

УДК 582.272.46 (571.66)

DOI 15853/2072-8212.2014.35.48-55

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ГАМЕТОФИТНОЙ СТАДИИ ЛАМИНАРИЕВОЙ ВОДОРΟΣЛИ *ALARIA MARGINATA* ИЗ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА) В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

А.В. Климова, Т.А. Клочкова*



Аспирант, Камчатский государственный технический университет

683003 Петропавловск-Камчатский, Ключевская, 35

Тел., факс: (4152) 300-929, (4152) 420-501

E-mail: annaklimovae@mail.ru

*Профессор-исследователь, Национальный университет Конджу

314-701 Конджу, Республика Корея

E-mail: tatyana_algae@mail.ru

ALARIA MARGINATA, LAMINARIALES, ЗООСПОРЫ, ГАМЕТОФИТ, СПОРОФИТ, БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ, КАМЧАТКА

Приведены результаты изучения ранних стадий развития камчатской ламинариевой водоросли *Alaria marginata* Postels et Ruprecht в лабораторных культурах. Зрелые спороносящие водоросли были собраны 20 апреля 2014 г. в горле Авачинской губы. Наблюдения за развитием их микроскопических стадий продолжались 90 суток. В искусственных условиях прослежены ранние стадии жизненного цикла *A. marginata* от выхода и оседания зооспор до появления ювенильных спорофитов. В наших культурах продолжительность гаметофитной стадии вида составила 34 дня, гаметогенез начинался на 27 день от момента оседания зооспор. К 37-му дню культивирования появлялись первые ювенильные спорофиты, еще через 10 дней уже происходила их морфологическая дифференциация. Через 3 месяца содержания *A. marginata* в искусственных условиях молодые проростки спорофитов достигали 2–4 мм в длину. Поскольку условия культивирования были близки к таковым в естественной среде, то можно предположить, что спороношение *A. marginata* в апреле приводит к появлению новой генерации спорофитов в конце июня – начале июля.

DEVELOPMENT OF GAMETOPHYTES OF LAMINARIACEAN ALGAE *ALARIA MARGINATA* FROM THE AVACHA BAY (SOUTHEAST KAMCHATKA) UNDER LABORATORY-CONTROLLED CONDITIONS

А.В. Klimova, Т.А. Klochkova*

Postgraduate student, Kamchatka State Technical University

683003 Petropavlovsk-Kamchatsky, Klyuchevskaya, 35

Tel., fax: (4152) 300-929, (4152) 420-501

E-mail: annaklimovae@mail.ru

*Research professor, Department of Biology, Kongju National University

Kongju 314-701, Korea

E-mail: tatyana_algae@mail.ru

ALARIA MARGINATA, LAMINARIALES, ZOOPORE, GAMETOPHYTE, SPOROPHYTE, BIOLOGY OF DEVELOPMENT, KAMCHATKA

Early stages of development under laboratory-controlled conditions were investigated in the laminariaceae alga, *Alaria marginata* Postels et Ruprecht, from Kamchatka. Mature sporophytes with developed sporangial sori were collected on April 20, 2014 from the Avacha Bay (Zavojko inlet), and liberation of zoospores was induced in the laboratory. Thereafter, we observed microscopic life cycle stages for 90 days, from the process of zoospore liberation and settlement until the appearance of juvenile sporophytes. In our culture conditions, the gametophyte stage continued for 34 days, and gametogenesis started at 27th day after zoospore settlement. First juvenile sporophytes appeared by 37th day of cultivation, and their subsequent morphological differentiation took place after 10 days. After 3 months of cultivation in the laboratory, young sporophytes were 2–4 mm at length. Because our culture conditions were similar to those in the natural environment, it can be assumed that the sporulation of *A. marginata* in April leads to the formation of a new generation of sporophytes in late June – early July in the Avacha Bay.

Бурая водоросль *Alaria marginata* Postels et Ruprecht относится к семейству Alariaceae порядка Laminariales. Впервые этот вид был описан А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом (1840) по результатам обработки альгологических коллекций, собранных участниками экспедиции Ф.П. Литке 1826–

1829 гг. у американского побережья Тихого океана. В настоящее время считается, что *A. marginata* широко распространена в умеренных районах Северной Пацифики (Guiry, Guiry, 2014), в том числе у азиатского побережья. Данные изучения ламинариевых западного побережья Берингова

моря и Восточной Камчатки встречаются более чем в 250 печатных работах (N. Klochkova, 1998). Более 70 из них содержат хотя бы краткое упоминание о представителях рода *Alaria* Greville (Климова, Н. Клочкова, 2014). Большинство из них составляют размерные характеристики, описание мест произрастания, данные по распространению и распределению видов. В целом они дают представление, что в прикамчатских водах *A. marginata* является одним из самых распространенных видов ламинариевых водорослей и имеет промысловое значение (Королева, Вялых, 2002). Ее запасы в дальневосточных морях оценены в объеме 100–150 тыс. т (Суховеева, Подкорытова, 2006).

Первая таксономическая ревизия рода *Alaria* была проведена японским альгологом К. Йендо (Yendo, 1919). Он разделил этот род на 15 видов и 13 из них указал для Северной Пацифики. Вид *A. marginata* он указал только у побережья Северо-Западной Америки.

Спустя почти полвека Т. Виддоусон (Widdowson, 1971) вновь подверг этот род ревизии. При описании *A. marginata* он обсудил историю ее изучения и отметил, что приведенное в работе А. Постельса и Ф.И. Рупрехта (1840) первоописание вида никак не проиллюстрировано, а типовой образец, собранный у о. Уналашка (Алеутские острова), в гербарии Ботанического института Российской академии наук (БИН РАН, код гербария: LE), где он должен был бы храниться, отсутствует. В шведской коллекции Д.Е. Аресшуга (J.E. Areschoug) Т. Виддоусон нашел образец алярии, собранный препаратором Зоологического института И.Г. Вознесенским у побережья Калифорнии (Форт Росс), на его этикетке рукой Ф.И. Рупрехта было написано «*Alaria marginata* PR». Поскольку типовой образец *A. marginata* отсутствовал, Т. Виддоусон предложил считать неотипом образец, хранящийся в Швеции (код гербария: S). В своей работе Т. Виддоусон опубликовал рисунок растения (Widdowson, 1971, p. 35, fig. 15h), однако очень мелкий, изображающий отдельные фрагменты гербарного образца, т. е. нижнюю часть пластины и отдельно от нее пучок бесформенных спорофиллов. Мы не имеем четкого представления о том, что представляет из себя этот образец, было ли это одно целое растение либо же фрагменты одного или разных растений.

Таким образом, неотипом *A. marginata* в настоящее время считается сомнительный образец,

собранный в месте, расположенном примерно в 3000 км от типового местообитания, характеризующемся совершенно иными гидрологическими условиями и климатом. Морфология неотипа представлена крайне неудовлетворительно. Все вышесказанное ставит под сомнение валидность *A. marginata*. Аналогичное мнение по данному вопросу было высказано американским таксономистом П. Сильвой (Guiry, Guiry, 2014).

Т.Ф. Щапова впервые указала *A. marginata* у российского побережья Берингова моря и в Японском море (1948, с. 121, таблица 3), не обсуждая при этом основания для включения вида американской флоры в список дальневосточных ламинариевых. Позже в работе Ю.Е. Петрова (1973), посвященной ревизии рода *Alaria* в морях России, этот вид также был указан как азиатско-американский широкобореально-арктический. Описание вида в работе Ю.Е. Петрова дано также без иллюстрации его внешнего строения.

В свое время для альгофлоры азиатского побережья были описаны виды *Phasganon macroptera* Ruprecht, 1850 (типовое местообитание — Охотское море, позже К. Йендо (1919) отнес его к роду *Alaria*), *A. praelonga* Kjellman, 1889 (типовое местообитание — Командорские острова) и *A. crispa* Kjellman, 1889 (типовое местообитание — о. Святого Лаврентия). Все они без какого-либо обоснования были отнесены Ю.Е. Петровым к синонимам *A. marginata*. Другие исследователи, не приняв мнение Ю.Е. Петрова, продолжают считать их самостоятельными таксонами (Виноградова, 1973; Guiry, Guiry, 2014). Таким образом, объем и валидность изучаемой нами *A. marginata* являются весьма неопределенными.

A. marginata в прикамчатских водах демонстрирует высокую экологическую пластичность и характеризуется высокой устойчивостью к антропогенному воздействию. Так, в наиболее загрязненной у восточного берега Камчатки Авачинской губе в местах с комплексным металлическим, нефтяным и хозяйственно-бытовым загрязнением она нередко остается единственным представителем ламинариевых. Способность этого вида выдерживать стрессовые нагрузки обусловлена ее гибкими адаптивными перестройками (Королева, 2006б). Наши ранние исследования показали, что они выражаются, прежде всего, в изменениях морфо- и спорогенеза (Климова, 2013а).

В последние годы началось активное изучение биологии развития камчатских алярий. В ходе проведенных исследований была получена информация по их морфологической изменчивости, фенологическому развитию и воспроизводству (Королева, 2004, 2006а, 2006б, 2008, 2011; Климова, 2013а, 2013б, 2013в). Однако все эти данные были получены для спорофитной стадии развития. В жизненном цикле *A. marginata*, как и других ламинариевых, имеется микроскопическая гаметофитная стадия. Она у данного вида остается неизученной, тогда как именно она во многом определяет уровень воспроизводства вида и его устойчивость к неблагоприятному воздействию среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Со времени публикации Ю.Е. Петрова (1973) российские альгологи относили к *A. marginata* образцы из слабоприбойных местообитаний, имеющие более или менее расставленные вдоль рахиса овальные или широколанцетовидные спорофиллы с сорусами спорангиев, не охватывающими их верхнюю часть и краевую кайму. Именно такие растения изучались нами в ходе настоящего исследования.

Зрелые маточные двухлетние растения *A. marginata* были собраны 20 апреля 2014 г. у восточного побережья бух. Завойко, расположенной в Авачинской губе. Сбор образцов был проведен в сублиторальной кайме во время сизигийного отлива.

В ходе камеральной обработки у собранных образцов отделяли спорофиллы со зрелой спороносной тканью и подвергали их стимуляции для массового выхода зооспор. Для этого фертильные спорофиллы подсушивали на открытом воздухе при комнатной температуре до отсутствия на их поверхности капельно-жидкой влаги. Далее их заворачивали в фильтровальную бумагу, укладывали в черные непрозрачные полиэтиленовые пакеты и помещали в холодильную камеру при 7–8 °С на 40–60 мин. Затем для получения суспензии зооспор спорофиллы переносили в стеклянные емкости со стерильной морской водой и выдерживали при естественном освещении. После двух часов полученную суспензию фильтровали через двойной слой марли для удаления слизи. Далее ее помещали в чашки Петри (35 мм в диаметре, 15 мм высоты) с культуральной средой, приготовленной из профильтрованной и простерилизованной морской воды, собранной из района сбора альгологического

материала и обогащенной растворами фосфатов, нитратов, витаминов и макро- и микроэлементов (по методике Т. Klochkova et al., 2006). Для подавления роста бактерий и сине-зеленых водорослей применяли ампициллин и пенициллин.

Лабораторное выращивание водорослей проводили в термокамере для культивирования при температуре 8,5±1,2 °С и естественном освещении, исключая попадание прямого солнечного света. Среду меняли один раз в две недели. Температура инкубации ранних стадий развития *A. marginata* в лабораторных условиях была близка к температуре поверхностного слоя воды в прибрежных водах Авачинской губы, которая составляет 8,5–10,5 °С с мая по июнь (Березовская, 1999; Саушкина, 2006).

Наблюдения за развитием растений в лабораторных культурах проводили с использованием биологического микроскопа Olympus BX–43 (Olympus, Japan), оснащенного фотокамерой Infinity 2–3 C (Lumenera Corp., Canada) и программным обеспечением Infinity Analyze 6.3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные нами исследования показывают, что толщина зрелой спороносной ткани, состоящей из слоя парафиз и зооспорангиев и покрывающей их кутикулы, у растений *A. marginata* варьирует в пределах 90–110 мкм, длина зооспорангиев — 60–75 мкм (рис. 1). У взрослых растений *A. marginata* зрелые спорофиллы можно встретить в течение всего периода вегетации (Королева, 2006б; Климова, 2013а). Это обеспечивает наличие ювенильных спорофитов достаточно продолжительный период, с марта по начало января, и говорит о том, что изучаемый вид имеет растянутый во времени период бесполого размножения.

Ранее нами была выявлена однотипность протекания процессов спорогенеза у массовых представителей ламинариевых Авачинского залива — *A. marginata*, *A. angusta* и *Saccharina bongardiana* (Климова, 2013б). Он осуществляется следующим образом. Клетки верхнего слоя образовательной ткани меристодермы вытягиваются в продольном направлении и образуют палисадный слой инициалей спорогенных элементов. Далее каждая инициальная клетка делится периклинально и формирует две клетки: апикальную, т. е. прилежащую к поверхности пластины, и базальную. Внешне такие изменения в строении спорофиль-

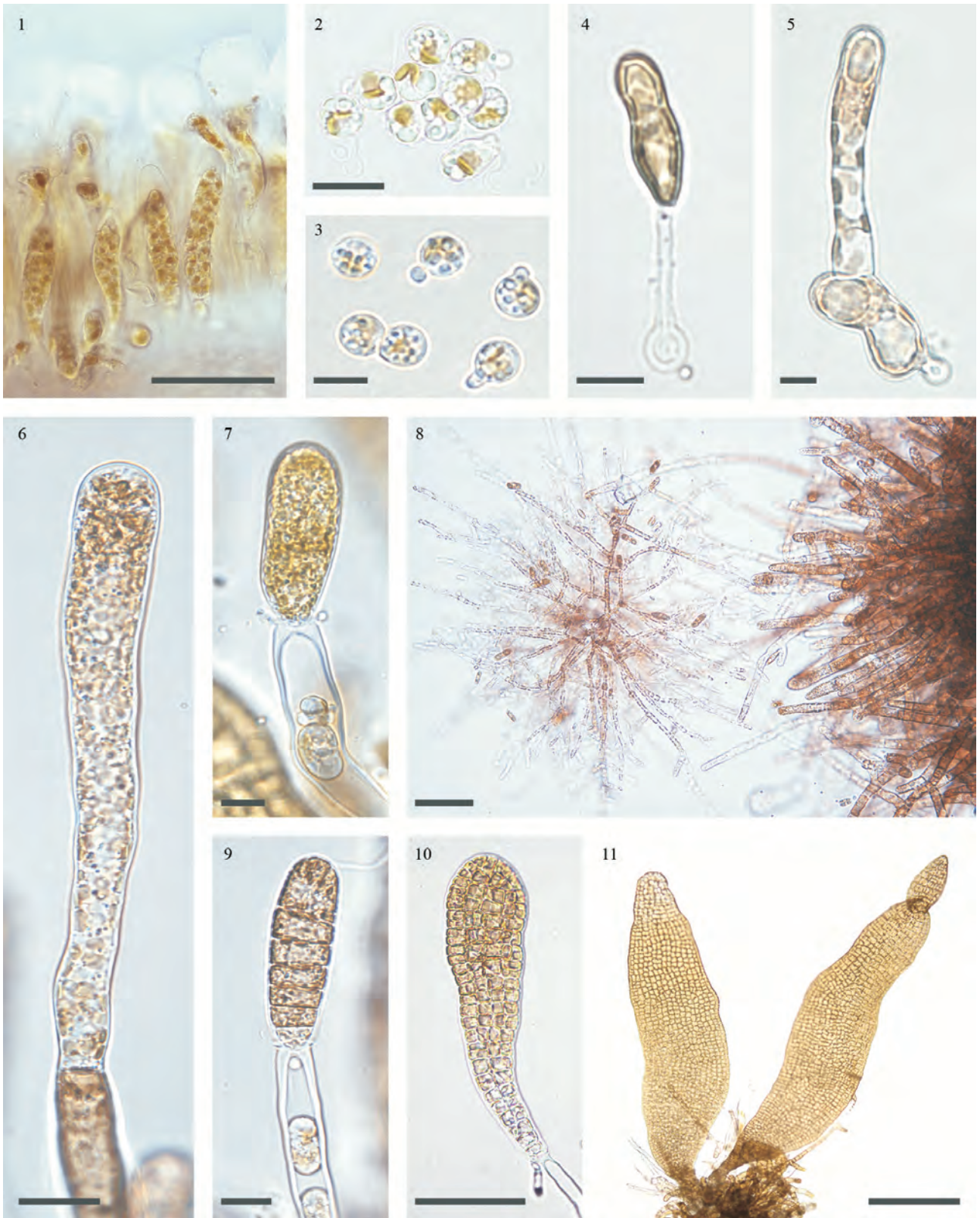


Рис. 1–11. Развитие *Alaria marginata* в лабораторных условиях: 1 — зрелая спороносная ткань со зооспорангиями и парафизами; 2 — оседание зооспор; 3 — прорастание эмбриоспоры; 4 — первая клетка гаметофита; 5 — деление гаметофита (17-й день культивирования); 6 — формирование оогония; 7 — созревшая яйцеклетка, связанная с оболочкой оогония; 8 — мужские гаметофиты с антеридиями (слева) и женские гаметофиты с оогониями (справа); 9 — деление молодого спорофита (37-й день); 10 — ювенильный спорофит с первым ризоидальным выростом на 50-й день культивирования; 11 — ювенильные спорофиты после трех месяцев культивирования. Масштабная линейка: 1, 8, 10 — 50 мкм; 2–7, 9 — 10 мкм; 11 — 100 мкм

ных листочков бывают еще не заметны. Апикальные клетки дают начало парафизам, базальные — спорангиям. Парафизы имеют опережающий рост. На следующей стадии спорогенеза, после того как у них появляются слизистые колпачки, начинается рост и развитие одногнездных спорангиев. Спороносная ткань на этой стадии спорогенеза уже заметна на просвет, но сорус спорангиев при этом еще не имеет четких границ. Важно отметить, что закладка спорогенных инициалей на спорофиллах *A. marginata* происходит поэтапно, в результате чего площадь развивающегося соруса увеличивается. Растянутая во времени закладка зооспорангиев в итоге обеспечивает постепенный выход зооспор.

Процесс формирования зооспор для аляриевых водорослей достаточно хорошо изучен, как и для представителей Laminariales в целом (Nishibayashi, Inoh, 1956; Ohmori, 1967; Robinson, 1968). У ламинариевых выделяют два типа спорогенеза: 'Alaria'-тип и 'Laminaria'-тип. Различие между ними состоит лишь в том, что при делении инициалей спорогенных элементов нижняя клетка может либо непосредственно формировать спорангий ('Laminaria'-тип), либо дополнительно митотически делиться и только после этого давать собственно спорангий и еще одну клетку парафизы ('Alaria'-тип). Четкой родовой приуроченности ламинариевых водорослей к тому или иному типу спорогенеза нет. Так, у *A. angusta* и *Undaria pinnatifida* наблюдается 'Laminaria'-тип образования спороносной ткани, а у *Laminaria yendoana*, напротив, проявляется 'Alaria'-тип (Ohmori, 1967).

Наши исследования показывают, что для камчатских представителей *A. marginata* характерен 'Laminaria'-тип спорогенеза. Схожие результаты для японских и американских представителей изучаемого вида представлены в работах Т. Омори (Ohmori, 1967) и Г. Робинсона (Robinson, 1969) соответственно.

В ходе лабораторных экспериментов из всех простимулированных спорофиллов жизнеспособные зооспоры дали не более половины. Процесс массового выхода спор наблюдался в течение 15–20 минут после погружения спорофиллов в стерильную морскую воду. Вышедшие подвижные зооспоры имели типичную для ламинариевых водорослей грушевидную форму и были 7–9 мкм длины и 4,5 мкм ширины (рис. 2). Локомоторная активность зооспор прослеживалась в течение двух часов после их выхода из зооспорангиев. После этого они оседали на субстрат, утрачивали жгутики, округлялись и формировали эмбриоспору. Размерные характеристики и время появления в лабораторных условиях разных морфоструктур, образующихся на разных стадиях жизненного цикла *A. marginata* (показаны на рисунках 2–11), представлены в таблице 1.

На 4-й день культивирования у большинства осевших эмбриоспор формировалась небольшая проростковая трубка (рис. 3), куда в дальнейшем перетекало цитоплазматическое содержимое их клеток. Затем между оболочкой эмбриоспоры и проростковой трубкой формировалась перегородка, отделяющая первую клетку гаметофита от пустой оболочки осевшей зооспоры (рис. 4).

Через две недели гаметофиты находились в стадии вегетативного роста и состояли из 1–10 клеток с максимальными размерами 106 мкм (рис. 5). На 24-й день культивирования мужские и женские гаметофиты отчетливо различались друг от друга. Женские гаметофиты, как это свойственно для ламинариевых, были крупнее мужских в 2–2,5 раза и состояли из 2–4 клеток. Мужские гаметофиты, напротив, формировали многоклеточные, тонкие разветвленные нити с более разреженным цитоплазматическим содержимым.

В процессе дальнейшего роста и развития женские гаметофиты также формировали многоклеточные нити, но с редким ветвлением (рис. 8).

Таблица 1. Размерные показатели ранних стадий развития *Alaria marginata* в лабораторных условиях

Размерные и временные характеристики	Стадия							
	Подвижные жгутиковые споры	Эмбриоспоры	Прорастание эмбриоспор	Рост проростковой трубки (2–3 клетки)	Гаметофиты (1–10 клеток)	Фертилизация гаметофитов	Ювенильные спорофиты	Формирование первых ризоидальных выростов
Время появления	20–30 мин	2 ч	4 день	10 день	17 день	25–34 день	37 день	50 день
Размеры, мкм	7–9×4,5	8–10	12	30	106	–	45	150

Примечание. Здесь и далее время появления той или иной стадии отсчитывается от момента выхода зооспор из спорангиев. Прочерк — отсутствие данных

Через 25–35 дней, прошедших с момента оседания зооспор, у мужских и женских гаметофитов происходило формирование органов полового размножения, т. е. антеридиев и оогониев. Они формировались из терминальных клеток нитей гаметофитов. Образование и развитие оогониев всегда происходило дольше, чем антеридиев (рис. 6).

Покидая оогоний, зрелая яйцеклетка всегда оставалась связанной с ним апикальным концом (рис. 7) и не меняла своего местоположения и после оплодотворения. Таким образом, место развития будущих спорофитов определялось уже на стадии оседания зооспор. Появление первых спорофитов после оплодотворения яйцеклеток регистрировалось на 37-й день. Дальнейшие многочисленные деления их клеток приводили к увеличению размеров проростков (рис. 9). Морфологическая дифференциация спорофитов начиналась на стадии однослойных проростков, когда их клетки имели еще достаточно крупные размеры и их общее количество не превышало 120 штук. Она выражалась в появлении ризоидальных выростов у базальных клеток пластины. Хорошо заметны они были только к 50-му дню культивирования (рис. 10).

Через 90 дней после оседания зооспор, ювенильные спорофиты были уже хорошо различимы невооруженным глазом. Длина самых крупных из них достигала 4 мм (рис. 11). Основная часть проростков были до 2 мм длины, но при этом в культуре *A. marginata* встречались продолжающие свое развитие гаметофиты и более мелкие спорофиты. На этой стадии развития ювенильные проростки становятся двухслойными, и у них начинает формироваться ствол. Спорофит становится более мелкоклеточным, и его морфологическая дифференциация, приводящая к формированию центральной жилки, еще не наблюдается. Изучение последующих стадий развития диплоидного поколения *A. marginata* будет продолжено авторами при создании иных условий культивирования,

необходимых для нормального развития макроскопических слоевищ ламинариевых водорослей.

На основании проведенных исследований, учитывая то, что условия культивирования были максимально близки к таковым в естественной среде, можно говорить, что при прорастании зооспор *A. marginata* в апреле макроскопические ювенильные спорофиты могут появляться у нее в середине лета. При этом у части гаметофитов будет наблюдаться задержка развития, обусловленная не условиями произрастания (в культуре они были одинаковыми для всех растений), а особенностями популяционной стратегии вида. Так, можно предполагать, что разница во времени появления проростков обеспечивает этому виду успех воспроизводства при прохождении гаметофитной стадии развития, поскольку в случае гибели активно растущих спорофитов популяция имеет резерв для формирования их новых представителей.

Информация по ранним стадиям жизненного цикла *A. marginata* крайне скудна (Robinson, 1968; Blinn, Markham, 1969). В первой из указанных работ на уровне цитологических процессов описывается споро- и гаметогенез американских видов рода *Alaria* и среди них *A. marginata*. Во второй работе рассматриваются методические вопросы культивирования двух видов ламинариевых, один из которых — *A. marginata*.

Изучением процессов развития ламинариевых водорослей от прорастания зооспор до появления ювенильных спорофитов занимался Т. Канда (Kanda, 1936, 1938, 1941a, 1941b, 1944). Используя лабораторные культуры, он изучил протекание микроскопических фаз развития у 23 приазиатских видов порядка Laminariales. Среди них были и представители рода *Alaria*: *A. angusta*, *A. crassifolia*, *A. praelonga* и *A. (Eualaria) fistulosa*. В таблице 2 представлены для сравнения результаты изучения микроскопических стадий жизненного цикла, полученные Т. Канда, и данные наших исследований.

Таблица 2. Сравнительная таблица ранних стадий развития аляриевых водорослей

Вид	Размеры зооспор, мкм	Появление фертильных гаметофитов, день		Появление ювенильных спорофитов, день	Появление первых ризоидальных выростов, день
		♀	♂		
<i>Alaria angusta</i> ¹	8–9×4,5	24	17–24	24	–
<i>Alaria crassifolia</i> ¹	8–9×4-5	27	22	27	38
<i>Alaria marginata</i> ³	7–9×4,5	34	25–34	37	50
<i>Alaria praelonga</i> ²	9	12	12	15	19
<i>Eualaria fistulosa</i> ²	9	24–25	13–25	25	–

Примечание. ¹ — по Kanda, 1936; ² — по Kanda, 1944; ³ — собственные данные

Сравнение представленных в таблице данных показывает, что зооспоры всех приазиатских видов алярий имеют практически одинаковые размеры, время протекания разных периодов развития гаметофитов, появления спорофитов и период морфологической дифференциации ювенильных спорофитов у них несколько различен. Так, быстрее всех в культурах Т. Канда развивалась *A. praelonga*. Появление первых ризоидальных выростов у нее наблюдалось на 32 дня раньше, чем у *A. marginata*. Остальные виды также развивались быстрее, чем изученный нами. Вполне возможно, это объясняется тем, что условия культивирования алярий у Т. Канда были иными. Он, как и мы, выращивал гаметофиты в условиях, близких к таковым в естественной среде. Местом его исследований были более южные районы — Сахалин и Хоккайдо. Свои эксперименты он вел летом, при более высокой температуре. О снижении темпов развития гаметофитов при более низкой температуре мы судим также исходя из данных, приведенных в работе Д. Блинна и Д. Мархама (1969), которые показали, что через 45 дней содержания гаметофитов *A. marginata* в среде с разной концентрацией биогенов при температуре 8 и 10 °C формирования спорофитов еще не наблюдалось.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение гаметофитной стадии развития, наиболее уязвимой в жизненном цикле ламинариевых водорослей, имеет большую теоретическую и практическую значимость. Знание этих вопросов помогает глубже понять механизмы приспособления видов к изменяющимся условиям среды, их сохранения и конкурентоспособности, и служит теоретической основой для разработки биотехнологии их культивирования. Изучение микроскопических стадий развития видов, произрастающих в северных широтах Западной Пацифики, еще только началось, и настоящая публикация открывает новое направление в изучении биологии развития камчатских ламинариевых. Последующие эксперименты по выращиванию *A. marginata* в разных условиях среды, в том числе токсичной, помогут понять причины чрезвычайной экологической пластичности вида и его способности выдерживать стрессовую нагрузку при происходящих в настоящее время природно-климатических изменениях и возрастающем антропогенном загрязнении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березовская В.А.* 1999. Авачинская губа. Гидрохимический режим, антропогенное воздействие. Петропавловск-Камчатский: КГАРФ. 156 с.
- Виноградова К.Л.* 1973. Видовой состав водорослей на литорали и сублиторали северо-западной части Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. Т. 10. С. 32–44.
- Климova А.В.* 2013а. Развитие *Alaria marginata* в условиях антропогенного загрязнения прибрежных вод Юго-Восточной Камчатки // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: Матер. IV Всерос. науч.-практ. конф. (18–22 марта 2013 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. С. 173–176.
- Климova А.В.* 2013б. Спорогенез и спороношение у камчатских представителей родов *Alaria* и *Saccharina* // Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов: Матер. науч. школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. П.А. Моисеева (15–19 апреля 2013 г.). М.: ВНИРО. С. 369.
- Климova А.В.* 2013в. Аномальное развитие споронной ткани у *Alaria angusta* Kjellm. в Авачинском заливе // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. XIII междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. В.Я. Леванидова (14–15 ноября 2013 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 266–270.
- Климova А.В., Клочкова Н.Г.* 2014. Ламинариевые водоросли Восточной Камчатки и западной части Берингова моря. История и направления проведенных исследований, новые задачи // Вестник КамчатГТУ. Вып. 28. С. 55–67.
- Королева Т.Н.* 2004. Рост бурой водоросли *Alaria angusta* Kjellm. в Авачинском заливе (Юго-Восточная Камчатка) осенью // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. V науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 223–225.
- Королева Т.Н.* 2006а. Изменчивость *Alaria angusta* Kjellm. в прикамчатских водах // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. VII междунар. науч. конф., посвящ. 25-летию организации Камч. отд. Института биологии моря (28–29 ноября 2006 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 268–271.
- Королева Т.Н.* 2006б. Некоторые сведения по развитию *Alaria marginata* (P. et R.) в Авачинском за-

- ливе // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Матер. VII междунар. науч. конф., посвящ. 25-летию организации Камч. отд. Института биологии моря (28–29 ноября 2006 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 272–275.
- Королева Т.Н. 2008. Некоторые особенности биологии *Alaria angusta* Kjellm. в прикамчатских водах // Современное состояние водных биоресурсов: материалы науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 127–129.
- Королева Т.Н. 2011. Некоторые особенности анатомо-морфологического развития представителей рода *Alaria* Grev. в различных условиях среды // Вестник КамчатГТУ. Вып. 15. С. 49–56.
- Королева Т.Н., Вялых А.Э. 2002. Камчатские ламинариевые водоросли, перспективные для промышленного использования. Род Алярия // Рыбн. хоз-во. № 6. С. 43–45.
- Петров Ю.Е. 1973. Род *Alaria* Grev. в морях СССР // Нов. сист. низш. раст. Т. 10. С. 49–59.
- Постельс А., Рупрехт Ф.И. 1840. Изображения и описания морских растений, собранных в северном Тихом океане у берегов российских владений в Азии и Америке. СПб. 22 с.
- Саушкина Л.Н. 2006. Особенности морфологии бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R., связанные с ростом, размножением и условиями обитания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2006. 25 с.
- Суховеева М.В., Подкорытова А.В. 2006. Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки. Владивосток: ТИНРО-Центр. 243 с.
- Щапова Т.Ф. 1948. Географическое распространение представителей порядка Laminariales в северной части Тихого океана // Тр. Ин-та океанологии РАН. Т. 2. С. 89–138.
- Blinn D.W., Markham J.M. 1969. Development of gametophytes of *Alaria marginata* P. & R. and *Hedophyllum sessile* (C. Ag.) Setch. in saline pond water from British Columbia // Phycologia. V. 8 (1). P. 51–55.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2014. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway — URL: http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=ycc645e1942550b6c&sk=0&from=results.
- Kanda T. 1936. Of the gametophyte of some Japanese species of Laminariales. I // Sci. pap. of. Inst. of Alg. Res. Hokkaido. Imp. Univ. V. 1 (2). P. 221–260.
- Kanda T. 1938. On the gametophyte of some Japanese species of Laminariales. II // Ibid. V. 2 (1). P. 87–111.
- Kanda T. 1941a. On the gametophyte of some Japanese species of Laminariales. III // Ibid. V. 2 (2). P. 115–193.
- Kanda T. 1941b. On the gametophyte of some Japanese species of Laminariales. IV // Ibid. V. 2 (1). P. 293–308.
- Kanda T. 1944. On the gametophyte of some Japanese species of Laminariales. V // Ibid. V. 3 (1). P. 121–154.
- Klochkova N.G. 1998. An annotated bibliography of marine macroalgae on Northwest coast of the Bering Sea and the Southeast Kamchatka: the first revision of flora // Algae. V. 13. P. 375–418.
- Klochkova T.A., Kang S.-H., Cho G.Y., Pueschel C.M., West J.A., Kim G.H. 2006. Biology of a terrestrial green alga *Chlorococcum* sp. (Chlorococcales, Chlorophyta) collected from the Miruksazi stupa in Korea // Phycologia. V. 45 (3). P. 115–124.
- Nishibayashi T., Inoh S. 1956. Morphogenetical studies on Laminariales I. The development of zoosporangia and the formation of zoospores in *Laminaria angusta* Kjellmann // Biol. J. Okayama Univ. V. 2. P. 147–158.
- Ohmori T. 1967. Morphogenetical studies on Laminariales // Biol. J. Okayama Univ. V. 13. P. 23–84.
- Robinson G.G.C. 1968. Cytological investigations of the genus *Alaria* Greville, as it occurs on the west coast of North America. Ph.D. Thesis. Vancouver: University of British Columbia. 136 p.
- Widdowson T.B. 1971. A taxonomic revision of the genus *Alaria* Greville // Syesis 4. P. 11–49.
- Yendo K. 1919. A monograph of the genus *Alaria* // J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. V. 43 (1). P. 1–145.