

МОРФОГЕНЕЗ БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ *LAMINARIA BONGARDIANA* И ЕГО ИЗМЕНЕНИЕ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ФАКТОРОВ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Н.Г. Клочкова, Л.Н. Саушкина (КамчатГТУ)

Приводятся результаты изучения морфогенеза бурой водоросли *Laminaria bongardiana* в Авачинской губе. Рассмотрены особенности его изменения под воздействием факторов внешней среды. Показано, что в загрязненной среде наблюдаются значительные изменения длины, ширины растения и числа лопастей на слоевище.

The work represents the results of studying of the morphogenesis of brown alga *Laminaria Bongardiana* in the Avacha Bay. The transformation of brown alga takes place under the influence of environmental factors. A considerable length and width change as well as the change of the number of lobes on the lamina is observed in the polluted water.

Бурая водоросль *Laminaria bongardiana* Post. et. Rupr. относится к числу наиболее ценных и перспективных в промысловом отношении представителей порядка *Laminariales*. В морских донных сообществах северной Пацифики ей принадлежит особая продукционная, ценотическая и средообразующая роль. У побережья Камчатки этот вид также относится к числу самых распространенных видов макрофитобентоса и участвует в формировании ламинариевого келпа, опоясывающего почти все восточное побережье полуострова и большую часть западного [1, 2]. Являясь важным объектом промысла и одним из основных структурных и продукционных элементов прибрежных экосистем камчатского шельфа, ламинария Бонгарда в последние годы привлекает все большее внимание гидробиологов и становится объектом самостоятельного исследования [3–10].

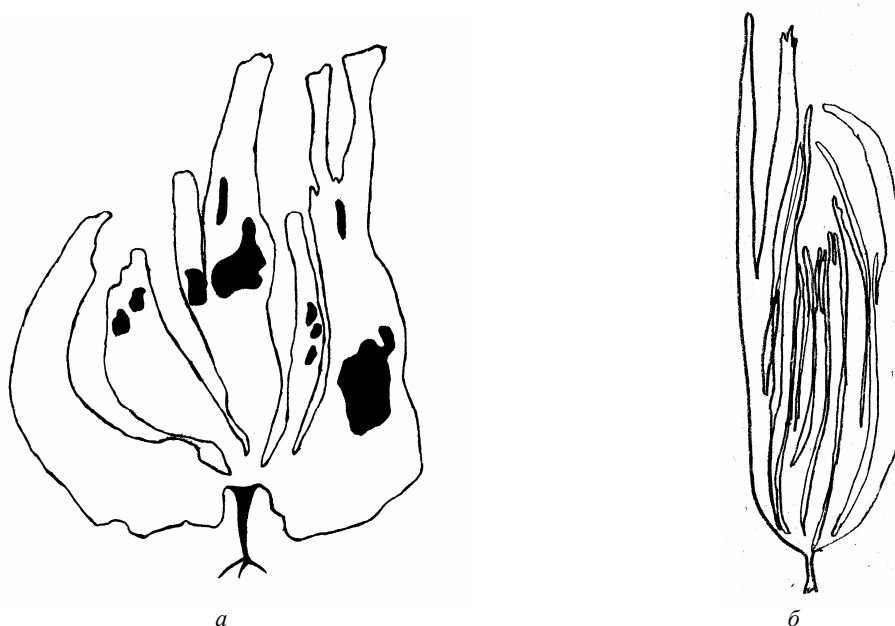


Рис. 1. Внешний вид зрелых слоевищ *Laminaria bongardiana*:

а – фертильное слоевище с сорусами спорангиев (темные пятна); б – стерильное слоевище

Рациональное использование любого биологического вида может быть основано не только на данных изучения его запасов, их динамики, распределения, но должно также учитывать сведения о биологии его развития. Часто именно они дают основу разработки рекомендаций к сохранению ресурсов вида и их эффективному использованию. В настоящее время среди ламинариевых водорослей на российском Дальнем Востоке наиболее хорошо изучена биология ламинарии японской. Для нее описаны особенности возрастного, сезонного развития и связанная с ними морфологическая изменчивость, а также многие другие вопросы промысловой биологии [11–14]. Однако *L. japonica* значительно отличается от *L. bongardiana* ареалом, сроком жизни спорофитной генерации и морфологией. Первая обитает на юге Дальнего Востока, имеет цельнолистное слоевище, вторая – на севере, и слоевище у нее глубоко рассечено на ремневидные лопасти (рис. 1). Ламинария японская живет два года, ламинария Бонгарда – три, и только в неблагоприятных

условиях среды, например при загрязнении, срок ее вегетации может сокращаться до двух лет. В силу указанных различий морфогенез этих видов протекает по-разному. В целом следует отметить, что среди видов рода ламинария несравненно лучше изучены представители, имеющие цельные пластины. Морфогенез и развитие видов с дигитатными (рассеченными) пластинами, к которым относится ламинария Бонгарда, изучены хуже, несмотря на большую практическую необходимость в таких сведениях.

Среди большого количества дигитатных видов *L. bongardiana* характеризуется, пожалуй, наибольшей морфологической изменчивостью. Это послужило причиной того, что многие авторы относили разные морфологические формы вида к другим видам: например *L. agardhii* [15], *L. nigripes* [11], *L. ruprechtii* [16], или даже к другим родам: *Hedophyllum* [11, 17], *Streptophyllum* [18]. Изучение формообразования у ламинариевых показывает, что на эти процессы огромное определяющее влияние оказывают условия обитания [19]. Среди экологических факторов большую роль играют освещенность [20], соленость и температура [21, 22]. Многие авторы особенности развития представителей этой группы связывают с сезонными изменениями содержания в воде биогенных элементов [23]. Не менее важное значение на рост и формирование облика слоевища оказывает динамика прибрежных вод.

Волны и течения, как известно, могут создавать ламинарные и турбулентные потоки воды, которые являются мощным экологическим регулятором внешнего обмена веществ у водорослей и по-разному влияют на характер поглощения ими биогенов [24–27]. Активное движение воды, как правило, способствует увеличению размеров слоевищ, их эластичности и изменению формы [28–30]. При изучении в Приморье ламинарии японской, например, было замечено, что ее морфология сильно меняется в зависимости от места обитания. В местах, где наблюдается сильное движение воды, пластина заметно уменьшается в ширину, теряет волнистость краев, утолщение срединной полосы и ограничивающие ее бороздки [31]. Изучение *Cystoseira barbata* в Черном море показало, что высокая подвижность воды может регулировать изменение основных морфологических параметров этого и других макрофитов [32].

Сочетанное воздействие на морфогенез камчатской бурой водоросли *L. bongardiana* сезонных изменений температуры, движения воды и концентрации биогенных веществ до сих пор практически не изучалось. Это определило цель настоящего исследования: провести сравнительное изучение сезонного изменения морфологии разновозрастных представителей изучаемого вида в районах, характеризующихся разными условиями обитания. Исследования, направленные на достижение цели, были проведены в Авачинской губе в 2002 г. Для сбора проб были выбраны бухты Сероглазка и Малая Лагерная, различающиеся между собой уровнем антропогенного загрязнения и гидродинамическими условиями.

Загрязнение Авачинской губы в настоящее время хорошо изучено как с точки зрения сезонной, так и межгодовой динамики и описано в работах В.А. Березовской [33], Н.Г. Ключковой и В.А. Березовской [34], других авторов. Известно, что большая часть внутреннего побережья губы характеризуется комплексным загрязнением и что основными загрязнителями прибрежных вод являются нефтепродукты, фенолы, детергенты и тяжелые металлы. Из двух выбранных для сбора материала бухт – Малая Лагерная и Сероглазка – наиболее загрязненной является вторая, поскольку на ее побережье расположены нефтяной терминал, причальные сооружения и производственные предприятия колхоза им. В.И. Ленина. Побережье б. Малая Лагерная не заселено

и испытывает остаточный пул антропогенного загрязнения.

В зависимости от изрезанности береговой линии, приглубости берега и района побережья гидродинамический режим в Авачинской губе очень разный. Бухта Малая Лагерная расположена на границе горла Авачинской губы и ее широкой внутренней части. Горло губы достаточно узкое и мелководное. Отливы и приливы здесь имеют неправильный полусуточный характер и достигают 1,8 м высоты. В силу этих морфологических особенностей рельефа скорость движения воды по горлу губы в активные фазы приливов и отливов очень высокая. Несмотря на то что в горле наблюдается и достаточно активное волновое перемешивание вод, доминирующей формой их движения является ламинарный ток.

Бухта Сероглазка расположена почти в куту Авачинской губы. Здесь приливно-отливные течения уже не имеют такой высокой скорости, и поскольку берег бухты широко открыт волнам разной экспозиции (в зависимости от направления ветра) и штормовому воздействию, доминирующей формой движения воды на глубинах произрастания ламинарии Бонгарда является

турбулентное движение, для которого характерно забурунивание и хаотическое перемешивание, возникающее при разнонаправленном движении волн и приливных потоков.

Сбор материала для настоящего исследования проводили в указанных выше районах ежемесячно с мая по сентябрь включительно, поскольку этот период жизни растений характеризуется наиболее интенсивными изменениями их морфологии, связанными с ростом и размножением. Сбор водорослей проводился водолазами ООО «Подводремсервис» на глубинах 3–4 м в период прилива или авторами во время сизигийных отливов. Для уверенности в том, что растения, лежащие на берегу, не принесены из отдаленных мест, в обработку брались береговые выбросы ламинарии. В ходе полевых исследований обязательно определялись температура воды и воздуха.

Камеральная обработка материала проводилась в лаборатории. Вначале все собранные пробы разбирали по возрастным группам (делили на выборки), затем каждая из них обрабатывалась отдельно. Одной выборкой считалась группа образцов одного и того же возраста с одного места, собранная в одно время. Во всех случаях объем выборки в обрабатываемой пробе составлял не менее 15 экземпляров, обычно же она включала 50–60 растений одного возраста.

В ходе изучения морфометрических характеристик растений определялись их основные размерные параметры. Для этого изучаемый образец раскладывали на разборочном столе, поверхность которого была расчерчена сеткой с ячейей 5×5 см. С ее помощью определяли размеры и форму всего растения и отдельных его лопастей, если таковые имелись. В ходе измерений устанавливались также координаты точек, в которых начинались разрывы пластинчатой части слоевища. Данные измерений каждого растения записывали отдельно. Для этого в пределах каждых 10 см длины пластины определяли ее ширину и число лопастей. Все измерения ширины и количества разрывов на каждом шаге длины $L_1, L_2, L_3, \dots, L_n$ составляли размерный ряд. Далее определяли средние значения изучаемых показателей для каждого шага длины пластины. Результаты обработки этих данных позволяли определять общую длину растений, изменения ее ширины по мере длины, местоположение точек, в которых происходят разрывы пластин, и количество ремневидных лопастей на каждом шаге длины. Для каждого растения запись морфологических параметров велась отдельно.

Полученные данные использовались для определения средних для данного месяца показателей длины и ширины одновозрастных растений из определенных мест произрастания. Усреднение числа разрывов и определение мест наиболее типичной их локализации на пластине производили особым образом в связи с тем, что в одной и той же выборке растения сильно отличались по длине и разница между самыми длинными и самыми короткими растениями в определенный период развития могла составлять 50 см и более. Усреднение данных по количеству разрывов для каждого шага длины пластины не могло отразить действительный среднестатистический облик слоевища, поскольку определенное расстояние от основания пластины в одних случаях могло соответствовать половине ее длины, в других случаях – приходится на нижнюю или верхнюю треть.

Для того чтобы найти наиболее типичные места образования разрывов, длину каждой пластины привели к безразмерной величине (1) и делили ее на три части, соответствующие нижней, средней и верхней ее третям. Далее каждую треть делили еще на три части. Таким образом, всю длину пластины делили на девять равных частей, а затем, используя сведения о расположении мест разрывов у конкретного слоевища, находили, на какой из 9/9 частей длины пластины находится каждый ее разрыв. Затем данные по количеству разрывов на каждой из девяти частей пластины усреднялись. Если в результате расчетов получалось дробное число, то оно округлялось.

Использование данных по средней длине, средней ширине и среднем количестве разрывов на каждой девятой части длины пластины позволило изобразить схематически среднестатистический облик растений разных лет жизни в каждом районе исследования и его изменения от месяца к месяцу. Все рисунки были выполнены в одном масштабе. Дальнейший их анализ позволил выявить направления морфогенеза пластин *L. bongardiana*, связанные с изменением фаз онтогенеза, и влияния факторов среды на изменение морфологии.

Одна из основных функций слоевища водоросли – это накопление веществ, служащих строительным материалом для формирования зооспор. Поэтому стратегия развития растений направлена главным образом на обеспечение оптимального развития пластины, т. е. на создание как можно большей площади фотосинтетической поверхности, обеспечивающей большее потребление таких ресурсов среды, как солнечная радиация и биогенное питание. Последнее, как

было сказано выше, оказывает большое влияние на развитие ламинариевых и их формообразование и имеет хорошо выраженную сезонную динамику.

Помесячные изменения концентрации биогенных элементов в Авачинской губе показаны на рис. 2.

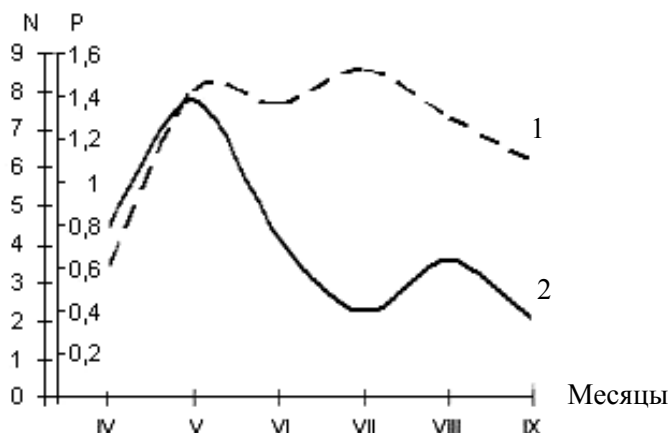


Рис. 2. Сезонные изменения концентрации основных биогенов во внутренней части б. Авачинская губа (по данным В.А. Березовской, 1999):
1 – минеральный фосфор, мкг-атом/л;
2 – нитратный азот, мкг-атом/л

Последующий анализ полученных данных показал, что возрастные изменения формы пластин *L. bongardiana* в разные годы ее жизни в значительной степени определяются условиями среды и, в частности, гидродинамическими факторами. Помесячные среднестатистические изменения морфологии пластин у растений второго года жизни в б. Сероглазка в схематическом виде показаны на рис. 3.

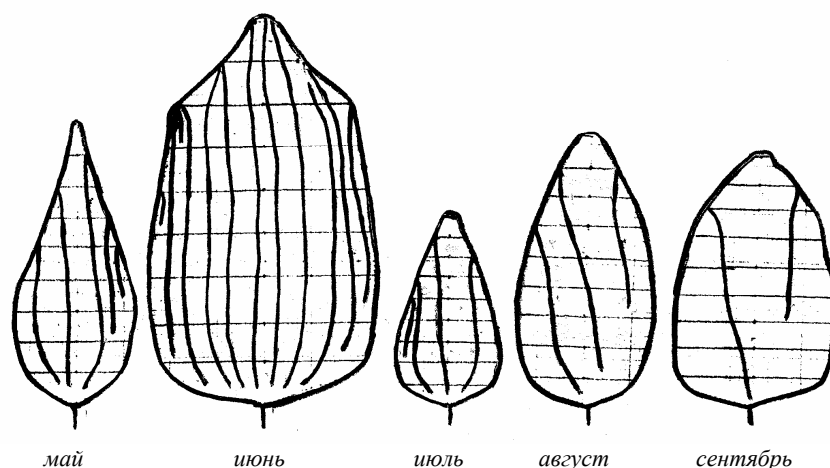


Рис. 3. Помесячное изменение размеров и формы пластин *Laminaria bongardiana* второго года жизни в б. Сероглазка в соответствии со среднестатистическими данными (масштаб 1:10)

Сравнение размерных характеристик и степени рассеченности пластин *L. bongardiana* в разные месяцы года показывает, что с мая по июнь растение вегетирует при достаточно высоком уровне содержания в воде азота и фосфора (рис. 2) и к июню площадь его пластины достигает максимума. К концу июня концентрация биогенных элементов падает, и у ламинарии, обитающей в Авачинской губе, к этому времени завершается стадия активного линейного роста. Бурный рост пластин, направленный на увеличение площади фотосинтетической поверхности, сопровождается, как это показывают наши исследования, их усиленным расчленением на лопасти. Их среднее количество в июне у растений второго года жизни достигает 13 штук на пластину (рис. 3), а максимальное – 32.

Чем можно объяснить столь высокую степень рассеченности пластины? Мы полагаем, что это происходит в связи с тем, что в условиях падения концентрации биогенов и недостаточно высокой подвижности воды в июне растения нуждаются в притоке к поверхности пластины биогенных веществ. Их глубокое расчленение на узкие лопасти обеспечивает им более эффективное использование объема окружающей среды. Действительно, в условиях слабого перемешивания воды лопасти пластины могут двигаться одновременно в разных направлениях и тем самым увеличивать объем жизненного пространства, из которого они потребляют необходимые ресурсы.

В случае образования множественных лопастей даже небольшое движение воды и слабое ее забурунивание приводит к их шевелению и смене водного слоя, соприкасающегося с их поверхностью. Рассечение пластин, наблюдаемое в мае–июне, дает растениям, кроме того, возможность более интенсивно наращивать общую ширину пластин за счет двустороннего расширения каждой лопасти и тем самым эффективно использовать исключительно благоприятные для развития ламинарии условия освещения (в июне наибольшая в году длина дня), температуру и концентрацию азота и фосфора.

К июлю концентрация биогенных элементов в Авачинской губе резко падает, световой день становится короче. У растений в связи с этим прекращается бурный рост пластин и усиливается их разрушение, поскольку у ламинарии рост пластин в базальной части всегда сопровождается процессом разрушения их верхушек, и положительный прирост длины, следовательно, сопровождается отрицательным, а количество разрывов на их пластинах за счет отрыва отдельных лопастей сокращается в среднем до 5. В июле в нижней трети пластины начинается формирование фертильной ткани [35]. По мере созревания продуктов размножения и продолжающегося функционирования прилегающей к черешку базальной меристемы пластина нарастает в длину, и сорусы спорангиев в августе передвигаются в среднюю часть.

В этот и последующий месяц стратегия развития растений из места со слабым волнением направлена на то, чтобы сочетать способность к потреблению биогенов и обеспечивать сохранность участков пластины с созревающими сорусами. В результате с июля по сентябрь рассеченность пластины становится меньшей, чем в период с мая по июль. В целом августовское и сентябрьское изменение площади фотосинтетической поверхности (рис. 3) хорошо коррелирует с изменениями концентрации биогенных элементов (рис. 2).

Помесячные среднестатистические изменения морфологии у *L. bongardiana* на первом году жизни в б. Сероглазка повторяют описанные выше особенности развития двулетних растений (рис. 4). Самые рассеченные они в июне, а также в сентябре. Поскольку на первом году жизни их развитие направлено не только на размножение, но и на формирование резерва запасных веществ, с которым они выходят под зиму, они нуждаются в активном потреблении биогенов [10] и, следовательно, разрываются.

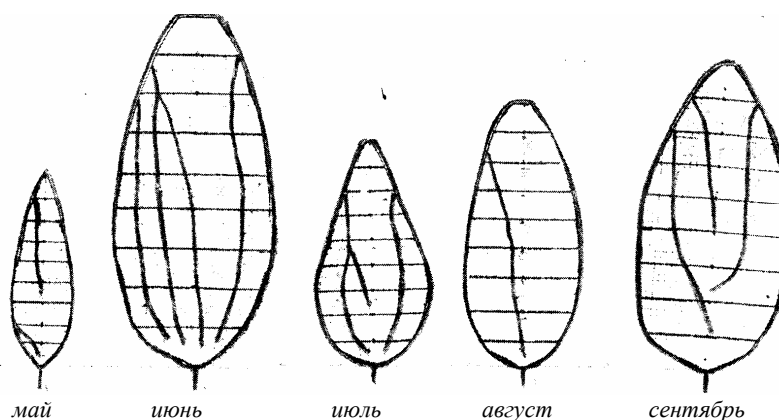


Рис. 4. Помесячное изменение размеров и формы пластин *Laminaria bongardiana* первого года жизни в б. Сероглазка в соответствии со среднестатистическими данными (масштаб 1:10)

Морфология у растений из б. Малая Лагерная и ее месячные изменения, как это видно из рис. 5, б, несколько иные. По сравнению с растениями из б. Сероглазка они более длинные и узкие. Обтекаемая и менее рассеченная форма слоевищ *L. bongardiana* вполне соответствует гидродинамическим условиям обитания ее в районе, где доминируют ламинарные потоки большой скорости.

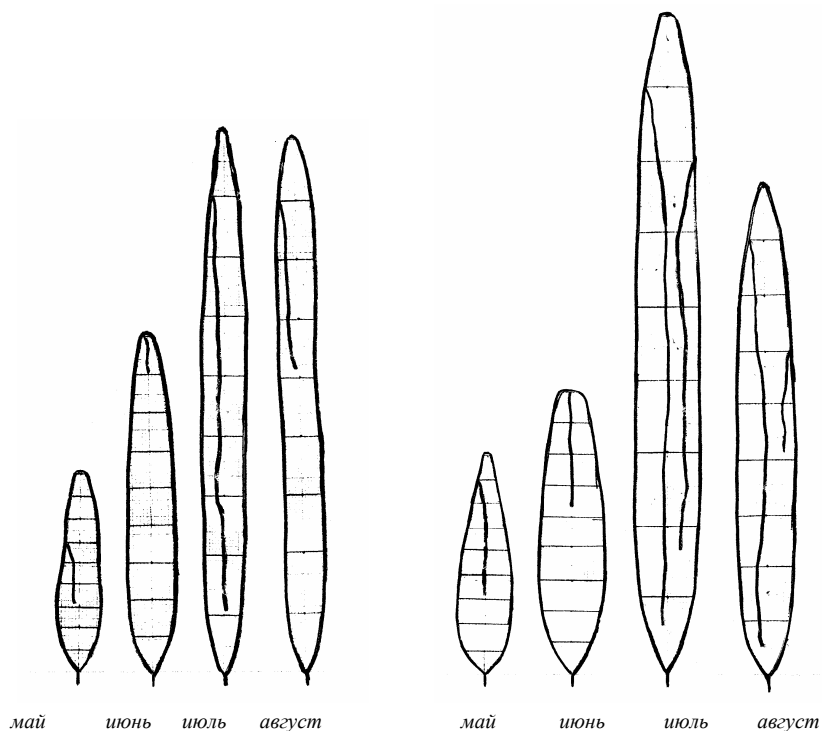


Рис. 5. Помесячное изменение размеров и формы пластин *Laminaria bongardiana* первого года жизни в б. Малая Лагерная в соответствии со среднестатистическими данными (масштаб 1:10)

Рис. 6. Помесячное изменение размеров и формы пластин *Laminaria bongardiana* второго года жизни в б. Малая Лагерная в соответствии со среднестатистическими данными (масштаб 1:10)

Из приведенных рисунков видно, что положительный прирост длины слоевищ у растений из б. Малая Лагерная наблюдается с мая по июль включительно, и только к сентябрю он становится отрицательным. Особенно заметно это у растений второго года жизни, у которых в сентябре наблюдается активное спороношение и связанное с этим разрушение пластин после выхода зооспор.

Сравнение особенностей вегетации и формообразования пластин в разных бухтах показывает, что в б. Малая Лагерная развитие растений с июня по август повторяет особенности развития растений из б. Сероглазка за период с мая по июль. Это свидетельство того, что во внутренней части Авачинской губы растения почти на месяц опережают в своем развитии растения, произрастающие в районе, прилежащем к ее горлу. Это может быть связано не только с особенностями гидродинамического режима, но и с разницей температур, которая формируется за счет того, что б. Малая Лагерная подвержена воздействию холодных океанических вод больше, чем б. Сероглазка.

Определенное влияние на процессы морфогенеза оказывает и загрязнение. Так, исследованиями Т.Н. Королевой [10] было показано, что растения, произрастающие в стрессовых условиях, находятся в напряженном физиологическом состоянии и накапливают пластические вещества в причерешковой части пластины. К моменту формирования сорусов спорангиев здесь должно быть сконцентрировано их определенное количество. Для достижения этого растения не тратят энергетические ресурсы на цитокинетические процессы, что приводит к ингибции их длины в б. Сероглазка. Разрываясь в загрязненной среде на множество лопастей, они эффективно используют имеющуюся у них рабочую поверхность пластины и таким образом адаптируются к неблагоприятным условиям обитания.

Литература

1. Петров Ю.Е. Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л., 1975. – 53 с.
2. Klochkova N.G. An Annotated Bibliography of Marine Macroalgae of the Northwest Coast of the Bering Sea and Southeast Kamchatka. First Revision of Flora // Algae (Formerly the Korean Journal of Philology). – 1998. – Vol. 9, № 5. – 90 p.
3. Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли камчатского шельфа. – Владивосток, Петропавловск-Камчатский: Дальнаука, 1997. – 155 с.

4. *Иванюшина Е.А., Жигадлова Г.Г.* Биология *Laminaria bongardiana* на литорали о-ва Беринга (Командорские о-ва) // Биология моря. – 1994. – Т. 20, № 5. – С. 374–380.
5. *Трофимова Т.Н.* Особенности роста и развития камчатских промысловых водорослей *Laminaria bongardiana* P. et R. и *Laminaria yezoensis* Miyabe // Тез. докл. науч.-техн. симпозиума «Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов». – СПб., 2000. – Т. 1. – С. 65–68.
6. *Королева Т.Н., Вялых А.Э.* Особенности развития *Laminaria bongardiana* (P. et R.) на литорали о. Беринга (Командорские острова) // Материалы III науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 226–228.
7. *Саушкина Л.Н.* Особенности размножения массового промыслового вида камчатских ламинариевых водорослей // Тез. докл. науч.-техн. симпозиума «Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов». – СПб., 2000. – Т. 1. – С. 55–57.
8. *Саушкина Л.Н.* Изучение развития спороносной ткани и процесса созревания зооспор у *Laminaria bongardiana* // Материалы науч.-техн. конф. «Рациональное использование морских биоресурсов». – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 38–42.
9. *Чмыхалова В.Б., Королева Т.Н.* Некоторые особенности вегетации бурых водорослей *Laminaria bongardiana* и *Fucus evanescens* в разных экологических районах Авачинского залива // Материалы науч.-техн. конф. «Ресурсы и средства рациональной эксплуатации прибрежных акваторий Камчатки». – Петропавловск-Камчатский, 2003. – С. 40–44.
10. *Королева Т.Н.* Развитие бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. Et R. в прикамчатских водах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2004. – 28 с.
11. *Гайл Г.И.* Ламинариевые водоросли дальневосточных морей // Вестник ДВФ АН СССР. – 1936. – № 19. – С. 31–65.
12. *Крупнова Т.Н., Подкорытова А.В.* Морфобиологические группы *Laminaria japonica* Aresch. и их биохимические особенности // Растительные ресурсы. – 1985. – Вып. 2. – С. 210–215.
13. *Суховеева М.В.* *Laminaria japonica* Aresch. и сопутствующие ей виды // Известия ТИНРО. – 1971. – Т. 75. – С. 152–154.
14. *Кизеветтер И.В., Суховеева М.В., Шмелькова А.П.* Промысловые морские водоросли и травы дальневосточных морей. – М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1981. – 110 с.
15. *Щапова Т.Ф.* Географическое распространение представителей порядка *Laminariales* в северной части Тихого океана // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. – 1948. – Т. 2. – С. 89–138.
16. *Спасский Н.Н.* Литораль юго-восточного побережья Камчатки // Исслед. дальневост. морей СССР. – 1961. – Вып. 7. – С. 261–311.
17. *Зинова Е.С.* Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеан. комитета. – 1940. – Т. 5. – С. 165–243.
18. *Okamura K.* Algae from Kamchatka // Rec. of Ocean. Wks. Jap. – 1928. – Vol. 1, № 1. – P. 52–55.
19. *Петров Ю.Е.* Распределение морских бентосных водорослей как результат влияния суммы факторов // Ботанич. журнал. – 1974. – Т. 59, № 7. – С. 955–966.
20. *Гайл Г. И.* Промысловые водоросли Сахалина и Курильской гряды. – Владивосток: ТИНРО, 1949. – 66 с.
21. *Голиков А.Н.* Экологические особенности морских донных биоценозов в верхних отделах шельфа умеренных вод в зависимости от характера структуры водных масс // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. – Кишинев, 1970. – С. 35–56.
22. *Druehl L.D.* Vertical distributions of some benthic marine algae in British Columbia inlet, as related to some environmental factors // J. Fish. Res. Board. – Canada. – 1967. – Vol. 24, № 1. – P. 1–28.
23. *Chapman A.R., Craigie J.S.* Seasonal growth in *Laminaria longicuris*: relation with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen // Mar. Biol. – 1977. – № 69. – P. 197–205.
24. *Хайлов К.М., Парчевский В.П.* Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. – Киев: Наукова думка, 1983. – 253 с.
25. *Завалко С.Е.* Множественная стабилизация параметров синузии «базифит – эпифит» в морской экосистеме с антропогенным автрофированием (экология и прикладные аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Севастополь: ИНБИОМ АН УССР, 1985. – С. 24.
26. *Whitford L.A., Schumacher.* Effect of a current on respiration in mineral uptake in *Spirogyra* and *Octodonium* // Ecology. – 1964. – Vol. 45, № 1. – P. 23–45.
27. *Conover J.T.* The importance's of natural diffusion gradient and transport of the substances

related of benthic marine plant metabolism // Bot. Mar. – 1968. – Vol. 11. – P. 1–9.

28. Терехова Т.К. Влияние степени прибойности течения на рост и развитие беломорских фукоидов // Гидробиол. журнал. – 1972. – Т. 8, № 2. – С. 15–38.

29. Gerard V.A., Mann K.N. Growth and production of *Laminaria longicruris* (Phaeophyta) populations exposed to different intensities of water movement // J. Phycol. – 1979. – Vol. 15. – P. 33–41.

30. Gerard V.A. Hydrodynamics Streamline of *Laminaria saccharina* Lamour. in response of mechanical stress // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1987. – Vol. 107, № 3. – P. 237.

31. Зинова Е.С. Водоросли Японского моря. Бурые // Изв. Тихоокеан. науч.-пром. станции. – 1929. – Т. 3. – С. 1–63.

32. Завалко С.Е. Адаптация слоевищ ламинарии к различной подвижности воды // Биология моря. – 1993. – № 3. – С. 88–96.

33. Березовская В.А. Авачинская губа. Гидрохимический режим, антропогенное воздействие. – Петропавловск-Камчатский: КГАРФ, 1999. – 156 с.

34. Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 204 с.

35. Саушкина Л.Н. Изучение развития споронной ткани и процесса созревания зооспор у *Laminaria bongardiana* // Материалы науч.-техн. конф. «Рациональное использование морских биоресурсов». – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 38–42.