тихий океан, компания «НОВАТЭК» избрала для строительства терминала сжиженного природного газа (СПГ) мощностью 20 млн. тонн в год. Для его размещения предварительно выбрана бух. Моховая, имеющая хорошо развитую прибрежную инфраструктуру. Если будет принято окончательное решение по строительству в ней СПГ-терминала, то его строительство будет завершено в 2022-2023 гг. (Коровин, 2018). При всей экономической выгоде от реализации этого проекта возведение этого терминала только усилит антропогенную нагрузку на Авачинскую губу. Предвидя это, важно своевременно обеспечить меры по ее безопасности.

Одной из них может быть биорекультивация и восстановление растительного покрова литорали, контактной зоны трех сред: гидросферы, атмосферы и литосферы, и места наибольшей концентрации загрязняющих веществ.

Изучение поставленного в настоящем разделе диссертации вопроса важно и для развития промысловой альгологии, в частности для организации на Камчатке добычи фукуса из естественных зарослей. Пока таковая здесь не ведется, хотя интерес к получению природного фукусового сырья в настоящее время чрезвычайно высок, что, как говорилось выше, объясняется уникальными медико-биологическими свойствами сульфатированных полисахаридов, входящих в состав *Fucus distichus*.

Промысел фукуса издавна налажен в Белом и Баренцевом морях. Здесь он, согласно имеющимся данным (Максимова 1980), растет достаточно медленно. Поэтому его изъятие в этом районе тщательно регламентируется, и считается, что лучшим способом эксплуатации фукусовых сообществ является сбор не целых растений, а отделение от них отдельных ветвей. На Камчатке промысел фукуса можно было бы наладить иначе, научившись расширять занятые им площади дна и введя в практику его промысла методы до- и послепромыслового высаживания на донный субстрат зигот в наиболее благоприятное для закрепления и их активного роста время, а также в удобные для сбора урожая. Разработка биотехники его выращивания на донном грунте с учетом этого обстоятельства позволила бы организовать более интенсивную ежегодную эксплуатацию одних и тех же участков побережья и получение сырья с более или менее стабильным химическим составом.

Природный субстрат, особенно представленный неокатаными валунами и скалистыми платформами, предпочтителен для закрепления зигот из-за его пористой поверхности. Формирование на нем растительного сообщества протекает особенно успешно при активном водообмене, который обеспечивается в прибойных, неблагоприятных для фукуса, и полуприбойных, благоприятных для него местах. По наблюдениям ученых

именно там успешно протекает возобновление литоральных сообществ макрофитобентоса.

Размножение фукуса в природной среде экстенсивным способом в смысле рационального использования пространства и получения урожая не столь эффективно, как его выращивание на подвесных плантациях. Но следует иметь в виду, что развитие водорослей на донном субстрате исключает многие технологические процессы, применяемые при их интенсивном культивировании, такие как прореживание, периодическое поднятие и погружение плантационных сооружений. Оно, кроме того, не требует экономических расходов на сооружение и техническое обслуживание плантаций.

С учетом требований фукуса к условиям среды для проведения эксперимента по искусственному заселению субстрата был выбран участок глыбовалунной полуприбойной литорали в бух. Сероглазка, расположенный вблизи судоремонтного завода, в непосредственной близости к месту проведения эксперимента с мечеными растениями. Данное место активно промывается приливными водами и широко открыто волновому воздействию. Нами для заселения субстрата был выбран очень крупный неподвижный валун, доступный для круглогодичного посещения. На расстоянии 30 м влево и вправо от него *F. distichus* не встречался. Это исключало подселение к его искусственно созданному сообществу аллохтонных зигот.

Факторами, регулирующими развитие фукуса, как это было показано выше, являются длина дня, температура и соленость. Два последних фактора в одно и то же время года в разных участках Авачинской губы могут быть разными, поэтому в месте проведения эксперимента по реколонизации естественного субстрата параллельно с изучением роста и развития искусственно высаженных растений, как и в Петропавловском Ковше, велись гидрологические и гидрохимические наблюдения. Данные, полученные в ходе их проведения, приведены в следующей таблице 6.5. Они показывают, что в выбранном районе весь летний период вода в прибрежье достаточно

хорошо прогревалась. Ее температура в жаркие летние дни во время отлива в сублиторальной кайме на глубине 20-40 см порой достигала 15-16°C. Соленость прибрежной воды с мая по сентябрь менялась в широких пределах. Особенно сильное распреснение наблюдалось во второй половине лета и в начале осени.

Благодаря наличию здесь широкого пляжа, мутность воды была не высокой. Ее особенно большие значения пришлось на август 2019 г., на период выпадения большого количества осадков и поступления в прибрежье большого объема терригенного стока.

Более ранними исследованиями (Березовская, 1988, 1999; Березовская, Клочкова, 1998) было показано, что в силу особенностей размещения береговых производств, размещения вдоль берега канализационных выпусков загрязненность этого района также достаточно высокая.

Таблица 6.5

*Гидрологические показатели морской воды в бух. Сероглазка в период культивирования на естественных субстратах *Fucus distichus* в 2019 г.*

Характеристика воды	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Температура, °C	-1,1	-1,9	-0,3	2,9	6,33	15,1	16,0	15,5	13,6	5,4	3,2	-0,4
Соленость, ‰	31,6	31,7	31	29	24,3	21,8	11,4	13,2	23,3	26	31	31
Мутность, ЕМФ	198	187	254	223	289	327	278	310	114	98	87	154
Кислород, мг/л	10,7	10,5	12	10	9,86	8,05	7,94	9,1	6,22	8,2	8,2	8,1

После выбора места проведения эксперимента в бух. Сероглазка были взяты фертильные растения фукуса с рецептакулами в стадиях зрелости Φ_4 и Φ_5 . По описанной в предыдущем разделе главы методике в условиях берега была получена суспензия зигот, и ею был облит выбранный для засева зиготами камень. Предварительно он был обильно полит морской водой. Полив валуна суспензией зигот провели дважды с интервалом 25 минут. После последнего обливания он полностью покрылся приливной водой по прошествии 1 часа 45 минут.

Эксперимент по заселению естественного субстрата был начат 21 октября 2017 г. и завершился 1 июня 2019 г. Фотографии растений *F. distichus* на разных этапах его развития, от ювенильных до формирования взрослых многократно разветвленных кустов, приведены на рисунке 6.4.

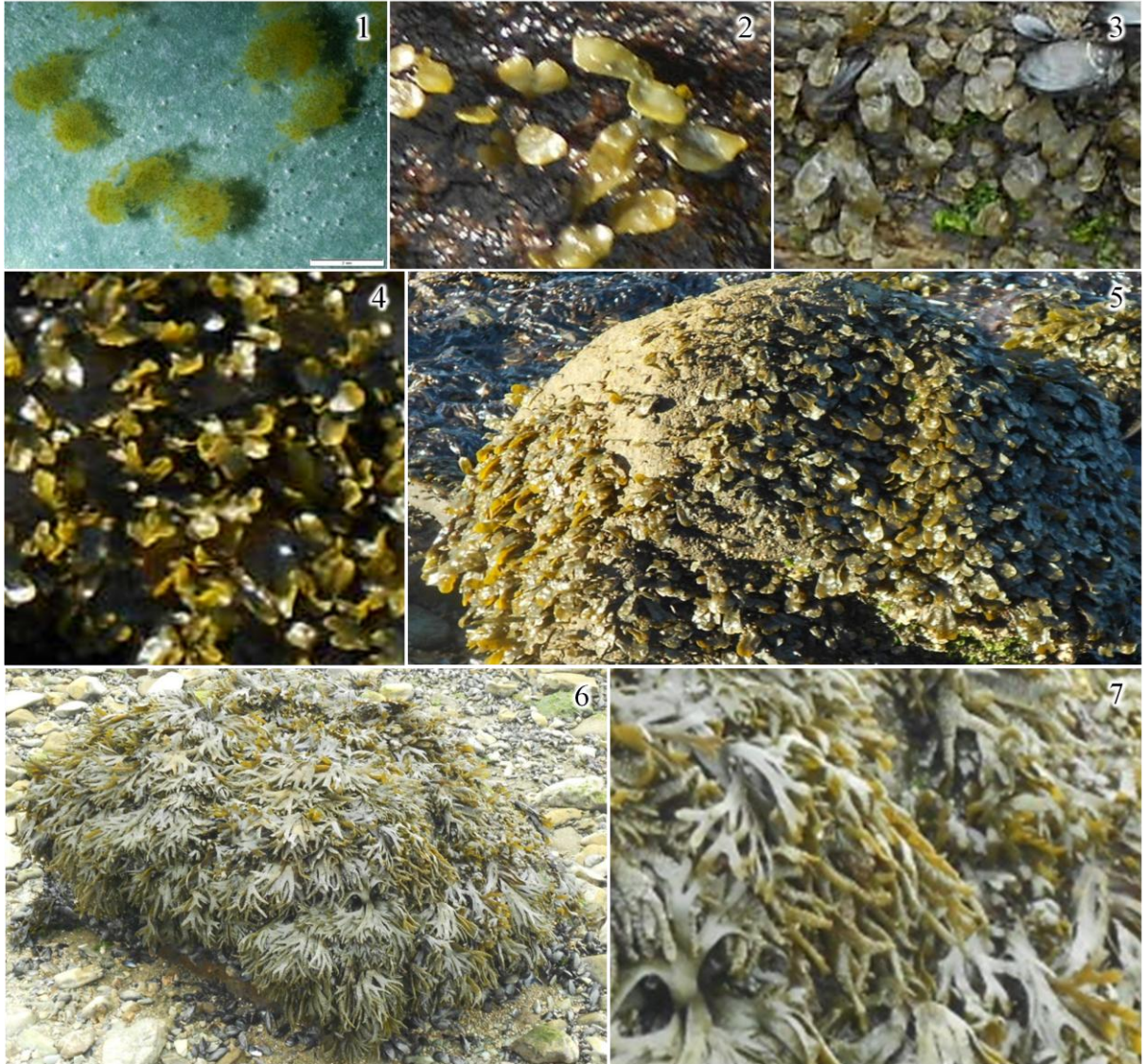


Рис. 6.4. Внешний вид искусственного поселения *Fucus distichus* на валунном грунте. Ювенильные проростки фукуса, высаженные на поверхность валуна 29 ноября 2017 г., (1); ювенильные растения *Fucus distichus* морфо-размерной группы D_1 19 мая 2018 г. (2); ювенильные растения группы D_1 5 июня 2018 г. (3); ювенильные растения группы D_2 12 июля 2018 г. (4); ювенильные растения группы D_2 25 июля 2018 г. (5); растения группы D_7 - D_8 на валунном грунте в июле 2019 г. (6.); растения группы D_7 - D_8 фертильность Φ_4 - Φ_5 в июне 2019 г. (7)

Представленные на нем данные свидетельствуют о том, что результатом эксперимента было формирование на всей поверхности валуна достаточно плотного фукусового покрова. Результаты эксперимента говорят о том, что для оседания и сцепления зигот с естественным субстратом вполне

достаточно одного часа. Возникающая при этом сила адгезии уже достаточна для их удержания на субстрате и противодействия напору приливных волн. Тем не менее, следует отметить, что плотность произрастания фукуса с мористой стороны валуна была заметно ниже, чем со стороны, обращенной к берегу из-за более высокого гидродинамического воздействия на осевшие зиготы приливных вод и волн от проходящих вдоль берега судов.

Отметим и тот факт, что при поливе валуна суспензией зигот его вершина оказалась обильно заселенной фукусом. В условиях естественного размножения поселения фукуса обычно имеются только на боковых стенках камней и валунов, их вершины остаются голыми.

Проведенные нами наблюдения показали, что первое деление у осевших зигот произошло на четвертые сутки после их сцепления с субстратом. На седьмой день эмбрионы *F. distichus* состояли уже из 1-5 клеток. Дальнейшее развитие ювенильных спорофитов приводило к появлению у терминальных клеток ризоидов разветвленных выростов и к росту гиалиновых волосков на вершине протопластины.

Рост и развитие фукуса после достижения им видимых невооруженным глазом размеров изучали с помощью методики, описанной в предыдущем разделе. Данные по изменению во времени его морфометрических показателей представлены в таблице 6.6.

Из таблицы видно, что в период с 21 октября 2017 г. по 01 июля 2019 г. (619 дней) фукус, начав свое развитие от одной клетки, достиг 193 мм длины и сумел сформировать 8 дихотомических ветвлений. В этом районе побережья его линейный рост был менее интенсивным, чем в Петропавловском Ковше. Примечательно, что длина ветвей разных порядков была у него здесь также меньшей и стабилизация их размеров наступала раньше, чем у растений, культивированных на канате.

Видимые различия в изменении морфометрических характеристик у растений *F. distichus*, культивируемых в разных районах побережья Авачинской губы, можно объяснить, прежде всего, разными условиями произрастания в период проведения экспериментов. Это хорошо видно при сопоставлении данных таблиц 6.1 и 6.5. В них отсутствуют данные по

изменению в период проведения экспериментов светового довольствия, тогда как оно менялось существенным образом.

Таблица 6.6

Изменение морфометрических показателей за период 21.10.2017 по 21.10.2019 гг. у Ficus distichus, появившегося от зигот, принудительно высаженных на естественный субстрат в бух. Сероглазка

№ п/п	Дата проведения измерения	Число дихотомических ветвлений	Количество апикальных ветвей	Длина таллома (мм)								
				L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	L ₇	L ₈	L _{общ.}
1	21.10.17	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	19.10.17	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	23.12.17	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	18.01.18	1	1	1,7	-	-	-	-	-	-	-	1,7
5	24.02.18	1	1	1,7	-	-	-	-	-	-	-	1,7
6	20.03.18	1	1	2,1	-	-	-	-	-	-	-	2,1
7	21.04.18	1	1	2,9	-	-	-	-	-	-	-	2,9
8	19.05.18	1	1	11	-	-	-	-	-	-	-	11
9	05.06.18	2	4	11	6	-	-	-	-	-	-	19
10	12.07.18	3	8	17	12	-	-	-	-	-	-	39
11	05.08.18	3	10	17	12	10	-	-	-	-	-	59
12	29.08.18	4	14	17	13	14	11	-	-	-	-	75
13	17.09.18	4	16	17	13	14	14	-	-	-	-	108
14	30.09.18	5	22	17	13	14	14	15	-	-	-	115
15	27.10.18	5	26	17	13	14	14	17	-	-	-	125
16	25.11.18	5	26	17	13	14	14	19	-	-	-	132
17	24.12.18	6	32	17	13	14	14	19	4	-	-	140
18	17.01.19	6	32	17	13	14	14	19	4	-	-	146
19	01.04.19	6	34	17	13	14	14	19	9	-	-	153
20	01.05.19	7	38	17	13	14	14	19	14	16	-	167
21	01.06.19	7	38	17	13	14	14	19	14	24	-	178
22	01.07.19	8	46	17	13	14	14	19	14	24	17	193

Выращивание фукуса на канате началось 1 апреля при возрастающей длине дня, а прорастание зигот на естественном валунном субстрате было начато 21 октября при сокращающейся длине дня и уменьшающейся температуре воздуха и воды. Кроме указанных в таблицах 6.1 и 6.5 характеристик разными в районах проведения экспериментов были уровни

загрязнения и прибойность. Последняя была выше в бух. Сероглазка, что, вероятно и привело к появлению кряжести растений.

В следующей таблице 6.7 приведены результаты обработки данных изучения процессов размножения *F. distichus* в его искусственном поселении, на естественном валунном субстрате.

Таблица 6.7

Изменение зрелости рецептакулов Ficus distichus, появившегося от зигот, принудительно высаженных на естественный субстрат в бух. Сероглазка за период с 21.10.2017 по 21.10.2019 гг.

№ п/п	Дата проведения измерения	Число дихотомических ветвлений	Количество апикальных ветвей	Развитие рецептакулов (шт.)					
				Φ ₀	Φ ₁	Φ ₂	Φ ₃	Φ ₄	Φ ₅
1	21.10.17	0	0	0	0	0	0	0	0
2	19.10.17	0	0	0	0	0	0	0	0
3	23.12.17	0	0	0	0	0	0	0	0
4	18.01.18	1	1	1	0	0	0	0	0
5	24.02.18	1	1	1	0	0	0	0	0
6	20.03.18	1	1	1	0	0	0	0	0
7	21.04.18	1	1	1	0	0	0	0	0
8	19.05.18	1	2	2	0	0	0	0	0
9	05.06.18	2	4	4	0	0	0	0	0
10	12.07.18	3	8	8	0	0	0	0	0
11	05.08.18	3	10	10	0	0	0	0	0
12	29.08.18	4	14	8	6	0	0	0	0
13	17.09.18	4	16	7	4	5	0	0	0
14	30.09.18	5	22	5	6	7	4	0	0
15	27.10.18	5	26	4	5	6	5	3	3
16	25.11.18	5	26	5	4	4	6	6	1
17	24.12.18	6	32	6	7	6	5	4	4
18	17.01.19	6	32	7	7	6	7	3	2
19	01.04.19	6	34	12	9	8	3	2	0
20	01.05.19	7	38	6	5	6	9	8	4
21	01.06.19	7	38	3	3	6	10	11	5
22	01.07.19	8	46	0	2	3	15	18	8

Из представленной таблицы видно, что у растений, начавших свой рост в октябре и перезимовавших в стадии микроскопических проростков, видимые невооруженным глазом одновершинные слоевища появилось

только к середине января следующего 2018 г. Первая дихотомия появилась у них только в середине мая, а первые рецептакулы были заложены только в конце августа, когда растения имели по 4 дихотомических ветвления. Напомним, что меченые растения, росшие здесь же в бух. Сероглазка, но в более защищенных от прибойя условиях, стали выгонять рецептакулы, имея три дихотомии (см. главу 5).

Первые зрелые рецептакулы у культивируемого фукуса были зарегистрированы только в октябре. В ноябре и декабре он продолжал размножение, но к январю количество рецептакулов в стадии зрелости Φ_4 свелось к минимуму, а Φ_5 – к нулю. Это еще раз подтверждает сделанный нами ранее вывод о том, что выход половых продуктов в самое холодное время года у фукуса сокращается до минимума или вовсе прекращается. В целом, анализируя данные, представленные в таблице 6.7, можно сделать заключение о том, что размножение представителей *F. distichus* на первом году жизни протекало достаточно вяло.

Уходя под зиму 2019 г., образцы культивируемого фукуса имели в среднем по 32 фертильные вершины, находящиеся в разных стадиях зрелости. С января по апрель заметного увеличения рецептакулов в стадиях зрелости Φ_4 и Φ_5 у него не наблюдалось. К июню ситуация резко изменилась. Фертильными стали все 46 верхушечных ветвей и среди них резко, до 71%, увеличилась доля рецептакулов в стадиях зрелости Φ_3 - Φ_4 , а интенсивность закладки новых рецептакулов свелась к нулю. Эти данные свидетельствует о том, что активное размножение культивируемых на валуне растений началось только с наступлением лета, несколько позже, чем у растущих неподалеку меченых растений. Возможно, на задержку их развития большое влияние оказало постоянное, сильное обсыхание во время отлива, особенно слоевищ, прикрепленных к вершине валуна.

Проведенные исследования, таким образом, показали, что в прикамчатских водах введение фукуса в санитарную и товарную марикультуру вполне возможно. Этому способствуют:

- неограниченные временем возможности получения жизнеспособной суспензии зигот, связанные со способностью длительного хранения половых продуктов фукуса в условиях криоконсервирования;
- широкая экологическая пластичность фукуса и не связанная с определенными температурами размножения способность зигот к прорастанию при градиентном уменьшении или, напротив, повышении длины дня и температуры;
- высокие темпы роста данного вида, способность формировать высокую биомассу уже в течение первого года жизни.

Марикультура *F. distichus* может быть как интенсивная – с эффективным использованием пространственных ресурсов акватории – так и экстенсивная, привязанная к литоральной зоне. При этом для оседания зигот фукуса можно использовать любой естественный и искусственный субстрат. В условиях сильного хронического загрязнения акватории жизненная стратегия фукуса направлена на раннее размножение. Оно начинается уже на первом году жизни и активно продолжается во втором вегетационном сезоне. Растения, развивавшиеся на естественном субстрате в более прибойном и менее подверженном загрязнению месте, развиваются более медленно. Пик их размножения приходится на второй год жизни.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что фукус является чрезвычайно полиморфным видом. Его морфологическую изменчивость в наибольшей мере обуславливают условия обитания и сезонные различия в скорости роста, а также разная степень наложения процессов линейного роста, закладки и созревания концептакулов. Именно благодаря этому возникает огромное разнообразие форм рецептакулов, придающих растениям огромное морфологическое разнообразие.

Изучение биологии развития *F. distichus* позволило по-новому взглянуть на его развитие в прикамчатских водах. Ранее на основании данных В.Б. Чмыхаловой (2005) считалось, что этому виду свойствен медленный рост, что функцию воспроизводства он выполняет на третьем году жизни, и пик его размножения приходится на летнее время. Наши исследования меняют это представление.

Их проведению способствовала разработка нами методики определения по внешнему виду рецептакулов стадий их зрелости. В ее основу положены данные анатомо-морфологического изучения взрослых растений, и их половых органов от стадии закладки концептакулов до появления в них зрелых половых продуктов. Использование этой методики позволило вскрыть ряд особенностей развития вида в природной среде и лабораторных условиях. Наблюдения в природе показали, что фукус развивается более двух лет, скорее всего, три года. На первом году жизни он растет и формирует куст. На стадии трех дихотомических ветвлений он может начать закладку репродуктивных органов, но вклад в воспроизводство популяции на первом году жизни у *F. distichus* невелик. Основную функцию поддержания ее численности выполняют растения второго и последующих годов жизни.

Изучение развития растений в лабораторных условиях при постоянной температуре 7°C показало, что даже два разновозрастных растения фукуса

второго года жизни способны давать жизнеспособные зиготы в течение 7 месяцев. Таким образом, становятся понятными причины, определяющие чрезвычайную экологическую пластичность вида и его устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов, в том числе к комплексному антропогенному загрязнению.

В природной среде размножение фукуса происходит практически круглый год. Оно приостанавливается только в течение короткого зимнего времени, при отрицательной температуре воды, когда литоральная зона, являющаяся основным местом произрастания фукуса, бывает покрыта припайным льдом и плотным снежным покровом. В ходе лабораторных исследований было установлено, что для фукуса такого понятия как «зимний покой» не существует. Даже при отрицательной температуре воды растения очень медленно продолжают увеличивать свою длину. Судя по изменениям степени фертильности рецептакулов, у них даже при отрицательной температуре продолжается медленное развитие половых органов.

Зимуют представители фукуса с большим количеством рецептакулов, находящихся на стадии, предшествующей полному созреванию и высыпанию зигот. Именно поэтому весной после относительного зимнего покоя происходит дозревание половых продуктов, а ранневесенний пик массового размножения приходится на апрель-май.

Изучение раннего развития *F. distichus* позволило определить воздействие разных экологических факторов на его эмбриональное развитие и рост ювенильных проростков. Лабораторное культивирование эмбрионов позволило также определить время, в течение которого проростки имеют микроскопические размеры и остаются невидимыми невооруженным глазом. Это в свою очередь позволило провести эксперименты по искусственному воспроизводству фукуса в природной среде и показать, что в прикамчатских водах этот вид может стать объектом санитарной и товарной марикультуры.

ВЫВОДЫ

1. Сравнительный анализ морфологии и анатомии рецептакулов *F. distichus* позволил выделить 5 стадий их зрелости (Φ_1 - Φ_5) и определить следующие внешние признаки, соответствующие этим стадиям: Φ_1 – формирование внутренней полости концептакулов и примордиев генеративных клеток; Φ_2 – появление у самых зрелых оогониев экзохитона и двойной внутренней оболочки; Φ_3 – завершение созревания антеридиев и подготовка к мейотическому делению и формированию яйцеклеток у большинства оогониев; Φ_4 – созревание яйцеклеток и их высыпания из оогониев и концептакулов; Φ_5 – дозревание последних оогониев и максимальное опустошение концептакулов.

2. Развитие микроскопического многоклеточного кладомного проростка в лабораторных культурах при температуре 7°C до 600 мкм длины занимает 26 дней. К четвертому месяцу культивирования молодые проростки достигают 1,0-1,2 мм длины, через 5-5,5 месяцев их средняя длина достигает 7 мм.

3. Эксперимент с мечеными растениями разного возраста показал, что наиболее активный их рост имел место в летне-осенний период. Максимальная скорость их роста, 2,21 мм/сут, была отмечена в конце сентября. Она была свойственна представителям вида, начавшим развитие весной в стадиях D₁-D₄. Самое активное размножение у меченых растений наблюдалось в мае-июне, хотя оно происходило практически постоянно до появления ледостава. Период между закладкой концептакулов и их созреванием до стадии зрелости половых продуктов и высыпания зигот длится около 80 дней.

4. Наиболее благоприятным для активного роста и развития проростков фукуса являются температура 10°C и 12-часовой световой период. Температура оказывает значительное влияние на скорость роста

взрослых растений. Она тем больше, чем выше температура воды. Однако световое довольствие регулирует развитие растений в большей мере, чем температура. Так скорость фертилизации у фукуса при осенне-зимнем уменьшении длины дня уменьшается. В период года с возрастающей длиной дня она при тех же значениях температуры возрастает.

5. Эмбрионы фукуса, его проростки и взрослые растения выдерживают значительные колебания солености от 30 ‰ и более до 10 ‰. Массовая гибель в условиях нулевой солености, начинается на шестые сутки, а полная гибель происходит на пятнадцатые сутки. При этом они остаются не прикрепленными к субстрату. Экстремально низкая и нулевая соленость препятствует синтезу адгезивного материала.

6. Лед играет большую роль в распространении фукуса вдоль побережья. Плавающие льдины являются разносчиком вмерзших в них его целых слоевищ или ветвей и рецептакулов, в том числе с созревшими половыми продуктами. Зиготы и эмбрионы фукуса не теряют жизнеспособности после их многомесячного содержания в темноте при температуре -23°C . Однако в последующем они отстают в развитии от эмбрионов, полученных от тех же маточных растений, но не подвергавшихся заморозке.

7. Эксперименты по искусственному выращиванию фукуса из зигот в природной среде показали, что в прикамчатских водах вполне возможно введение фукуса в одногодичную санитарную и товарную марикультуру при условии использования рассады, выращенной в благоприятных искусственных условиях среды. Суспензию зигот можно с успехом использовать для создания искусственных поселений фукуса на участках морских побережий с неподвижными жесткими грунтами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алфимов Н.Н., Петров Ю.Е. О биологических и биохимических особенностях некоторых ламинариевых и фукусовых водорослей (*Phaeophyta*) острова Беринга (Командорские острова) // Ботанический журнал. 1972. Т. 57, № 6. С. 697-700.
2. Андреев В.П., Маслов Ю.И., Сороколетова Е.Ф. Функциональные особенности фотосинтетического аппарата трех видов *Fucus* в условиях Белого моря. Влияние обезвоживания // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 2. С. 244-250.
3. Арциховский В.М. О карликовых формах *Fucus vesiculosus* в связи с вопросом о дегенерации // Труды Санкт-Петербургского ботанического сада. 1905. Т. 24, № 1. С. 360-533.
4. Бажанов П.В. Течения Авачинской губы и некоторые данные о течениях Авачинского залива. Петропавловск-Камчатский: ГФД КУГКС, 1943. 18 с.
5. Баранов И.Ф. Гидрометеорологический режим Авачинского залива и бухт юго-восточной Камчатки. Петропавловск-Камчатский: ГФД КУГКС, 1944. 147 с.
6. Бек Т.А., Потапова Л.И. Разложение макрофитов в литоральной зоне Белого моря // Экология. 1986. № 1. С. 79-82.
7. Белый М.Н. Видовой состав, особенности распределения водорослей-макрофитов в северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата в районах размножения сельди: дисс. ... канд. биол. наук. Магадан, 2011. 175 с.
8. Березовская В.А. Авачинская губа. Гидрохимический режим, антропогенное воздействие. Петропавловск-Камчатский: КГАРФ, 1999. 156 с.
9. Березовская В.А. Гидрохимический режим Авачинской губы: автореф. дисс. ... канд. геогр. наук. Ростов на Дону, 1988. 25 с.

10. Березовская В.А. Структурный отклик популяций *Laminaria bongardiana* и *Fucus evanescens* на загрязнение среды // Проблемы современного естествознания. 2002. С. 13-17.
11. Березовская В.А., Клочкова Н.Г. Содержание кислорода, биогенных и загрязняющих веществ в воде Авачинской губы // Сборник научных статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской губы. Петропавловск-Камчатский, 1998. С. 19-26.
12. Беседнова Н.Н., Крыжановский С.П., Кузнецова Т.А., Смолина Т.П., Макаренко И.Д., Маляренко О.С., Ермакова С.П., Запорожец Т.С. Антивирусное действие и патогенетические мишени сульфатированных полисахаридов морских водорослей при гриппозной инфекции // Здоровье. Медицинская экология. Наука. 2018. Т. 75. С. 5-19.
13. Беседнова Н.Н., Кузнецова Т.А., Запорожец Т.С., Звягинцева Т.Н. Морские бурые водоросли – источник новых фармацевтических субстанций антибактериальной направленности // Антибиотики и химиотерапия. 2015. Т. 60, № 3-4. С. 31-41.
14. Блинова Е.И. Видовой состав и вертикальное распределение морских водорослей в Пенжинской губе (Охотское море) // Океанология. 1968. № 2. С. 279-287.
15. Блинова Е.И. Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура). М.: Изд-во ВНИРО, 2007. 144 с.
16. Блинова Е.И., Садыхова И.А., Дергалева Ж.Т. Увеличение продуктивности прибрежных экосистем Западного Мурмана за счет бикультуры ламинария-мидия и их рациональное использование // Тезисы докладов регионального семинара, посвященного 45-летию Первой научной сессии Мурманской биологической станции «Оптимизация использования морских биоресурсов и комплексное управление прибрежной зоной Баренцева моря». Мурманск, 1999. С. 6-7.

17. Богданов К.Т. Приливы Тихого океана // Труды ИОАН СССР. 1962. Т. 60. С. 142-160.
18. Богородский П.В., Марченко А.В., Пнюшков А.В. Особенности формирования припайного льда в береговой зоне замерзающих морей // Проблемы Арктики и Антарктики. 2007. № 77. С. 17-27.
19. Брокарева Е.А., Воскобойников Г.М. Репродукция и раннее развитие бурой водоросли *Fucus distichus* Linnaeus Баренцева моря в условиях лабораторного культивирования // Наука Юга России. 2018. Т. 14, № 2. С. 66-72.
20. Вафина Л.Х. Обоснование комплексной технологии переработки бурых водорослей (Phaeophyta) при получении функциональных пищевых продуктов: автореф. дис. ... канд. техн. наук. М., 2010. 24 с.
21. Виноградов В.Н. Распределение снежного покрова на Камчатке // Вопросы географии Камчатки. 1964. Вып. 2. С. 3-29.
22. Виноградова К.Л., Клочкова Н.Г., Перестенко Л.П. Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части Берингова моря // В кн.: Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М.: Наука, 1978. С. 150-155.
23. Витюк Д.М. Взвешенное вещество и его биогенные компоненты. Киев: Наукова Думка, 1983. 210 с.
24. Возжинская В.Б. Донные макрофиты Белого моря. М.: Наука, 1986. 191 с.
25. Возжинская В.Б. Морские водоросли западного побережья Камчатки // Новости систематики низших растений. 1965. С. 73-77.
26. Возжинская В.Б. Распределение водорослей на литорали бухты Гроссевичи (Японское море) // Ботанический журнал. 1964. С. 712-714.
27. Возжинская В.Б., Камнев А.Н. Эколого-биологические основы культивирования и использование морских водорослей. М.: Наука, 1994. 202 с.

28. Возжинская В.Б., Селицкая (Вишневая) Н.М. Морская растительность побережья о-ва Большой Шантар (Охотское море) // Труды ИОАН СССР. 1970. Т. 88. С. 288-297.
29. Возжинская В.Б., Цапко А.С., Блинова Е.И., Калугина А.А., Петров Ю.Е. Промысловые водоросли СССР. М.: Пищевая промышленность, 1971. 270 с.
30. Воскобойников Г.М. Механизмы адаптации, регуляции роста и перспективы использования макрофитов Баренцева моря: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Мурманск, 2006. 45 с.
31. Воскобойников Г.М. Технология плантационного выращивания макрофитов в Баренцевом море: многофункциональная направленность // Инновационный потенциал Кольской науки. Апатиты: КНЦ РАН, 2005. С. 284-288.
32. Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Малавенда С.В., Рыжик И.В. Адаптация и регуляция роста у макрофитов Баренцева моря // Вестник КНЦ РАН. 2015. № 21. С. 40-48.
33. Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Облучинская Е.Д., Пантелеева Н.Н. Запасы, современное состояние и перспективы использования водорослей-макрофитов Баренцева моря. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2007. 55 с.
34. Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Облучинская Е.Д., Рыжик И.В., Малавенда С.В. Макрофиты Баренцева моря: Биологические особенности и перспективы использования // Формирование основ современной стратегии природопользования в Евро-Арктическом регионе. Апатиты: КНЦ РАН, 2005. 511 с.
35. Врангель Ф.П. Путешествие по северным берегам Сибири и по Ледовитому морю, совершенное в 1820-1824 гг. экспедицией, состоявшей под начальством флота лейтенанта Фердинанда фон Врангеля. Ч. 1. СПб.: Типография А. Бородина и К°, 1841. 360 с.

36. Гайл Г.И. Промысловые водоросли Сахалина и Курильской гряды. Владивосток: ТИНРО, 1949. 66 с.
37. Гапочка Л.Д. Об адаптации водорослей. М.: Изд-во МГУ, 1981. 80 с.
38. Гемп К.П. Сырьевые запасы морских водорослей и трав и перспективы дальнейшего развития их промысла в Белом море // Труды всесоюзного совещания работников водорослевой промышленности СССР. Т. 1. Архангельск, 1962. 214 с.
39. Георгиев А.А. Диатомовые водоросли-обрастатели // Природа. 2013. № 2. С. 106-109.
40. Гоби Х.Я. Отчет об альгологических изысканиях, произведенных летом 1877 г. в Финском заливе // Труды СПб общества естествознания. 1879. Т. 10. С. 83-92.
41. Гончарова О.В., Шошина Е.В. Морфофункциональные параметры *Fucus vesiculosus* в условиях Кольского залива // Вестник МГТУ. 2013. Т. 16, № 3. С. 437-448.
42. Гринталь А.Р. Состав и распределение сообществ водорослей на литорали губ Ярнышной и Подпахты (Восточный Мурман) // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. М., Л.: Наука, 1965. С. 23-40.
43. Гурулева О.Н., Аминина Н.М. Исследование содержания фукоидана в бурых водорослях Дальневосточного региона // Известия ТИНРО. 2013. Т. 172. С. 265-273.
44. Гурьянова Е.Ф. Командорские острова и их морская прибрежная фауна и флора // Природа. 1935. № 11. С. 64-72.
45. Гусарова И.С. Сублиторальная растительность и ее сезонная динамика в одной из бухт северо-западной части Японского моря // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ИБМ АН СССР, 1984. С. 12-27.
46. Гусарова И.С., Суховеева М.В., Жмакин А.Ф. Водоросли-макрофиты // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Охотское море.

- Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. 1993. Т. 11, вып. 2. С. 145-155.
47. Деев М.Г. Морские льды. М.: Мир, 2002. 213 с.
 48. Дитмар К. Поездки и пребывание в Камчатке в 1851-1855 гг. Часть первая. Исторический отчет путевым дневникам. Петропавловск-Камчатский: Новая книга, 2009. 37 с.
 49. Дмитриев В.Д., Ежов Б.В. К вопросу о происхождении Авачинской губы // Вопросы географии Камчатки. 1977. Вып. 7. С. 45-48.
 50. Доклад об экологической ситуации в Камчатском крае в 2015 году. Министерство природных ресурсов и экологии Камчатского края. Петропавловск-Камчатский, 2015. 316 с.
 51. Доклад об экологической ситуации в Камчатском крае в 2017 году. Министерство природных ресурсов и экологии Камчатского края. Петропавловск-Камчатский, 2018. 321 с.
 52. Дуленин А.А. Распределение макрофитобентоса в условиях сублиторали северо-западной части Татарского пролива: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2008. 20 с.
 53. Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны Южных Курильских островов: состав, распределение и ресурсы: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2009. 22 с.
 54. Евсеева Н.В. Структура ценопопуляций промысловых фукусовых водорослей на литорали западного Мурмана // Труды ВНИРО. 2015. Т. 154. С. 70-78.
 55. Закс И.Г. К познанию донных сообществ Шантарского моря // Известия Тихоокеанской научно-промысловой станции. 1929. Т. 3, вып. 2. С. 1-93.
 56. Запорожец Т.С., Беседнова Н.Н. Иммуноактивные биополимеры из морских гидробионтов. Владивосток: ТИНРО-центр, 2007. 248 с.

57. Звалинский В.И., Иванов К.А., Чернова Н.И. Нативное состояние хлорофилла А в морских водорослях в зависимости от световых условий обитания // Экологические аспекты фотосинтеза. 1978. С. 88-102.
58. Зинова А.Д. Список морских водорослей южного Сахалина и южных островов Курильской гряды // Исследования дальневосточных морей СССР. 1959. Вып. 6. С. 146-161.
59. Зинова Е.С. Водоросли Охотского моря с побережья Большого Шантарского острова // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1930. Т. 60, вып. 3. С. 81-25.
60. Зинова Е.С. Высшие водоросли Чукотского моря и Берингова пролива // Крайний северо-восток СССР. 1952. Т. 2. С. 83-96.
61. Зинова Е.С. Водоросли Охотского моря // Труды Ботанического института АН СССР. 1954а. Сер. 2, вып. 9. С. 259-307.
62. Зинова Е.С. Водоросли Татарского пролива // Труды Ботанического института АН СССР. 1954б. Сер. 2, вып. 9. С. 311-364.
63. Зинова Е.С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Труды Ботанического института АН СССР. 1954в. Сер. 2, вып. 9. С. 365-400.
64. Иванушко Л.А., Имбс Т.И. Сравнительное изучение цитокинидуцирующих свойств фукоидана из бурой водоросли *Fucus evanescens* и его производных // Здоровье. Медицинская экология. Наука. 2017. № 3 (70). С. 60-62.
65. Исаков А.Я., Касперович Е.В. О загрязнении нефтепродуктами Охотского моря // Научный журнал КубГАУ. 2007. №26 (2). URL: <http://ej.kubagro.ru/2007/02/pdf/13.pdf>.
66. Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка, 1975. 246 с.
67. Камнев А.Н. Возрастная морфофизиология бурых водорослей (на примере представителей порядков фукусовых и ламинариевых водорослей): автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 74 с.

68. Камнев А.Н. Структура и функции бурых водорослей. М.: МГУ, 1989. 200 с.
69. Канищева (Гончарова) О.В., Шошина Е.В. Возрастная структура поселений *Fucus vesiculosus* на литорали Кольского залива // Вестник Удмуртского университета. 2015. Т. 25, вып. 1. С. 40-47.
70. Капков В.И., Беленикина О.А., Сабурин М.Ю. Искусственные рифы в биомониторинге прибрежных морских экосистем // Труды международной конференции «Современные проблемы адаптации и биоразнообразия». Махачкала, 2006. С. 17-19.
71. Кафанов А.И., Жуков В.Е. Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов залива Посьета (Японское море): сезонная изменчивость и пространственная структура. Владивосток: Дальнаука, 1993. 153 с.
72. Кацыка А.П., Скрипков Л.В. Климат Петропавловска-Камчатского // Вопросы географии Камчатки. 1965. Вып. 3. С. 11-15.
73. Кашин Т.Л. Водоросли-макрообрастатели экспериментальных пластин Тауйской губы Охотского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток: ДВНЦ, 1975. С. 167-179.
74. Кашутин А.Н., Андреев В.А., Климова А.В. Сезонное развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* в Авачинской губе // Материалы VII Всероссийской научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование». Петропавловск-Камчатский, 2017. Ч. 1. С. 120-124.
75. Кашутин А.Н., Климова А.В. Динамика роста *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в Авачинской губе в 2017 г. // Материалы VIII Всероссийской научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование». Петропавловск-Камчатский, 2018. С. 42-46.

76. Кашутин А.Н., Климова А.В. Культивирование проростков у камчатской бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в условиях низкой солености // Материалы X Всероссийской научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование». Петропавловск-Камчатский, 2019. С. 31-34.
77. Кашутин А.Н., Климова А.В., Егорова Е.В. Физико-географические условия водного баланса Авачинской губы // Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса. 2019. № 1 (39). С. 16-21.
78. Кашутин А.Н., Климова А.В., Клочкова Т.А. Воздействие ледового покрова на межгодовые изменения состояния литоральных зарослей бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) // Вестник КамчатГТУ. 2018. № 44. С. 88-99.
79. Кашутин А.Н., Шандин Е.А., Болотова Р.Г. Постэмбриональное развитие бурой водоросли *Fucus distichus* после длительного воздействия низкой отрицательной температуры // Материалы XI Национальной научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование». Петропавловск-Камчатский, 2020. С. 87-91.
80. Киреева М.С. Распределение и биомасса водорослей Балтийского моря // Труды ВНИРО. 1960. Т. 42. С. 195-205.
81. Климова А.В., Кашутин А.Н. Камчатская бурая водоросль *Fucus distichus* f. *evanescens* как перспективный объект марикультуры // Материалы III научной школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, с международным участием, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина «Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире». М., 2018. С. 99.

82. Климова А.В., Кашутин А.Н. Раннее развитие камчатских представителей *Fucus evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в условиях лабораторного культивирования // Вестник КамчатГТУ. 2016. № 37. С. 50-56.
83. Климова А.В., Кашутин А.Н., Ключкова Т.А. Развитие проростков *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в изменяющихся условиях солености, температуры и фотопериода // Вестник КамчатГТУ. 2019. № 49. С. 65-75
84. Климова А.В., Ключкова Т.А. Особенности развития гаметофитной стадии ламинариевой водоросли *Alaria marginata* из Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) в искусственных условиях // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2014. Вып. 35. С. 6-12.
85. Ключкова Н.Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 1998. 45 с.
86. Ключкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток: Дальнаука, 1996. 288 с.
87. Ключкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли Камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. Владивосток; Петропавловск-Камчатский: Дальнаука, 1997. 155 с.
88. Ключкова Н.Г., Березовская В.А. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. Владивосток: Дальнаука, 2001. 208 с.
89. Ковардаков С.А. Движение воды как экологический фактор (на примере макрофитов): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1983. 21 с.
90. Ковардаков С.А., Празукин А.В., Фирсов Ю.К., Попов А.Е. Комплексная адаптация цистозиры к градиентным условиям: Научные и прикладные проблемы. Киев: Наукова Думка, 1985. 216 с.
91. Кондратюк В.И. Климат Камчатки. М.: Гидрометиздат, 1974. 202 с.

92. Копылова Б.И., Павлова В.П. Экология Авачинской губы: источники загрязнения, проблемы, решения, перспективы // Сборник научных статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский, 1998. С. 11-18.
93. Коренников С.П. Промысловые водоросли литорали Двинского, Онежского и Кандалакшского заливов Белого моря (вопросы биологии, распределение и запасы): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 20 с.
94. Коровин А.Г. Выбор места под СПГ-терминал в морском порту // Морские порты. 2018. № 2. <http://www.morvesti.ru/analitika/1688/71687/>.
95. Королева Т.Н. Развитие бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. в прикамчатских водах: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2004. 25 с.
96. Крохин Е.М. Реки Камчатки и их значение в воспроизводстве лососей // Вопросы географии Камчатки. 1965. Вып. 3. С. 12-19.
97. Крыжановский С.П., Кузнецова Т.А., Гельцер Б.И., Запорожец Т.С., Ермакова С.П., Беседнова Н.Н. Фукоидан из бурой водоросли *Fucus evanescens*: новые перспективы в лечении атеросклероза // Российский журнал биотерапии. 2017. Т. 16, № 1. С. 82-87.
98. Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.: АН СССР, 1960. 256 с.
99. Кузнецов В.В. Влияние зимнего припая на морфологию побережья фауны и флоры литорали Белого моря // Работы морской биологической станции. 1948. Вып. 1. С. 44-57.
100. Кузнецова Т.А., Запорожец Т.С., Макаренкова И.Д., Тимченко Н.Ф., Беседнова Н.Н., Звягинцева Т.Н., Шевченко Н.М., Мандракова Н.В., Мельников В.Г. Пребиотический потенциал полисахаридов из бурой водоросли *Fucus evanescens* и значение для клинического использования // Тихоокеанский медицинский журнал. 2012. № 1. С. 37-40.

101. Кусакин О.Г. К фауне и флоре осушной зоны о-ва Кунашир // Труды проблемного и тематического совещания III конференции по исследованию фауны Дальневосточных морей. 1956. Вып. 6. С. 98-115.
102. Кусакин О.Г., Иванова М.Б. Беринговоморская литораль Чукотки // В кн.: Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М.: Наука, 1978. С. 10-40.
103. Кусакин О.Г., Чавтур В.Г. Гидробиологические исследования Российской Академии наук в дальневосточных морях в послевоенный период. 1. Исследования центральных институтов // Биология моря. 2000. Т. 26, № 1. С. 58-68.
104. Левитан М.А., Лаврушин Ю.А., Штайн Р. Очерки истории седиментации в Северном Ледовитом океане и морях Субарктики в течение последних 130 тыс. лет. М.: ГЕОС, 2007. 404 с.
105. Лепская Е.В., Тепнин О.Б., Коломейцев В.В., Устименко Е.А., Сергеенко Н.В., Виноградова Д.С., Свириденко В.Д., Походина М.А., Щеголькова В.А., Максименков В.В., Полякова А.А., Галямов Р.С., Горин С.Л., Коваль М.В. Исторический обзор исследований и основные результаты комплексного экологического мониторинга Авачинской губы в 2013 г. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2014. Вып. 34. С. 5-21.
106. Лоция Берингова моря. Часть 1. Западная часть моря. СПб.: ГУНиО МО РФ, 2004. 585 с.
107. Ляндзберг Р.А., Березовская В.А. Сезонные изменения солености и рН в водах смещения при выпадении нерестовых рек в Авачинскую губу // Тезисы докладов научно-технической конференции «Пути развития предприятий рыбной промышленности Камчатки». Петропавловск-Камчатский, 1985. С. 31.
108. Майр Э.Э.Л., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Издательство иностранной литературы, 1956. 352 с.

109. Макаров В.Н. Рост беломорской ламинарии сахаристой в условиях бикультуры ламинария-мидия // В кн.: Промысловые водоросли и их использование. М.: ВНИРО, 1987. С. 10-20.
110. Макаров В.Н., Джус В.Е., Матишов Г.Г., Хохряков К.Б., Воскобойников Г.М., Денисенко Н.В., Шошина Е.В. Научно-практические аспекты культивирования ламинарии сахаристой в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1986. 35 с.
111. Макаров М.В. Влияние ультрафиолетовой радиации на рост и размножение доминантных видов водорослей-макрофитов Баренцева моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 22 с.
112. Макаров М.В., Воскобойников Г.М. Влияние освещения и температуры на макроводоросли Баренцева моря // Океанология: тр. Кольского научного центра РАН. 2013. Вып. 1 (14). С. 95-111.
113. Макаров М.В., Рыжик И.В., Воскобойников Г.М. Влияние глубины произрастания на морфофизиологические показатели *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) (Баренцево море, Россия) // Труды Мурманского морского биологического ин-та НЦ РАН. Экология, ценология, охрана и роль водорослей в природе. 2012. Т. 22. С. 345-359.
114. Макиенко В.Ф. Водоросли-макрофиты залива Восток (Японское море) // Биология моря. 1975. № 2. С. 45-57.
115. Максимова О.В. Некоторые сезонные особенности развития и определения возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М., 1980. С. 73-78.
116. Максимова О.В., Сажин А.Ф. Роль половых продуктов макрофитов *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis и *Fucus vesiculosus* L. (Fucales, Phaeophyceae) в летнем наннопланктоне прибрежных вод белого моря // Океанология. 2010. Т. 50, № 2. С. 218-229.
117. Максимова О.И., Мюге Н.С. Новые для Белого моря формы фукоидов (Fucales, Phaeophyceae): морфология, экология, происхождение // Ботанический журнал. 2007. №2 (7). С. 965-986.

118. Малавенда С.В. Влияние солености на фукусовые водоросли Баренцева моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2007. 27 с.
119. Малавенда С.В. Устойчивость фукоидов Баренцева моря к переменной солености // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 3. С. 342-349.
120. Малавенда С.С. Морфофизиологические особенности бурой водоросли *Fucus distichus* L. в экосистемах Баренцева моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 2009. 24 с.
121. Мартыненко В.П. Камчатский берег: историческая логия. Петропавловск-Камчатский: Дальневосточное книжное издательство, Камчатское отделение, 1991. 190 с.
122. Мейер К.И. Материалы по флоре водорослей Белого моря // Труды ВНИРО. 1938. Т. 7. С. 5-28.
123. Михайлова Н.Ф. Распределение высших водорослей вдоль берегов о-ва Шикотан // Ботанический журнал. 1959. Т. 44, № 3. С. 379-386.
124. Михайлова Т.А. Развитие ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 20 с.
125. Мокиевский О.Б. К фауне литорали Охотского моря // Труды Института океанологии АН СССР. 1953. Т. 7. С. 167-197.
126. Набивайло Ю.В., Титлянов Э.А. Конкурентные взаимоотношения водорослей в природе и в культуре // Биология моря. 2006. Т. 32, № 5. С. 315-325.
127. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Ч. 1-6. Вып. 27. Камчатская область. СПб.: Гидрометеиздат, 2001. 597 с.
128. Немова Н.Н., Шкляревич Г.А. Экология водорослей-макрофитов карельской акватории Белого моря как объектов марикультуры // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Серия Естественные и технические науки. 2009. № 9(103). С. 17-27.
129. Облучинская Е.Д. Антиоксидантные комплексные экстракты из

- фукусовых водорослей Баренцева моря // Вестник МГТУ. 2018. Т. 21, № 3. С. 395-401.
130. Облучинская Е.Д., Шошина Е.В. Использование фукусовых водорослей Баренцева моря // Рыбное хозяйство. 2008. № 2. С. 105-107.
131. Огородов С.А. Роль морских льдов в динамике береговой зоны арктических морей // Водные ресурсы. 2003. Т. 30, № 5. С. 555-564.
132. Очеретяна С.О. Видовой состав и структура «Зеленых приливов» в Авачинской губе и устойчивость зеленых водорослей-макрофитов к неблагоприятному воздействию: дисс. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 2017. 191 с.
133. Ошурков В.В. Сукцессия и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бореальных вод. Владивосток: Дальнаука, 2000. 206 с.
134. Ошурков В.В., Бажин А.Г., Буяновский А.И. Видовой состав и распределение сообществ бентоса в Авачинской губе (Восточная Камчатка) // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 4-14.
135. Пармузин Ю.П. Северо-Восток и Камчатка. М.: Мысль, 1967. 368 с.
136. Перервенко О.В., Меджидова Х.М., Кашутин А.Н. Адаптивные изменения в работе иммунной системы у жителей Камчатки и изучение возможности иммунокоррекции с использованием морской бурой водоросли *Fucus distichus* // Материалы X Всероссийской научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование». Петропавловск-Камчатский, 2019. С. 54-58.
137. Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. 232 с.
138. Перестенко Л.П. О происхождении и эволюции ламинариевых водорослей (Laminariales, Phaeophyta) // Ботанический журнал. 1998. № 5. С. 1-11.

139. Перестенко Л.П. Распределение водорослей на литорали губ Плохие и Большие Чевры (Восточный Мурман) // В кн.: Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. М: Наука, 1965. С. 13-22.
140. Петров Ю.Е. *Fucus distichus* L. emend. Powell и *F. evanescens* C. Ag. // Новости систематики низших растений. 1965. С. 64-69.
141. Петров Ю.Е. Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР (морфология, экология, филогения, систематика): автореф. дисс. ...д-ра биол. наук. Л., 1975. 53 с.
142. Петров Ю.Е. Обзорный ключ порядков Laminariales и Fucales морей СССР // Новости систематики низших растений. 1974. Т. 11. С. 153-169.
143. Петров Ю.Е. Отдел бурые водоросли (Phaeophyta) // В кн.: Жизнь растений. Т. 3. 1977. С. 144-192.
144. Позолотина Л.А., Климова А.В., Ключкова Н.Г. Содержание Zn, Pb и Cd у бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) // Материалы XI Национальной научно-практической конференции «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование». Петропавловск-Камчатский, 2020. С. 75-79.
145. Потапов В.В. Гидрологическая характеристика Авачинской губы // Фундаментальные исследования. 2014. № 9-10. С. 2227-2231.
146. Потапов В.В., Мурадов С.В. Биологическая очистка морской воды от техногенного загрязнения. Петропавловск-Камчатский: КамГУ им. Витуса Беринга, 2014. 269 с.
147. Пуговкин Д.В. Эпифитные бактериоценозы *Fucus vesiculosus* Баренцева моря и их роль в деградации нефтяных загрязнений: дисс. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2016. 146 с.
148. Ресурсы поверхностных вод СССР. Камчатка. Т. 20. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 367 с.
149. Романенко Ф.А., Репкина Т.Ю., Ефимова Л.Е., Булочникова А.С. Динамика ледового покрова и особенности ледового переноса

- осадочного материала на приливных осушках Кандалакшского залива Белого моря // Океанология. 2012. Т. 52, № 5. С. 1-12.
150. Рыжик И.В. Морфо-функциональные особенности промысловых водорослей из разных биотопов Баренцева моря: дисс. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2005. 175 с.
151. Рыжик И.В., Макаров М.В., Воскобойников Г.М. Физиологическое состояние литоральных бурых водорослей *Fucus serratus* Linnaeus, 1753 и *Fucus distichus* Linnaeus, 1767, произраставших на плантации-биофильтре в Баренцевом море // Биология моря. 2014. Т. 40, № 2. С. 131-136.
152. Савич В.П. Альгологический обезд Авачинской губы в мае 1909 г. // Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского. Ботанический отдел. Вып. II. 1914. С. 449-472.
153. Савоськин Ю.М. О влиянии льдов на условия обитания в литоральной зоне Белого моря // Гидробиологические исследования на Карельском побережье Белого моря. Исследования фауны морей. Т. 2 (15). Л.: Наука, 1967. С. 197-202.
154. Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. Морские водоросли-макрофиты прибрежных вод острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива // Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Вып. VIII. 2009. С. 25-57.
155. Селиверстов Н.И. Детальное сейсмоакустическое профилирование // Лаборатория морской инженерной геофизики Союзморниипроекта и лаборатория подводного вулканизма Института вулканологии. 1977. С. 17-19.
156. Спасский Н.Н. Литораль юго-восточного побережья Камчатки // Исследования дальневосточных морей СССР. 1961. Вып. 7. С. 261-311.
157. Суховеева М.В., Пеймеева Л.Г. Видовой состав, распределение водорослей и морских трав в Амурском заливе (Японское море) // Известия ТИНРО. 1974. Т. 92. С. 133-152.

158. Суховеева М.В., Подкорытова А.В. Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки. Владивосток: ТИПРО-центр, 2006. 243 с.
159. Тараховская Е.Р. Влияние гормональных и метаболических факторов на фотосинтетический аппарат *Fucus vesiculosus* L. в сравнении с представителями других таксономических групп водорослей: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 163 с.
160. Тараховская Е.Р., Маслов Ю.И., Раилкин А.И., Бесядовский А.Р. Влияние гидродинамических условий на рост и морфогенез эмбрионов *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyta) // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2008. Сер. 3, вып. 4. С. 70-76.
161. Тиховская З.П. Видовой состав морских водорослей в районе Мурманской биологической станции // Труды Мурманской биологической станции. 1948. Т. 1. С. 189-191.
162. Тиховская З.П. Циклы жизни *Fucus vesiculosus* на Восточном Мурмане // Труды Мурманской биологической станции. 1955. Т. 2. С. 93-107.
163. Толстикова Н.Е. Наблюдения за развитием *Fucus vesiculosus* L. и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis в течение года на литорали Восточного Мурмана // Донная флора и продукция краевых морей СССР. 1980. С. 81-83.
164. Толстикова Н.Е. Распределение водорослей и характеристика состояния запасов промысловых водорослей в Анадырском заливе. М.: ВНИРО, 1973. 92 с.
165. Трей Т.Я. Бурые и красные водоросли в прибрежных водах Западной Эстонии. Рига: Зинатне, 1976. 85 с.
166. Усов А.И., Смирнова Г.П., Ключкова Н.Г. Полисахариды водорослей. Полисахаридный состав некоторых бурых водорослей Камчатки // Биоорганическая химия. 2001. Т. 27, № 6. С. 444-448.
167. Ушаков П.Ф. Фауна Охотского моря и условия ее существования. М.-Л.: Наука, 1953. 459 с.

168. Хайлов К.М. Экологический метаболизм в воде. Киев: Наук. Думка, 1971. 252 с.
169. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.
170. Христофорова Н.К., Малиновская Т.М. Содержание металлов в фукусах бухты Кратерной (Курильские острова) в связи с условиями существования // Биология моря. 1995. Т. 21, № 1. С. 77-82.
171. Чмыхалова В.Б. Особенности развития фукуса в прикамчатских водах. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2010. 106 с.
172. Чмыхалова В.Б. Развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* Ag. в прикамчатских водах: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 2005. 25 с.
173. Чмыхалова В.Б. Результаты изучения размерно-возрастной структуры популяции *F. evanescens* Ag. на острове Парамушир // Материалы III научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский, 2002. С. 298-299.
174. Чмыхалова В.Б., Королева Т.Н. Влияние среды обитания на развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* Ag. // Материалы региональной научно-практической конференции «Экономические, социальные, правовые и экологические проблемы Охотского моря и пути их решения». Петропавловск-Камчатский, 2004. С. 111-114.
175. Чувардинский В.Г. Геолого-геоморфологическая деятельность припайных льдов (по исследованиям в Белом море) // Геоморфология. 1985. № 3. С. 70-83.
176. Чуюн Г.Н., Селиванова О.Н., Лупикина Е.Г., Быкасов В.Е. Особенности осадконакопления в Авачинской губе // Материалы II научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский, 2001. С. 194-195.
177. Шошина Е.В. Дополнение к флоре водорослей Белого моря // Новости систематики низших растений. 1979. Т. 16. С. 28-33.

178. Шошина Е.В. Динамика ростовых и репродуктивных процессов у водорослей Баренцева моря: дисс. ... д-ра биол. наук. Мурманск, 2001. 266 с.
179. Шошина Е.В., Аверинцева С.Г. Распределение водорослей в губе Ярнышной Баренцева моря // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. Апатиты, 1994. С. 38-61.
180. Шуйский Ю.Д., Огородников В.И. Условия осадконакопления и основные закономерности формирования гранулометрического состава терригенных осадков Чукотского моря // Литология и полезные ископаемые. 1981. № 2. С. 11.
181. Abbot I.A., Hollenberg G.J. Marine algae of California. Stanford: Stanford University Press, 1976. 830 p.
182. Agardh C.A. Species algarum. Lundae [Lund]: ex officina Berlingiana, 1820. 168 p.
183. Ang P.O. Nature dynamics of *Fucus distichus* (Phaeophyceae, Fucales) population // Marine Ecology Progress Series. 1991. Vol. 78. P. 71-85.
184. Bird C.J., McLachlan J. Cold-hardiness of zygotes and embryos of *Fucus* (Phaeophyceae, Fucales) // Phycologia. 1974. Vol. 13. P. 215-25.
185. Blanchette C.A. Size and survival of intertidal plants in response to wave action: a case study with *Fucus gardneri* // Ecology. 1997. Vol. 78. P. 1563-1578.
186. Bold H.C. The cultivation of algae // The Botanical Review. 1942. Vol. 8. P. 69-138.
187. Bolton J.J., Luning K. Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria species* (Phaeophyta) in culture // Marine Biology. 1982. Vol. 66. P. 89-84.
188. Boopathy N.S., Kathiresan K. Anticancer drugs from marine flora: review // Oncology. 2010. Vol. 155, № 18. P. 86-214.
189. Borgesen F. Marine algae // Botany of Faeroes. 1902. Vol. 2. P. 339-532.

190. Brattegard T., Holthe T. Distribution of marine, benthic macro-organisms in Norway. A tabulated catalogue. 1997. № 1. P. 1-394.
191. Brodie J., Wilbraham J., Pottas J., Guiry M.D. A revised check-list of British seaweeds // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2016. Vol. 96 (5). P. 1005-1029.
192. Cambridge M.L., Breeman A.M., Hoek van den C. Temperature limits at the distribution boundaries of four tropical to temperate species of *Cladophora* (Cladophorales: Chlorophyta) in the North Atlantic Ocean // Aquatic Botany. 1990. Vol. 38, № 2-3. P. 135-151.
193. Chapman A.R.O. Functional ecology of furoid algae: twenty-three years of progress // Phycologia. 1995. Vol. 34, № 1. P. 1-32.
194. Cheney D.R. The determining effects of snail herbivore density of intertidal algal recruitment and composition // The abstracts of the I International Congress of Phycology. 1982. P. 48.
195. Coleman M.A. Effects of ephemeral algae on coralline recruits in intertidal and subtidal habitats // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2003. Vol. 282. P. 67-84.
196. Coleman M.A., Brawley S.H. Variability in temperature and historical patterns in reproduction in the *Fucus distichus* complex (Heterokontophyta, Phaeophyceae): implications for speciation and the collection of herbarium specimens // Phycologia. 2005. Vol. 41. P. 1110-1119.
197. Conover J.T. The ecology, seasonal periodicity and distribution of benthic plants in some Texas lagoons // Botanica Marina. 1964. Vol. 7. P. 4-41.
198. Coyer J.A., Hoarou G., Peters A.F., Stam W.T., Olsen J.L. Inheritance patterns of ITS1, chloroplasts, and mitochondria in artificial hybrids of the marine rockweeds, *Fucus serratus* and *F. evanescens* (Heterokontophyta; Fucaceae) // European Journal of Phycology. 2002. Vol. 37. P. 173-178.
199. Coyer J.A., Hoarou G., Skage M., Stam W.T., Olsen J.L. Origin of *Fucus serratus* (Heterokontophyta: Fucaceae) populations in Iceland and the Faroes:

- a microsatellite-based assessment // *European Journal of Phycology*. 2006. Vol. 41. P. 235-246.
200. Cumashi A.A., Ushakova N.A., Preobrazhenskaya M.E. comparative study of the antiinflammatory, anticoagulant, antiangiogenic and antiadhesive activities of nine different fucoidans from brown seaweeds // *Glycobiology*. 2007. Vol. 17. P. 541-552.
201. De Reaumur R.A. Description des fleurs et des graines des divers *Fucus*, et guelgues autres observations phyasigues sur ces memes plantes. Paris: Histoire et Mémoires de l'Académie royale des sciences, 1711. 383 p.
202. Dring M.J., Brown F.A. Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion: a renewed search for physiological causes of zonation // *Marine Ecology Progress Series*. 1982. Vol. 8. P. 301-308.
203. Dudgeon S.R., Steneck R.S., Davison I.R., Vadas R.L. Coexistence of similar species in a space-limited intertidal zone // *Ecological Monographs*. 1999. Vol. 69. P. 331-352.
204. Edelstein T., Bird C.J., McLachlan J. Studies on *Gracilaria*. 2. Growth under greenhouse conditions // *Canadian Journal of Botany*. 1976. Vol. 54. P. 2275-2290.
205. Fredriksen S., Kile M.R. The algal vegetation in the outer part of Isfjorden, Spitsbergen: revisiting Per Svendsens sites 50 years later // *Polar Research*. 2012. Vol. 31. P. 1-9.
206. Friedlander M., Gonen Y., Kashman Y., Beer S. *Gracilaria conferta* and its epiphytes. 3. Allelopathic inhibition of the red seaweed by *Ulva cf. lactuca* // *Journal of Applied Phycology*. 1996. Vol. 8. P. 21-25.
207. Gagne J.A., Mann K.H., Chapman A.R.O. Seasonal patterns of growth and storage in *Laminaria longicuris* in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water // *Marine Biology*. 1982. Vol. 69. P. 91-101.
208. Gardner N.L. The genus *Fucus* on the pacific coast of North America // *University of California publications. Botany*. 1922. Vol. 10, № 1. 180 p.

209. Gendron L. Conversion of blade length increments into biomass production estimates in *Laminaria longicruris* // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences. 1985. Vol. 42. P. 33-37.
210. Gerard V.A., Du Bois K.R. Temperature adaptation in a southern boundary of the kelp *Laminaria saccharina* // Marine Biology. 1988. Vol. 97. P. 575-580.
211. Guiry M.D. A catalogue of Irish seaweeds. Ruggell: A.R.G., Gantner Verlag K.G., 2012. 250 p.
212. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available from: <http://www.algaebase.org>. Last accessed 21.12.2020.
213. Gulliksen B., Palerud R., Brattegard T., Sneli J. Distribution of marine benthic macro-organisms at Svalbard (including Bear Island) and Jan Mayen Research Report for DN. Trondheim: Directorate for Nature Management, 1999. 148 p.
214. Hable W.E., Kropf D.L. Roles of secretion and cytoskeleton in cell adhesion and polarity establishment in *Pelvetia compressa* zygotes // Developmental Biology. 1998. Vol. 198. P. 45-65.
215. Hardy F.G., Guiry M.D. A check-list and atlas of the seaweeds of Britain and Ireland. London: British Phycological Society, 2003. 435 p.
216. Jonsson H. The marine algae of Iceland. Phaeophyceae // Botanisk Tidsskrift. 1903. Vol. 25. P. 95-141.
217. Kashutin A.N., Klimova A.V., Klochkova N.G. The Seasonal Growth Dynamics of *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (C. Agardh) H.T. Powell, 1957 (Phaeophyceae: Fucales) in the Avacha Bay (Southeastern Kamchatka) // Russian Journal of Marine Biology. 2019. Vol. 45, № 4. P. 275-282.
218. Kawai H., Kurogi M. The marine benthic algae flora of the Okhotsk coast of the Hokkaido // Environmental Science. 1982. Vol. 5, № 11. P. 79-90.
219. Keser M., Larson B.R. Colonization and growth dynamics of three species of *Fucus* // Marine Ecology Progress Series. 1984. Vol. 15. P. 125-134.

220. Kiirikki M. Mechanisms affecting macroalgal zonation in the northern Baltic Sea // *European Journal of Phycology*. 1996. Vol. 31. P. 225-232.
221. Klochkova N.G. An annotated bibliography of marine macroalgae on Northwest coast of the Bering Sea and the Southeast Kamchatka: the first revision of flora // *Algae*. 1998. Vol. 13. P. 375-418.
222. Klochkova T.A., Kang S.-H., Cho G.Y., Pueschel C.M., West J.A., Kim G.H. Biology of a terrestrial green alga *Chlorococcum* sp. (Chlorococcales, Chlorophyta) collected from the Miruksazi stupa in Korea // *Phycologia*. 2006. Vol. 45. P. 115-124.
223. Kontula T., Fürhapter K. Documentation of the checklist and distribution data for Baltic Sea macrophyte species // In: Checklist of Baltic Sea macro-species. Baltic Sea Environment Proceedings. 2012. № 130. P. 1-203.
224. Kropf D.L. Induction of polarity in furoid zygotes // *Plant Cell*. 1997. Vol. 9. P. 1011-1020.
225. Kufferath H. La culture des algues // *Revue algologique*. 1928. Vol. 4. P. 127-346.
226. Larsen A., Sand-Jensen K. Salt tolerance and distribution of estuarine benthic macroalgae in the Kattegat-Baltic Sea area // *Phycologia*. 2005. Vol. 45. P. 13-23.
227. Linnaeus C. *Species plantarum*. Vol. 1-2. Stockholm: Impensis Laurentii Salvii, Holmiæ, 1753. 1200 p.
228. Lubchenco J. *Littorina* and *Fucus*: effects of herbivores, substratum heterogeneity and plant escapes during succession // *Ecology*. 1983. Vol. 64. P. 1116-1123.
229. Ludwig G., Schnittler M. Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands // *Schriftenreihe für Vegetationskunde*. 1996. Vol. 28. P. 1-744.
230. Lüning K. Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: The marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example // *Helgoland Marine Research*. 1984. Vol. 38, № 2. P. 305-317.
231. Marchenko A.V., Ogorodov S.A., Shestov A.V., Thsetsinsky A.S. Ice

- gouging in Baydaratskaya Bay of the Kara Sea: field studies and numerical simulations // Recent Development of Offshore Engineering in Cold Regions. Dalian, 2004. P. 747-759.
232. Mathieson A.C., Dawes C.J., Anderson M.L., Hehre E.J. Seaweeds of the Brave Boat Harbor salt marsh and adjacent open coast of southern Maine // *Rhodora*. 2001. Vol. 103 (913). P. 1-46.
233. Mathieson A.C., Hehre E.J. A synopsis of New Hampshire seaweeds // *Rhodora*. 1986. Vol. 88 (853). P. 1-139.
234. Moore G.T. Methods for growing pure cultures of algae // *Journal of applied microscopy and laboratory methods*. 1903. Vol. 6. P. 2309-2314.
235. Motomura T. Electron and immunofluorescence microscopy on the fertilization of *Fucus distichus* (Fucales, Phaeophyceae) // *Protoplasma*. 1994. Vol. 178. P. 97-110.
236. Motomura T., Nagasato C. Functional and non-functional spindle formation affecting mitosis and cytokinesis in *Fucus distichus* zygotes: the role of the centrosome // *Botanica Marina*. 2009. Vol. 52 (2) P. 140-149.
237. Müller D., Jaenicke L. Fucoserraten, the female sex attractant of *Fucus serratus* L. (Phaeophyta) // *FEBS Letters*. 1973. Vol. 30. P. 137-139.
238. Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands I // *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University*. 1940. Vol. 46. P. 1-137.
239. Nagasato C., Motomura T., Ichimura T. Influence of centriole behavior on the first spindle formation in zygotes of the brown alga *Fucus distichus* (Fucales, Phaeophyceae) // *Developmental Biology*. 1999. Vol. 208. P. 200-209.
240. Nagasato C., Terauchi M., Tanaka A., Motomura T. Development and function of plasmodesmata in zygotes of *Fucus distichus* // *Botanica Marina*. 2015. Vol. 58, № 3. P. 229-238.
241. Nielsen R., Gunnarsson K. Seaweeds of the Faroe Islands: an annotated checklist // *Fróðskaparrit*. 2001. Vol. 49. P. 45-108.

242. Nielsen R., Kristiansen A., Mathiesen L., Mathiesen H. Distributional index of the benthic marine macroalgae of the Baltic Sea area // *Acta Botanica Fennica*. 1995. Vol. 155. P. 1-70.
243. Niemeck R.A., Mathieson A.C. An ecological study of *Fucus spiralis* L. // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1976. Vol. 24. P. 33-48.
244. Nurnberg I.D., Wollenburg I., Dethleff D. Sediments in Arctic sea ice: Implications for entrainment, transport and release // *Marine Geology*. 1994. Vol. 199. P. 185-214.
245. Okamura K. *Icones of Japanese algae*. Tokyo, 1916. Vol. 4. 40 p.
246. Okamura K. *Nippon kaisô shi [Descriptions of Japanese algae]*. Tokyo: Uchida Rokakuho, 1936. 964 p.
247. Paine R.T. Food web complexity and species diversity // *American Naturalist*. 1966. Vol. 100. P. 65-75.
248. Pearson G.A., Brawley S.H. Reproductive ecology of *Fucus distichus* (Phaeophyceae): an intertidal alga with successful external fertilization // *Marine Ecology Progress Series*. 1996. Vol. 143. P. 211-23.
249. Pedersen P.M. *Grønlands havalger*. Copenhagen: Forlaget Epsilon, 2011. 208 p.
250. Powell H.T. Studies in the genus *Fucus* L. I. *Fucus distichus* L. emend. Powell // *Journal of the Marine Biological Association UK*. 1957. Vol. 36. P. 407-432.
251. Quatrano R.S. Gamete release, fertilization, and embryogenesis in the Fucales / In: *Handbook of Phycological Methods: Developmental and Cytological Methods*. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. P. 60-68.
252. Rearson G.A., Davison I.R. Freezing rate and duration determine the physiological of intertidal fucoids to freezing // *Marine Biology*. 1993. Vol. 115. P. 353-362.

253. Rice E.L., Chapman A.R.O. Net productivity of two cohorts of *Chordaria flagelliformis* (Phaeophyta) in Nova Scotia, Canada // *Marine Biology*. 1982. Vol. 71. P. 107-111.
254. Richmond A. *Handbook of Microalgal Mass Culture*. Boca Raton: CRC Press, 1986. 528 p.
255. Ruperez P., Saura C.F. Dietary fibre and physicochemical properties of edible Spanish seaweeds // *European Food Research and Technology*. 2001. Vol. 212. P. 349-354.
256. Ruprecht F.J. *Algae Ochotenses Die erstensicheren Nachrichtenüber Tange des Ochotskischen Meerres*. St. Petersburg: Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 1850. 243 p.
257. Ryther J.H., Corwin N., De Busk T.A., Williams L.D. Nitrogen uptake and storage by the red alga *Gracilaria tikvahiae* // *Aquaculture*. 1981. Vol. 26. P. 107-116.
258. Sanderson J.C. A preliminary survey of the distribution of the introduced macroalga, *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringer on the east coast of Tasmania, Australia // *Botanica Marina*. 1990. Vol. 33, № 2. P. 153-157.
259. Schneider C.W., Suyemoto M.M., Yarish C. An annotated checklist of Connecticut seaweeds // *Bulletin of the Connecticut State Geological and Natural History Survey*. 1979. Vol. 108. P. 1-20.
260. Schonbeck M., Norton T.A. Factors controlling the upper limit of fucoid algae on the shore // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1978. Vol. 31. P. 303-330.
261. Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. Marine benthic algae of the South Kamchatka state wildlife sanctuary (Kamchatka, Russia) // *Botanica Marina*. 2009. Vol. 52 (4). P. 317-329.
262. Setchell W.A., Gardner N.L. *The marine algae of the Pacific Coast of North America*. III. Melanophyceae // *University of California publications. Botany*. 1925. Vol. 8, № 3. P. 383-898.

263. Sideman E.J., Mathieson A.C. Ecological and genealogical distinctions of a high intertidal, dwarf form of *Fucus distichus* (L.) Powell. // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1983. Vol. 72. P. 171-188.
264. Smith F.A., Walker N.A. Photosynthesis by aquatic plants: effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO₂ and HCO₃ – and to carbon isotopic discrimination // New Phytologist. 1980. Vol. 86. P. 245-259.
265. Smith G.M. Cryptogamic botany. Algae and Fungi. New York: McGraw-Hill, 1955. 546 p.
266. South G.R., Wittick A. Introduction to phycology // Blackwell Scientific Publication. 1987. P. 74-78.
267. Stackhouse J. Nereis Britannica: continens species omnes fucorum in insulis britannicis crescentium. Bathoniae [Bath] & Londini [London]: S. Hazard; J. White, 1801. 112 p.
268. Steen H. Interspecific competition between *Enteromorpha* (Ulvales: Chlorophyceae) and *Fucus* (Fucales: Phaeophyceae) germlings: effects of nutrient concentration, temperature, and settlement density // Marine Ecology Progress Series. 2004. Vol. 278. P. 89-101.
269. Steen H., Scrosati R. Intraspecific competition in *Fucus serratus* and *F. evanescens* (Phaeophyceae: Fucales) germlings: effects of settlement density, nutrient concentration, and temperature // Marine Biology. 2004. Vol. 144. PP. 61-70.
270. Tatarenkov A., Jonsson R.B., Kautsky L., Johannesson K. Genetic structure in populations of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) over spatial scales from 10 m to 800 km // Phycology. 2007. Vol. 43, № 4. P. 675-685.
271. Taylor W.R. Marine algae of the northeastern coast of North America. Ann Arbor: The University of Michigan Press, 1956. 509 p.
272. Tokida J. The marine algae of Southern Saghalien // Memoirs of the Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University. 1954. Vol. 2, № 1. P. 1-264.

273. Torrey J.G., Galun E. A polar embryos of *Fucus* resulting from osmotic and chemical treatment // American Journal of Botany. 1970. Vol. 57, № 1. P. 111-119.
274. Venkataraman G.S. The Cultivation of Algae. Indian Council of Agricultural Research. New Delhi: Indian Council of Agricultural Research, 1969. 319 p.
275. Vreeland V., Waite J.H., Epstein L. Polyphenols and oxidases in substratum adhesion by marine algae and mussels // Phycology. 1998. Vol. 34. P. 1-8.
276. Wakana I., Abe M. Artificial insemination 'regulated by EDTA' in the monoecious brown alga *Fucus evanescens* // Plant Cell Physiol. 1992. Vol. 33. P. 569-575.
277. Wang X., Wang L., Che J., Li Z., Zhang J., Li X., Hu W., Xu Y. Improving the quality of *Laminaria japonica*-based diet for *Apostichopus japonicus* through degradation of its algin content with *Bacillus amyloliquefaciens* WB1 // Applied Microbiology and Biotechnology. 2015. Vol. 99, № 14. P. 43-53.
278. Whitford L.A. The current effect and growth of freshwater algae // Transactions of the American Microscopical Society. 1960. Vol. 79. P. 302-309.
279. Yarish C., Penniman C.A., Egan B. Growth and reproductive responses of *Laminaria longicruris* (Laminariales, Phaeophyta) to nutrient enrichment // Hydrobiologia. 1990. Vol. 204/205. P. 505-511.
280. Yoshida T. Marine algae of Japan. Tokyo: Uchida Rokakuho Publishing Co., 1998. P. 1-25.
281. Yoshida T., Nakajima Y., Nakata Y. Check-list of marine algae of Japan (Revised in 1990) // Japanese Journal of Phycology. 1990. Vol. 38. P. 269-320.
282. Yoshida T., Suzuki M., Yoshinaga K. Checklist of marine algae of Japan (Revised in 2015) // Japanese Journal of Phycology. 2015. Vol. 63. P. 129-189.