

УДК 58.02:582.272.74

А.В. Климова, А.Н. Кашутин, Т.А. Клочкова

**РАЗВИТИЕ ПРОРОСТКОВ *FUCUS DISTICHUS* SUBSP. *EVANESCENS*
(PHAEOPHYCEAE, FUCALES) В ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ СОЛЕННОСТИ,
ТЕМПЕРАТУРЫ И ФОТОПЕРИОДА**

Изучено влияние солёности, низких температур и короткого дня на развитие проростков бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* в условиях лабораторных экспериментов. Наиболее активные рост и развитие проростков фукуса наблюдали при 10°C и 12-часовом световом периоде, их абсолютная скорость роста за весь период наблюдений составила 24,9 мкм/сут. Незначительное отставание в ростовых процессах отмечалось у проростков, выращиваемых при 8°C и в условиях короткого дня, скорость роста не превышала 19,5 мкм/сут. У эмбрионов в условиях низкой температуры среды (2°C) и короткого дня, несмотря на значительно медленный рост и задержку процессов дифференциации клеток, прирост длины был постоянным, средняя скорость роста составила 11,6 мкм/сут. Поскольку условия культивирования проростков были близкими к таковым в зимние месяцы, можно предположить, что у ювенильных растений *F. distichus* subsp. *evanescens* в умеренных широтах в холодное время года также происходит стабильный прирост длины. При этом их морфофункциональное развитие существенно замедленно. Проведенные эксперименты по выращиванию проростков *F. distichus* subsp. *evanescens* в изменяющихся условиях солёности показали, что их раннее развитие в пресной воде невозможно. Массовая гибель эмбрионов, развивающихся при температуре 10°C в условиях нулевой солёности, начинается на шестые сутки, полная гибель происходит на 15-е сутки. Проведенный эксперимент помогает объяснить некоторые наблюдаемые у побережья Камчатки особенности размножения и распределения фукуса.

Ключевые слова: абсолютная скорость роста, градиент температуры и солёности, фотопериод, ранние стадии развития, *Fucus distichus* subsp. *evanescens*, Камчатка.

A.V. Klimova, A.N. Kashutin, T.A. Kluchkova

**DEVELOPMENT OF GERMLINGS OF *FUCUS DISTICHUS* SUBSP. *EVANESCENS*
(PHAEOPHYCEAE, FUCALES) UNDER CHANGING CONDITIONS OF SALINITY,
TEMPERATURE AND PHOTOPERIOD**

The influence of salinity, low temperatures and short day on the development of germlings of *Fucus distichus* subsp. *evanescens* in conditions of laboratory experiments were studied. The most active growth and development of *Fucus* germlings was observed at 10°C and 12-hour light period; during the observation period, their absolute growth rate was 24,9 µm/day. A slight delay in growth was observed at 8°C and in a short-day condition, since the growth rate did not exceed 19,5 µm/day. In the embryos grown under conditions of low temperature (2°C) and short day, despite of significantly slower growth and delay of cell differentiation, the increase in length was constant and the average growth rate was 11,6 µm/day. Since our cultivation conditions were close to those in the winter months, we can assume that in temperate latitudes during cold season juvenile plants of *F. distichus* subsp. *evanescens* also have a steady increase in length. Moreover, their morphofunctional development is significantly slowed down. Experiments on the cultivation of seedlings of *F. distichus* subsp. *evanescens* under changing salinity conditions have shown that in the fresh water their early development was not possible. Mass death of the embryos developing at 10°C in conditions of zero salinity begins on the 6th day, complete death occurs on the 15th day. Our experiments would provide an explanation to some peculiarities of reproduction and distribution of *Fucus* in Kamchatka.

Key words: absolute growth rate, gradient of temperature and salinity, photoperiod, early developmental stages, *Fucus distichus* subsp. *evanescens*, Kamchatka.

DOI: 10.17217/2079-0333-2019-49-65-75

Введение

Бурая водоросль *Fucus distichus* Linnaeus широко распространена в водах Северного полушария [1–5]. Как правило, она является фонообразующим видом в литоральных сообществах Северного Ледовитого [6–9], Атлантического [3, 10] и Тихого океанов [11–13]. Широкое распро-

странение и доминирование в альгоценозах арктических и бореальных морей во многом связано со способностью этого вида адаптироваться к экстремальным условиям произрастания: в полярных и субполярных зонах к низкой температуре окружающей среды, дефициту света в условиях долгой полярной ночи [14] и значительному опреснению прибрежных вод [15]. Выживание фукуса в условиях нефтяного, металлического и любого другого загрязнения в условиях возрастающей антропогенной нагрузки обеспечивается его исключительной устойчивостью к разного рода поллютантам [16–18].

В дальневосточных морях России встречается только один из трех подвидов *F. distichus* – *F. distichus* subsp. *evanescens* [19–22]. Он характеризуется высокой скоростью роста и растянутым в течение всего года периодом размножения [16, 23, 24]. Так, наши недавние исследования меченых растений этого вида в Авачинском заливе (восточная Камчатка) показали, что максимальное значение скорости его роста может достигать 2,33 мм/сут [24]. При том, что фукус здесь размножается практически постоянно, период его наиболее массового размножения и оседания оплодотворенных клеток на грунт приходится на конец лета – начало осени. Менее активный процесс оседания зигот длится вплоть до наступления холодного периода. Проростки из осенней и позднеосенней генераций зигот приобретают размеры, видимые невооруженным взглядом, только к весне. Считается, что в холодное время года для многолетних бурых водорослей характерно снижение ростовых процессов и метаболической активности в целом [25], и они переходят в состояние «зимнего покоя» [26]. Однако специальные исследования, направленные на изучение развития ранних стадий жизненного цикла *F. distichus* subsp. *evanescens* в условиях низкой температуры и короткого светового дня, ранее не проводились.

В разных районах Мирового океана достаточно хорошо изучено развитие взрослых растений фукуса в разных условиях произрастания [27–30]. В работах разных авторов рассмотрено и влияние на его развитие высокого распреснения и показано, что общей тенденцией роста у всех представителей рода *Fucus*, населяющих водоемы с прогрессивно убывающей соленостью, является уменьшение размеров их талломов [31]. Для арктической популяции *F. distichus* установлено, что в мезогалинных условиях он может существовать только ограниченное время, не более трех недель [32], тогда как *F. vesiculosus* способен выдерживать опреснение до 2,5‰ [33]. Тем не менее соленость ниже критических величин (0,1–10‰) значительно уменьшает продолжительность жизни фукоидов [32].

У берегов Камчатки, в частности в Авачинском заливе, *F. distichus* subsp. *evanescens* нередко встречается в условиях значительного распреснения морских вод. Так, в летний период во время прилива вода, поступающая в Авачинскую губу из Тихого океана и распространяющаяся вдоль восточного побережья, заселенного фукусом, может иметь соленость 31–32‰, тогда как у западного берега, куда направлен сток крупных рек Авача и Паратунка, она может быть на порядок меньше. Пресные воды частично проникают и в расположенные в куту губы бухт Моховая и Сероглазка [34]. Соленость вод поверхностного слоя там летом периодически может снижаться до 4,9‰ [24]. Ее могут еще больше понижать обильные в летнее время атмосферные осадки. Это, безусловно, оказывает негативное воздействие на заросли фукуса и отражается на изменении возрастной структуры и плотности его поселений в местах постоянного воздействия пресных вод. Мы неоднократно наблюдали это в ходе изучения биологии развития *F. distichus* subsp. *evanescens* в Авачинской губе [35]. Вопрос о том, как влияют столь значительные перепады солености на раннее развитие проростков этого вида до наших исследований оставался неизученным.

Известно, что ранние стадии развития многолетних бурых водорослей являются уязвимыми к воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды [31]. В то же время повсеместное массовое распространение *F. distichus* subsp. *evanescens* в дальневосточных морях демонстрирует наличие у него широкого диапазона адаптивных стратегий на всех стадиях жизненного цикла. С учетом того, что наиболее важными факторами, определяющими распределение морских бурых водорослей в шельфовой зоне, является продолжительность дня, температура и соленость воды, нами были проведены лабораторные эксперименты по их воздействию на развитие проростков фукуса в лабораторных культурах.

Материалы и методы

Объектом исследования являлись проростки *F. distichus* subsp. *evanescens* от стадии двухклеточных эмбрионов до ювенильных растений размером 2 мм. Исходным материалом для вы-

сева 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 (Авачинская губа, юго-восточная Камчатка). Для получения зигот фукуса в лабораторных условиях использовали метод, описанный нами ранее [36]. В его основе лежит кратковременное неблагоприятное воздействие на зрелую фертильную ткань водорослей, что приводит к синхронному выходу из гаметангиев яйцеклеток и сперматозоидов [37, 38]. Оплодотворенные яйцеклетки содержали в чашках Петри. Их размеры составляли 68,5–86,5 мкм. Полученные таким методом монокультуры фукуса использовали для дальнейших экспериментов. Отсчет времени культивирования его проростков вели с момента размещения зигот в чашки Петри.

Среды для культивирования готовили на основе морской воды соленостью 28–32‰, отобранной в месте сбора маточных слоевищ *F. distichus*. Морскую воду перед использованием стерилизовали и обогащали необходимыми витаминами, микро- и макроэлементами, согласно протоколу для приготовления IMR-среды [39]. Заданные значения солености 10 и 20‰ получали путем разбавления морской воды дистиллированной, конечное содержание соли в средах измеряли с помощью ручного оптического рефрактометра Master-S/Mill M (Atago, Japan). В экспериментах по выращиванию фукуса в среде с разной соленостью использовали также дистиллированную воду, обогащенную указанными выше компонентами. Питательные среды меняли каждые 3–5 дней.

В зависимости от цели эксперимента культуры фукуса содержали в трех независимых 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. Условия культивирования проростков фукуса приведены в таблице. Каждую серию экспериментов проводили в трех независимых повторностях. Для серий № 1–3 продолжительность культивирования составила 72 сут, в качестве контрольной группы использовали серию № 1. Выращивание проростков фукуса в среде с разной соленостью (серии № 4–7) продолжалось 21 сут, за контрольную группу применяли серию № 7.

Условия культивирования проростков *Fucus distichus* subsp. *evanescens*

Cultivation conditions of *Fucus distichus* subsp. *evanescens* germlings

Серия № Series №	Соленость, ‰ Salinity, ‰	Температура, °C Temperature, °C	Фотопериод, ч Photoperiod, hr	Длительность эксперимента, сут Duration of experiment, days
1	28	10	12 : 12	72
2		8	8 : 16	
3		2		
4	0	10	12 : 12	21
5	10			
6	20			
7	32			

Наблюдения за развитием эмбрионов и проростков *F. distichus* subsp. *evanescens* проводили с помощью стереомикроскопа Olympus SZX10 с цветной фотокамерой DP27 (Olympus, Japan). Определение их линейных размеров выполняли в программе CellSens Entry (Olympus, Japan). За общую длину проростков принимали сумму значений длины ризоидальной и талломической частей, длина гиалиновых волосков не учитывалась. Измерения проводили через каждые 3–5 сут. Объем выборки в каждой культивируемой группе составлял не менее 30 проростков. Полученные значения длины усредняли и высчитывали стандартное отклонение. Абсолютную скорость роста (AGR, мкм/сут) рассчитывали по стандартной формуле [40]:

$$AGR = \frac{(L_{\text{общ}})_2 - (L_{\text{общ}})_1}{t_2 - t_1},$$

где $(L_{\text{общ}})_1$ – начальная и $(L_{\text{общ}})_2$ – конечная длина проростка; $(t_2 - t_1)$ – период времени между двумя последовательными измерениями, выраженный в сутках. Статистическую обработку и построение графиков выполняли в Microsoft Office Excel 2013.

Одновременно с измерениями линейных размеров проростков фукуса отмечали стадии их морфогенеза. Всего их 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). Детальное описание и иллюстрации ранних стадий развития камчатской популяции *F. distichus* subsp. *evanescens* приведены в нашей работе [36].

Результаты и обсуждение

Рост и развитие проростков F. distichus subsp. evanescens в условиях низких температур и короткого дня (серии экспериментов № 1–3)

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

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 : 12 ч темноты (рис. 1, а).

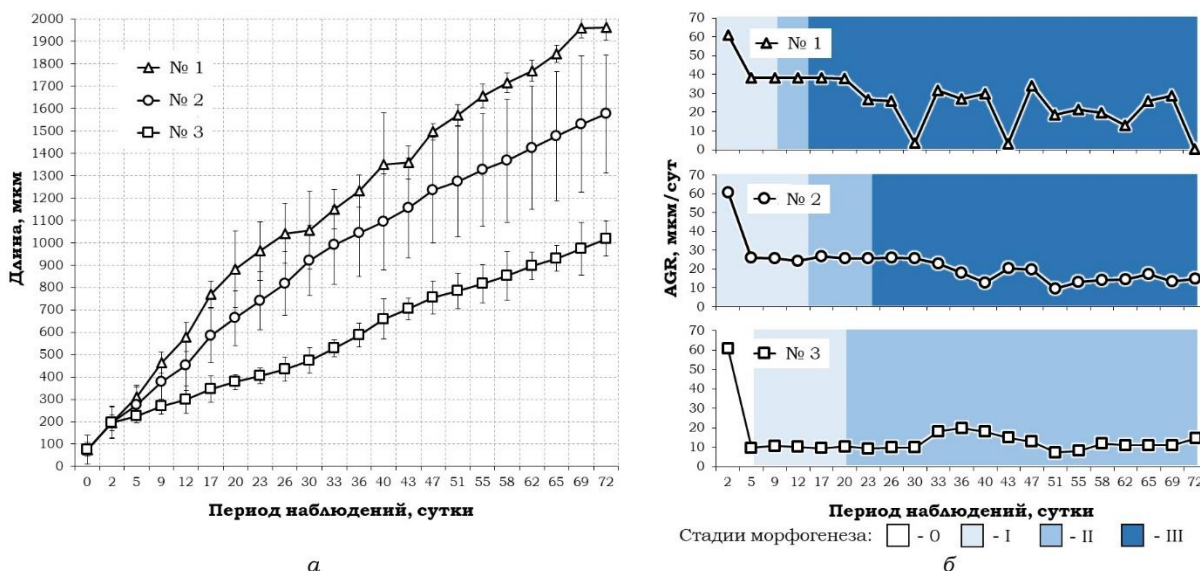


Рис. 1. Развитие проростков *Fucus distichus* subsp. *evanescens* в лабораторных условиях при разной температуре и продолжительности дня и ночи: а – динамика изменения длины, б – абсолютная скорость роста (AGR). Условия культивирования и № серий соответствуют таковым в таблице: № 1 – 10°C и 12 : 12 (контрольная группа); № 2 – 8°C и 8 : 16; № 3 – 2°C и 8 : 16. Стадии морфогенеза 0–III описаны в разделе «Материалы и методы». Графики построены с использованием усредненных данных экспериментов, проведенных в 3-кратной повторности. Планки погрешности соответствуют величине стандартного отклонения

Fig. 1. Development of germlings of *Fucus distichus* subsp. *evanescens* at different temperatures and duration of day and night in laboratory conditions: а – dynamics of length changes, б – absolute growth rate (AGR). Cultivation conditions and number (№) of series correspond to those in the table: № 1 – 10°C and 12:12 (control group); № 2 – 8°C and 8:16 hr; № 3 – 2°C and 8:16 hr. Morphogenesis stages 0–III are described in «Materials and Methods» section. The graphs were plotted using averages from experiments conducted in triplicate. Error bars correspond to the standard deviation value

Как видно из рис. 1, за 72 дня эксперимента общая длина проростков достигла в среднем 1961,5 мкм при скорости роста 24,9 мкм/сут. В то же 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. 1, б). 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, 11-е сутки в серии № 2 и 19-е – в серии № 3. К концу эксперимента проростки в сериях № 1 и № 2 имели

по 2–10 гиалиновых волоска, в серии № 3 они так и не сформировались (рис. 1, б), 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 отмечалось у проростков из серии № 2. Однако, несмотря на значительно 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* subsp. *evanescens* в умеренных широтах с декабря по февраль также происходит стабильный прирост длины. При этом их морфофункциональное развитие существенно замедленно. Так, в наших экспериментах проростки фукуса на протяжении более двух месяцев оставались на стадии II. Для дальнейшего развития и перехода к стадии III, то есть 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 [24].

Рост и развитие проростков F. distichus subsp. evanescens в условиях переменной солености (серии экспериментов № 4–7)

Исследования воздействия солености на развитие проростков *F. distichus* subsp. *evanescens* проводили в течение трех недель. В экспериментах культуральные среды имели значения солености 0‰ для серии № 4; 10‰ – серии № 5; 20‰ – серии № 6 и 32‰ для серии № 7. Проростки, развивающиеся в последней серии, представляли собой контрольную группу (см. табл.). Результаты исследований приведены на рис. 2.

Проростки фукуса во всех указанных выше сериях развивались также из зигот. В течение первых двух суток значительных различий в развитии проростков, содержащихся в среде с соленостью 10‰ и выше, не обнаружено (рис. 2). К этому моменту все они были прикреплены ко дну чашек Петри и достигали 169,6 мкм длины в среднем в серии № 5. Максимальная длина проростков, 187,3 мкм, была отмечена в среде с соленостью 32‰ (серия № 7) (рис. 2, а). Скорость их роста составила 54,9 мкм/сут. Проростки, развивавшиеся в пресной воде, к концу вторых суток к субстрату не прикрепилась. 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. 2, б). Скорость их роста составляла в среднем 55,9 мкм/сут (для серии № 6) и 60,2 мкм/сут (для серии № 7). У представителей последней группы в апикальной части талломов начали формироваться гиалиновые волоски. Скорость роста проростков, развивающихся в среде с соленостью 10‰, равнялась 43,8 мкм/сут.

У проростков фукуса, содержащихся в пресной воде (серия № 4), было выявлено заметное отставание 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 сериях № 5–7 практически не различались. Их длина не превышала 500 мкм (рис. 2, а). Скорость роста проростков в сериях № 6 и № 7 снизилась практически вдвое, тогда как у проростков в серии № 5 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. Их длина в общий учет линейных размеров не входила. В культурах с соленостью 10‰ (серия № 5) волоски стали формироваться только к концу шестых суток.

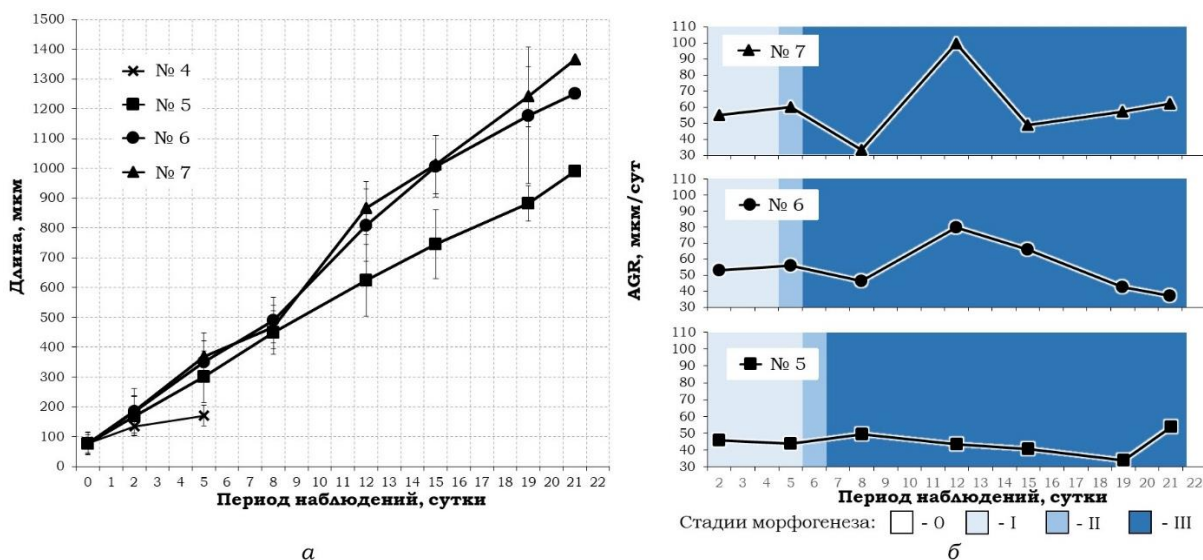


Рис. 2. Развитие проростков *Fucus distichus subsp. evanescens* в условиях разной солености среды: а – динамика изменения длины, б – абсолютная скорость роста (AGR). Условия культивирования и № серий соответствуют таковым в таблице: № 4 – 0‰, № 5 – 10‰, № 6 – 20‰ и № 7 – 32‰ (контрольная группа). Стадии морфогенеза 0–III описаны в разделе «Материалы и методы». Графики построены с использованием усредненных данных, полученных в 3-кратной повторности. Планки погрешности соответствуют величине стандартного отклонения

Fig. 2. Development of germlings of *Fucus distichus subsp. evanescens* at different salinities in laboratory conditions: а – dynamics of length changes, б – absolute growth rate (AGR). Cultivation conditions and number (№) of series correspond to those in the table: № 4 – 0‰, № 5 – 10‰, № 6 – 20‰ and № 7 – 32‰ (control group). Morphogenesis stages 0–III are described in «Materials and Methods» section. The graphs were plotted using averages from experiments conducted in triplicate. Error bars correspond to the standard deviation value

У фукусов, содержащихся в пресной воде (серия № 4), на 8-е сутки стали отчетливо наблюдаться признаки разрушения клеток. В течение этого периода ни один проросток не закрепился ко дну чашек Петри. Количество эмбриональных растений без признаков дегградации кутикулы и содержимого клеток к концу восьмью 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 сут культивирования линейные размеры и скорость роста фукусов в сериях № 6 и № 7 существенно не отличались. Их общие линейные размеры варьировали от 809,5 до 866,6 мкм (рис. 2, а). В то же время значения AGR у проростков из серии № 5 были в два раза меньше, чем в серии № 7. При этом у проростков, содержащихся в условиях нормальной морской солености (32‰), длина гиалиновых волосков превысила общую длину растений. На 12-е 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 этой серии 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 № 5), 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 № 6 и № 7), в солоноватой среде – 990 мкм (серия № 5). Абсолютная скорость их роста за весь период наблюдений составила в среднем 55,9; 61,3 и 43,4 мкм/сут соответственно.

Таким образом, наши эксперименты показали, что раннее развитие *Fucus distichus subsp. evanescens* 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-е 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 в морфофизиологическом состоянии не обнаружены. Однако скорость их роста уменьшается почти в три раза по сравнению с таковой у растений, культивированных в воде с нормальной морской соленостью.

Заключение

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. Полученные нами данные могут быть использованы при прогнозировании изменения запасов *Fucus distichus* subsp. *evanescens* в прикамчатских водах.

Литература

1. *Зинова А.Д.* Определитель бурых водорослей Северных морей СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – 224 с.
2. *Петров Ю.Е.* Обзорный ключ порядков Laminariales и Fucales морей СССР // *Новости систематики низших растений.* – 1974. – Т. 11. – С. 153–169.
3. *Mathieson A.C., Dawes C.J.* Seaweeds of the Northwest Atlantic. – Amherst & Boston: University of Massachusetts Press, 2017. – 798 p.
4. *Mondragon J., Mondragon J.* Seaweeds of the Pacific Coast. Common marine algae from Alaska to Baja California. – Monterey, California: Sea Challengers, 2003. – 97 p.
5. *Guiry M.D., Guiry G.M.* AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway [Electronic resource]. – URL: <http://www.algaebase.org> (Accessed on: 24.06.2019).
6. *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.
7. Species composition, zonation, and biomass of marine benthic macroalgae in Kongsfjorden, Svalbard / *H. Hop, C. Wiencke, B. Vogelev, N.A. Kovaltchouk* // *Botanica Marina.* – 2002. – Vol. 55, iss. 4. – P. 399–414.
8. *Garbary D.J., Tarakhovskaya E.R.* Marine macroalgae and associated flowering plants from the Keret Archipelago, White Sea, Russia // *Algae.* – 2013. – Vol. 28, iss. 3. – P. 267–280.
9. *Малавенда С.В.* Флора водорослей макрофитов Кольского залива (Баренцево море) // *Вестник МГТУ* – 2018. – Т. 21, № 2. – P. 245–252.
10. *Seaweeds of Britain and Ireland / F.St.P.D. Bunker, J.A. Brodie, C.A. Maggs, A.R. Bunker.* – Plymouth: Wild Nature Press, 2017. – 312 p.
11. *Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э.* Атлас водорослей макрофитов прикамчатских вод. Т. 2. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009. – 302 с.
12. *Lindeberg M.R., Lindstrom S.C.* Field guide to the seaweeds of Alaska. – Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program, 2010. – 188 p.
13. *Miller K.A.* Seaweeds of California. Updates of California Seaweed Species List. – Berkeley: University of California Jepson Herbarium, 2012. – 59 p.
14. *Воскобойников Г.М.* Механизмы адаптации, регуляции роста и перспективы использования макрофитов Баренцева моря: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Мурманск, 2006. – 45 с.
15. *Малавенда С.В.* Устойчивость фукоидов Баренцева моря к переменной солености // *Ботанический журнал.* – 2011. – Т. 96, № 3. – С. 342–349.
16. *Клочкова Н.Г., Березовская В.А.* Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 208 с.
17. Воздействие антропогенного загрязнения на состояние макрофитобентоса в бухте Раковая (Авачинская губа, юго-восточная Камчатка) / *Н.Г. Клочкова, А.В. Климова, С.О. Очеретяна, А.Э. Кусиди, Е.В. Касперович* // *Вестник КамчатГТУ.* – 2016. – № 35. – С. 53–64.

18. Воскобойников Г.М., Степаньян О.В. Морфофункциональные изменения макроводорослей и прогноз развития прибрежных фитоценозов мурманского побережья под влиянием нефтяного загрязнения // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России: коллективная монография. – Владивосток: Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, 2007. – С. 392–417.
19. Петров Ю.Е. *Fucus distichus* L. emend. Powell и *Fucus evanescens* C. Ag. // Новости систематики низших растений. – 1965. – Т. 2. – С. 64–70.
20. Serrão E.A., Alice L.A., Brawley S.H. Evolution of the Fucaceae (Phaeophyceae) inferred from nrDNA-ITS // J. Phycol. – 1999. – Vol. 35. – P. 382–394.
21. A mtDNA-based phylogeny of the brown algal genus *Fucus* (Heterokontophyta; Phaeophyta) / J.A. Coyer, G. Hoarau, M.-P. Oudot-Le Secq et al. // Mol. Phylogenet. Evol. – 2006. – Vol. 39, iss. 1. – P. 209–222.
22. Checklist of Marine Algae of Japan (Revised in 2015) / T. Yoshida, M. Suzuki, K. Yoshinaga // The Japanese Journal of Phycology. – 2015. – Vol. 63, iss. 3. – P. 129–189.
23. Чмыхалова В.Б. Особенности развития фукуса в прикамчатских водах. – Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатГТУ, 2010. – 105 с.
24. Каушутин А.Н., Климова А.В., Ключкова Н.Г. Сезонная динамика роста *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (C. Agardh) H.T. Powell, 1957 (Phaeophyceae: Fucales) в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) // Биология моря. – 2019. – Т. 45, № 4. – С. 231–239.
25. Шошина Е.В., Макаревич П.П. Морская ботаника. – Мурманск: Изд-во МГТУ, 2016. – 176 с.
26. Кусиди А.Э., Ключкова Н.Г. Стратегия возрастного и сезонного развития *Saccharina dentigera* (Phaeophyta, Laminariales) у восточной Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-запад. части Тихого океана. – 2009. – № 14. – С. 14–19.
27. Ang P.O. Jr. Age- and size-dependent growth and mortality in a population of *Fucus distichus* // Mar. Ecol.: Prog. Ser. – 1991. – Vol. 78. – P. 173–187.
28. Keser M., Larson B.R. Colonization and growth dynamics of three species of *Fucus* // Mar. Ecol.: Prog. Ser. – 1984. – Vol. 15. – P. 125–134.
29. Seasonal growth and reproduction of estuarine fucoid algae in New England / A.C. Mathieson, J.W. Shipman, J.R. O'Shea, R.C. Hasevlat // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1976. – Vol. 25. – P. 273–284.
30. Sideman E.J., Mathieson A.C. The growth, reproductive phenology, and longevity of non-tide-pool *Fucus distichus* (L.) Powell in New England // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1983. – Vol. 68. – P. 111–127.
31. Камнев А.Н. Структура и функции бурых водорослей. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 200 с.
32. Малавенда С.В. Влияние солености на фукусовые водоросли Баренцева моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Мурманск, 2007. – 27 с.
33. Адаптация и регуляция роста у макрофитов Баренцева моря / Г.М. Воскобойников, М.В. Макаров, С.В. Малавенда, И.В. Рыжик // Вестник Кольского научного центра РАН. – 2015. – № 2(21). – С. 40–48.
34. Исторический обзор исследований и основные результаты комплексного экологического мониторинга Авачинской губы в 2013 г. / Е.В. Лепская, О.Б. Тепнин, В.В. Коломейцев, Е.А. Устименко, Н.В. Сергеенко, Д.С. Виноградова, В.Д. Свириденко, М.А. Походина, В.А. Щеголькова, В.В. Максименков, А.А. Полякова, Р.С. Галямов, С.Л. Горин, М.В. Коваль // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2014. – Вып. 34. – С. 5–21.
35. Каушутин А.Н., Климова А.В., Ключкова 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.
36. Климова А.В., Каушутин А.Н. Раннее развитие камчатских представителей *Fucus evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в условиях лабораторного культивирования // Вестник КамчатГТУ. – 2016. – № 37. – С. 50–56.
37. 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.
38. Motomura T. Electron and immunofluorescence microscopy on the fertilization of *Fucus distichus* (Fucales, Phaeophyceae) // Protoplasma. – 1994. – Vol. 178. – P. 97–110.

39. Biology of a terrestrial green alga *Chlorococcum* sp. (Chlorococcales, Chlorophyta) collected from the Miruksazi stupa in Korea / T.A. Klochkova, S.-H. Kang, G.Y. Cho, C.M. Pueschel, J.A. West, G.H. Kim // *Phycologia*. – 2006. – Vol. 45. – P. 115–124.

40. Hunt R. Absolute growth rates [Electronic resource] // *Basic Growth Analysis*. – Dordrecht: Springer, 1990. – P. 17–24. – URL: https://doi.org/10.1007/978-94-010-9117-6_2.

References

1. Zinova A.D. *Opredelitel burykh vodoroslej severnykh morej SSSR* (Manual for identification of the brown algae of the northern seas of the USSR). – Moscow & Leningrad: Akad. Nauk SSSR, 1953 – 224 p.

2. Petrov Y.E. *Clavis synoptica Laminarialium et Fucalium e maribus URSS* (Synoptical Key to the Laminariales and Fucales of the Seas of the USSR) // *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii* (Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium). – 1974. – Vol. 11. – P. 153–169.

3. Mathieson A.C., Dawes C.J. *Seaweeds of the Northwest Atlantic*. – Amherst & Boston: University of Massachusetts Press, 2017. – 798 p.

4. Mondragon J., Mondragon J. *Seaweeds of the Pacific Coast. Common marine algae from Alaska to Baja California*. – Monterey, California: Sea Challengers, 2003. – 97 p.

5. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway [Electronic resource]. – URL: <http://www.algaebase.org> (Accessed on: 24.06.2019).

6. 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.

7. Species composition, zonation, and biomass of marine benthic macroalgae in Kongsfjorden, Svalbard / H. Hop, C. Wiencke, B.Vogele, N.A. Kovaltchouk // *Botanica Marina*. – 2002. – Vol. 55, iss. 4. – P. 399–414.

8. Garbary D.J. Tarakhovskaya E.R. Marine macroalgae and associated flowering plants from the Keret Archipelago, White Sea, Russia // *Algae*. – 2013. – Vol. 28, iss. 3. – P. 267–280.

9. Malavenda S.V. Flora vodorosley makrofitov Kol'skogo zaliva (Barentsevo more) (Flora of macrophyte algae Kola Bay (the Barents Sea)) // *Bulletin of Murmansk State Technical University*. – 2018. – Vol. 21, iss. 2. – P. 245–252.

10. *Seaweeds of Britain and Ireland* / F.StP.D. Bunker, J.A. Brodie, C.A. Maggs, A.R. Bunker – Plymouth: Wild Nature Press, 2017. – 312 p.

11. Klochkova N.G., Koroleva T.N., Kusidi A.E. *Atlas vodoroslei-makrofitov Kamchatki i prikamchatskikh vod* (Atlas of macrophytic algae of Kamchatka and surrounding areas). – Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2009a. – Vol. 1. – 216 p. (Green and brown algae)

12. Lindeberg M.R., Lindstrom S.C. *Field guide to the seaweeds of Alaska*. – Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program, 2010. – 188 p.

13. Miller K.A. *Seaweeds of California. Updates of California Seaweed Species List*. – Berkeley: University of California Jepson Herbarium, 2012. – 59 p.

14. Voskoboinikov G.M. Mechanisms of adaptation, growth regulation and prospects for the use of macrophytes of the Barents Sea: Thesis of Doctor of Biological Sciences degree. – Murmansk, 2006. – 45 p.

15. Malavenda S.V. The tolerance of the Barents Sea fucoids for varying salinity // *Botanicheskii Zhurnal*. – 2011. – Vol. 96, iss. 3. – P. 342–349.

16. Klochkova N.G., Berezovskaya V.A. Makrofitobentos Avachinskoy guby i ego antropogennaya destrukciya (Macrophytobenthos of the Avacha bay and its anthropogenic destruction). – Vladivostok: Dalnauka, 2001. – 208 p.

17. Influence of the antropogenous pollution on Rakovaya bay benthic communities (Avacha bay, south-eastern Kamchatka) / N.G. Klochkova, A.V. Klimova, S.O. Ocheretyana, A.E. Kusidi, E.V. Kasperovich // *Bulletin of Kamchatka State Technical University*. – 2016. – Vol. 35. – P. 53–64.

18. Voskoboinikov G.M., Stepanyan O.V. Morphofunctional changes in macroalgae and the forecast for the development of coastal phytocenoses of the Murmansk coast under the influence of oil pollution // *Dynamics of marine ecosystems and modern problems of preserving biological potential of the Russian seas*. – Vladivostok: Dalnauka, 2007. – P. 392–417.

19. Petrov J.E. *Fucus distichus* L. emend. Powell et *Fucus evanescens* C. Ag. // *Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*. – 1965. – Vol. 2. – P. 64–70.

20. *Serrão E.A., Alice L.A., Brawley S.H.* Evolution of the Fucaceae (Phaeophyceae) inferred from nrDNA-ITS // *J. Phycol.* – 1999. – Vol. 35. – P. 382–394.
21. A mtDNA-based phylogeny of the brown algal genus *Fucus* (Heterokontophyta; Phaeophyta) / *J.A. Coyer, G. Hoarau, M.-P. Oudot-Le Secq et al.* // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2006. – Vol. 39, iss. 1. – P. 209–222.
22. Checklist of Marine Algae of Japan (Revised in 2015) / *T. Yoshida, M. Suzuki, K. Yoshinaga* // *The Japanese Journal of Phycology.* – 2015. – Vol. 63, iss. 3. – P. 129–189.
23. *Chmykhalova V.B.* Osobennosti razvitiya fukusa v prikamchatskikh vodakh (Peculiarities of the Development of *Fucus* in the Kamchatka Waters). – Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2010. – 105 p.
24. *Kashutina 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.
25. *Shoshina E.V., Makarevich P.R.* Morskaya botanika (Marine botany). – Murmansk: Izd-vo MGTU, 2016. – 176 p.
26. *Kusidi A.E., Klochkova N.G.* Growth and seasonal development strategy of *Saccharina dentigera* (Phaeophyta, Laminariales) on east Kamchatka // *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean.* – 2009. – Vol. 14. – P. 14–19.
27. *Ang P.O. Jr.* Age- and size-dependent growth and mortality in a population of *Fucus distichus* // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* – 1991. – Vol. 78. – P. 173–187.
28. *Keser M., Larson B.R.* Colonization and growth dynamics of three species of *Fucus* // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* – 1984. – Vol. 15. – P. 125–134.
29. Seasonal growth and reproduction of estuarine furoid algae in New England / *A.C. Mathieson, J.W. Shipman, J.R. O'Shea, R.C. Hasevlat* // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1976. – Vol. 25. – P. 273–284.
30. *Sideman E.J., Mathieson A.C.* The growth, reproductive phenology, and longevity of non-tide-pool *Fucus distichus* (L.) Powell in New England // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1983. – Vol. 68. – P. 111–127.
31. *Kamnev A.N.* Struktura i funkcii buryh vodoroslej (Structure and functions of brown algae). – M.: Izd-vo MSU, 1989. – 200 p.
32. *Malavenda S.V.* The effect of salinity on fucus algae of the Barents Sea. – Thesis of Candidate of Biological Sciences degree. – Murmansk, 2007. – 27 p.
33. Adaptation and regulation of growth of macrophytes in the Barents sea / *G.M. Voskoboinikov, M.V. Makarov, S.V. Malavenda, I.V. Ryzhik* // *Bulletin of Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences.* – 2015. – № 2(21). – C. 40–48.
34. Historical review of studies of Avachinskaya bay and principle results of complex ecological monitoring 2013 / *E.V. Lepskaya, O.B. Tepnin, V.V. Kolomeitsev, E.A. Ustimenko, N.V. Sergeenko, D.S. Vinogradova, V.D. Sviridenko, M.A. Pokhodina, V.A. Schegolkova, V.V. Maksimenkov, A.A. Polyakova, R.S. Galyamov, S.L. Gorin, M.V. Koval* // *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean.* – 2014. – Vol. 34. – P. 5–21.
35. *Kashutin A.N., Klimova A.V., Klochkova T.A.* Impact of sea ice cover on interannual changes of the littoral vegetation of the brown alga *Fucus distichus* subsp. *evanescens* in the Avacha bay (southeastern Kamchatka) // *Bulletin of Kamchatka State Technical University.* – 2018. – № 44. – C. 88–99.
36. *Klimova A.V., Kashutin A.N.* Early development of the brown alga *Fucus evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) from southeast Kamchatka under laboratory-controlled conditions // *Bulletin of Kamchatka State Technical University.* – 2016. – Vol. 37. – P. 50–56.
37. *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.
38. *Motomura T.* Electron and immunofluorescence microscopy on the fertilization of *Fucus distichus* (Fucales, Phaeophyceae) // *Protoplasma.* – 1994. – Vol. 178. – P. 97–110.
39. Biology of a terrestrial green alga *Chlorococcum* sp. (Chlorococcales, Chlorophyta) collected from the Miruksazi stupa in Korea / *T.A. Klochkova, S.-H. Kang, G.Y. Cho, C.M. Pueschel, J.A. West, G.H. Kim* // *Phycologia.* – 2006. – Vol. 45. – P. 115–124.
40. *Hunt R.* Absolute growth rates [Electronic resource] // *Basic Growth Analysis.* – Dordrecht: Springer, 1990. – P. 17–24. – URL: https://doi.org/10.1007/978-94-010-9117-6_2.

Информация об авторах
Information about the authors

Климова Анна Валерьевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; кандидат биологических наук; старший научный сотрудник отдела науки и инноваций; annaklimovae@mail.ru

Klimova Anna Valerevna – Kamchatka State Technical University; Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, 683003; Candidate of Biological Sciences; Senior Researcher of Science and Innovation Department; annaklimovae@mail.ru

Кашутин Александр Николаевич – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский, аспирант; Kashutin-an@yandex.ru

Kashutin Aleksandr Nikolaevich – Kamchatka State Technical University; Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, 683003; Postgraduate; Kashutin-an@yandex.ru

Клочкова Татьяна Андреевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; доктор биологических наук, проректор по научной работе и международной деятельности, профессор кафедры экологии и природопользования; tatyana_algae@mail.ru

Klochkova Tatyana Andreevna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Doctor of Biological Sciences; Vice-rector for Scientific work and international communications, Professor of Ecology and Nature Management Chair; tatyana_algae@mail.ru