

УДК 582.272.7(265.52)

Н.Г. Клочкова, А.Н. Кашутин, Т.А. Клочкова

**РОСТ И РАЗМНОЖЕНИЕ МЕЧЕНЫХ РАСТЕНИЙ  
*FUCUS DISTICHUS* SUBSP. *EVANESCENS* (PHAEOPHYCEAE, FUCALES)  
В АВАЧИНСКОЙ ГУБЕ (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)**

В период 01.04.2017–01.02.2018 гг. изучали рост и размножение меченых растений камчатской популяции *Fucus distichus*. Наблюдения вели за пятью размерными группами растений с 1, 2, 3, 4 и 5 дихотомиями. Каждая из них включала пять образцов. За указанный период меченые растения во время сизигийных отливов были измерены и обследованы 14 раз с периодичностью 1–2 раза в месяц. Далее анализировали данные по приросту их общей длины, длины ветвей каждого порядка, закладке и стадии зрелости рецептакулов. Статистическая обработка собранного материала показала, что среди изученных растений практически круглый год встречались растения со зрелыми яйцеклетками, антерозоидами, поставляющие в окружающую среду значительное количество зигот. Исключение составил зимний период (январь и февраль), характеризующийся отрицательной температурой воды, развитием на литорали, в зоне основного произрастания фукуса, припайного льда или плотного снежного покрова. Зимуют растения всех размерно-возрастных групп, имея большое количество рецептакулов в стадии зрелости, предшествующей полному созреванию и высыпанию зигот. Благодаря этому, они способны обеспечить активное весеннее размножение *F. distichus*. Второй пик активного размножения у этого вида был зарегистрирован в октябре. С октября по январь осевшие зиготы успевают сформировать ювенильные проростки. Растянутые сроки размножения отдельных растений и популяции *F. distichus* в целом наряду с высоким уровнем воспроизводства являются гарантией его сохранения в неблагоприятных природных и антропогенных условиях.

**Ключевые слова:** бурые водоросли, *Fucus distichus* subsp. *evanescens*, мечение растений, сезонное развитие, стадии зрелости рецептакулов, юго-восточная Камчатка.

N.G. Klochkova, A.N. Kashutin, T.A. Klochkova

**GROWTH AND REPRODUCTION OF LABELED PLANTS  
OF *FUCUS DISTICHUS* SUBSP. *EVANESCENS* (PHAEOPHYCEAE, FUCALES)  
IN THE AVACHA BAY (SOUTHEASTERN KAMCHATKA)**

The growth and propagation of *Fucus distichus* labeled plants from Kamchatka were studied in the time period from April 1, 2017 to February 1, 2018. Five groups of plants bearing 1, 2, 3, 4, and 5 dichotomies with 5 plants in each group were selected. During observation period, labeled plants were measured and examined during syzygy tides 14 times with a frequency of 1–2 times per month. The increase of their total length, length of branches of each dichotomy order and establishment, and maturity stage of receptacles were analyzed. Statistical processing of field-collected material revealed that plants with mature eggs and anterozoids, supplying significant amount of zygotes to the marine environment, were found all year around. Exception was the winter period from January to February, which was characterized by a sub-zero seawater temperature and development of land-fast ice or dense snow cover in the subtidal zone, which is the main growth zone of *Fucus*. Plants of all size and age groups overwinter bearing a large number of receptacles in the maturity stage preceding complete maturation and exit of zygotes. Because of that they are capable of providing active spring propagation in *F. distichus*. The second peak of active reproduction in this species was recorded in October. From October to January, settled zygotes developed into juvenile seedlings. The extended propagation times of individual *Fucus* plants and population as a whole, along with a high level of reproduction, can guarantee preservation of this species in adverse natural and man-made conditions.

**Key words:** brown algae, *Fucus distichus* subsp. *evanescens*, plant labeling, seasonal development, maturity of receptacles, southeastern Kamchatka.

DOI: 10.17217/2079-0333-2020-51-55-65

## Введение

*Fucus distichus* subsp. *evanescens* (C. Agardh) T.H. Powell, 1957 является одним из наиболее массовых видов литоральной альгофлоры северо-западной Пацифики. Его ареал охватывает Северное полушарие и простирается в арктических водах Северного Ледовитого океана [1], холоднотемперных и частично теплоумеренных водах Атлантического [2, 3] и Тихого океанов [4]. Данный вид является эдификатором и образует основной фон растительности в среднем горизонте литорали. Его массовое развитие в этой зоне шельфа обеспечивает биоразнообразие, стабильность и высокую продуктивность литорального макрофитобентоса.

В Авачинской губе *F. distichus* ранее имел практически повсеместное распространение и был одним из основных продуцентов литоральных альгоценозов. К началу нового тысячелетия в связи с высоким антропогенным загрязнением этого водоема его исходная альгофлора претерпела антропогенную деструкцию и потеряла более 2/3 своего видового состава [5]. *F. distichus* при этом оказался одним из немногих многолетних видов, сохранившихся в составе литоральных растительных сообществ. В настоящее время его заросли в Авачинской губе чрезвычайно разрежены, и занятые ими площади морского дна подвержены значительной флуктуации [6].

До получения нами достоверных данных по скорости роста *F. distichus* [7], в соответствии с данными О.В. Максимовой [8] и В.Б. Чмыхаловой [9], изучавших этот вид в Белом море и прикамчатских водах, было принято считать медленно растущим, формирующим в течение года только одно или два дихотомических ветвления. Исходя из этих представлений, считалось, что возраст фукуса соответствует количеству дихотомических разветвлений слоевища. Впервые сомнения по этому поводу высказали камчатские альгологи О.Н. Селиванова и Г.Г. Жигадлова [10], однако их утверждения были голословными. Данных регулярного изучения роста растений они не привели.

Наши наблюдения за мечеными растениями камчатской популяции фукуса, проведенные в 2017 г., позволили оценить темпы помесечного и суточного прироста слоевищ и в целом понять биологию его развития [7]. Данные этого эксперимента подтвердили мнения зарубежных исследователей, изучавших развитие *F. distichus* у берегов Ванкувера [11] и северной Атлантики [12, 13], о том, что скорость роста у него достаточно высокая и в течение одного вегетационного сезона после многократного ветвления он может достигать значительных размеров и при этом активно размножаться.

Мы в упомянутой выше работе [7] охарактеризовали динамику роста *F. distichus*, используя для этого данные помесечных измерений меченых растений. Наши исследования показали, что стратегия линейного роста у образцов фукуса, начавших свое эмбриональное развитие в разное время и имевших на момент мечения разное количество дихотомических ветвлений, разная. Она во многом определяется активностью их размножения и временем закладки и количеством заложенных рецептакулов.

Согласно полученным нами ранее данным растения, имевшие на момент мечения (апрель) одно, два, три, четыре и пять дихотомических разветвлений, имели разную скорость линейного роста: у самых маленьких, имевших одну дихотомию, она была наибольшей и в отдельные месяцы составляла 36,7 мм/мес или 1,16 мм/сут. К октябрю эти растения имели семь дихотомических ветвлений. В целом за 190 сут наблюдений они увеличили свои линейные размеры по сравнению с исходными почти в шесть раз и образовали шесть новых дихотомических ветвлений. Активность их размножения была невысокой, тем не менее, после появления третьего дихотомического ветвления на отдельных апикальных ветвях имела место закладка концептакулов.

Более взрослые меченые растения, имевшие 4-5 дихотомий, росли медленнее. У них в течение всего периода наблюдений появились только четыре новые дихотомии. Таким образом, в нашей предыдущей работе было показано, что в зарослях фукуса разновозрастные растения демонстрируют разную функциональную роль: развитие одних направлено на формирование фитомассы и продуктивности сообщества, других – в большей степени на поддержание функции воспроизводства популяции.

В настоящей статье мы продолжаем обсуждение результатов изучения развития вышеупомянутых меченых растений *F. distichus* и приводим данные о размножении разновозрастных растений, начавших ранневесеннее развитие с разным количеством дихотомических ветвей, активности закладки новых рецептакулов и скорости их созревания.

### Материалы и методы

Изучение роста и развития *F. distichus* было проведено с 01.04.2017 г. по 01.02.2018 г. и охватило все сезоны года и все стадии развития растений от ранневесеннего активного линейного роста до активного предзимнего накопления фитомассы и зимовки. В феврале и марте из-за мощного ледового припая и высокого снежного покрова береговой линии меченые растения не просматривали и не измеряли. Для мечения в апреле 2017 г. у подножия сопки Мишенная (рис. 1, а) было выбрано легко опознаваемое, хорошо освещенное место, укрытое от разрушающего действия волн с небольшими по площади зарослями фукуса. В них были выбраны, измерены и помечены пластиковыми метками растения с 1, 2, 3, 4 и 5 дихотомиями, обозначенные как D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>, D<sub>4</sub> и D<sub>5</sub> (рис. 2, б–з). В каждой возрастной группе было помечено по пять образцов фукуса.

У выбранных растений 14 раз за период исследования с помощью металлической линейки измеряли общую длину слоевища, а у самой длинной ветви – длину каждой дихотомии. При этом ветвь первого порядка отмечали как L<sub>1</sub>, второго порядка как L<sub>2</sub> и т. д. В ходе обследования у меченых растений состояния апикальных ветвей по их внешним признакам определяли состояние их зрелости и у каждого образца определяли количество фертильных ветвей (рецептакулов), находящихся в разной степени зрелости.



Рис. 1. Карта-схема района проведения исследований (1), стрелкой указано место произрастания меченых растений *Fucus distichus* в литоральной зоне в бухте Сероглазка (Авачинская губа). Состояние меченых растений 13.05.2017 г. (2), 27.07.2017 г. (3), 19.10.2017 г. (4)

Fig. 1. Schematic map of the research area (Fig. 1), arrow points place of growth of labeled *Fucus distichus* plants in the tidal zone of Seroglazka Bay (Avacha Bay).

Condition of labeled plants on May 13, 2017 (Fig. 2), July 27, 2017 (Fig. 3), October 19, 2017 (Fig. 4)

Для ее определения на основе сопоставления внешнего вида рецептакулов и их внутреннего строения предварительно нами была разработана пятибалльная шкала их зрелости от Ф<sub>0</sub> до Ф<sub>5</sub> (рис. 2). Стерильными (С) считались верхушки без каких-либо признаков фертилизации. К стадии Ф<sub>0</sub> относили ветви, начавшие формирование рецептакулов. Определяли их по слегка увеличившейся толщине апикальной ветви, ее более светлому цвету, а также наличию едва заметных плоских крышек концептакулов. К стадии Ф<sub>1</sub> относили рецептакулы, имеющие концептакулы с чуть вздутыми крышками. Рецептакулы в этой стадии, особенно весной и в начале лета в период активного линейного роста растений, приобретают оливково-бурый цвет. К стадии Ф<sub>2</sub> заметны утолщенные рецептакулы, но все еще имеющие слабовыпуклые, но хорошо заметные, более светлые, чем окружающие их стерильные участки слоевища, крышки концептакулов. Их центральные

поры (остиолы) на этой стадии закрыты пробками или пучком парафизов. В данную фазу зрелости в концептакулах активно осуществляется закладка половых органов, но даже самые зрелые из оогониев еще не имеют делений, основная их масса представлена примордиями оогониев.



Рис. 2. Внешний вид кустиков *Fucus distichus*, несущих рецептакулы с разной степенью зрелости концептакулов: 1 – Ф0; 2–3 – Ф1; 4–5 – Ф2; 6–7 – Ф3; 8–9 – Ф4; 10–11 – Ф5

Fig. 2. Appearance of *Fucus distichus* plants bearing receptacles with different maturity of conceptacles: Fig. 1 – F0; Fig. 2–3 – F1; Fig. 4–5 – F2; Fig. 6–7 – F3; Fig. 8–9 – F4; Fig. 10–11 – F5

На следующей стадии Ф<sub>3</sub> рецептакулы становятся более толстыми и более темными. Крышки концептакулов приобретают хорошо выраженную выпуклость и становятся коническими. Важной особенностью внутреннего строения рецептакулов в этой фазе зрелости является формирование наружных оболочек оогониев, называемых экзохитон, и двойных внутренних оболочек – мезо- и эндохитона. Созревающие оогонии в фазе Ф<sub>3</sub> имеют плотное и более пигментированное содержимое. Их размеры в большинстве случаев близки к видоспецифическим, редкие из них поделенные, но основное большинство только готовится к мейозу и формированию яйцеклеток.

В стадии Ф<sub>4</sub> рецептакулы сильно раздутые из-за образующейся у них внутренней полости, наполненной воздухом или слизью, почти шарообразные, особенно в теплую половину года. Поверхность рецептакулов из-за множественного развития и разрастания концептакулов стано-

вится бородавчатой. В конических крышках концептакулов появляются отверстия для выхода половых продуктов. Большое количество оогониев в это время имеют темно-коричневый цвет и заполнены зрелыми яйцеклетками. В этой стадии растения уже начинают выбрасывать зрелые половые продукты.

В завершающей фазе зрелости  $\Phi_5$  рецептакулы приобретают грубую текстуру, рыжеватокоричневый цвет. Расположенные на них концептакулы имеют крупные крышки, расположенные по их центру отверстия (остиолы) обрамлены хорошо заметным валиком, широко открыты для выхода половых продуктов. Парафизы в концептакулах к этому времени практически отсутствуют. На завершающей стадии зрелости в конце стадии  $\Phi_5$  во внутренней полости концептакулов встречаются немногочисленные дозревающие оогонии и антеридии. Многие из них уже полностью опустошены. Вскоре после высева последних порций половых продуктов рецептакулы разрушаются или отламываются от несущей их ветви. Внешний вид растений, имеющих рецептакулы с разной степенью зрелости от  $\Phi_0$  до  $\Phi_5$ , показаны на рис. 2.

В ходе проведения наблюдений за развитием меченых растений помимо изменения линейных размеров ветвей в период между последним и следующим за ним исследованием определяли количество ветвей с разной степенью фертильности, по скорости изменения этого показателя судили о темпах фертилизации ветвей, скорости их созревания и перехода из одной фазы зрелости в другую.

### Результаты и обсуждение

Полученные в ходе проведения настоящего исследования данные обследования состояния фертильности и измерения растений представлены ниже в форме таблиц. По представленным в них количественным показателям можно судить о динамике созревания у меченых растений рецептакулов и иметь представление о морфогенетическом развитии растений, выражающемся в увеличении у них общей длины, длины ветвей разных порядка, времени появления новых дихотомий и новых рецептакулов. Анализ представленных ниже количественных данных позволяет, кроме того, определить время прекращения роста ветвей того или иного порядка, судить об активности линейного роста слоевища в разные месяцы года. Анализ изменений во времени количества рецептакулов разной степени зрелости дает представление о скорости их созревания и перехода из одной фазы зрелости в другую. Выше было сказано о том, что выход в окружающую среду половых продуктов начинается в середине четвертой и первой половине пятой стадий зрелости рецептакулов. Данные, представленные в составленных нами таблицах, дают представление о количестве фертильных ветвей, находящихся в стадиях зрелости  $\Phi_4$  и  $\Phi_5$ , по которому можно выделить периоды наибольшей активности процессов размножения у растений, принадлежащих к разным возрастным группам.

Ниже в табл. 1 и 2 показано развитие во времени растений  $D_1$  и  $D_2$ . В них, как и в аналогичных таблицах, показывающих развитие остальных возрастных групп, приведены средние для группы значения всех показателей. Ошибки средних в таблицах не указаны из-за малой численности и выборки, но главным образом потому, что наши исследования показали, что разновозрастные растения развиваются достаточно синхронно и разница между размерными и количественными показателями у них столь мала, что ею можно пренебречь.

Таблица 1

Развитие меченых растений *Fucus distichus* ( $D_1$ ) п произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном в бухте Сероглазка в период с 01.04.2017 по 01.02.2017 г.

Development of labeled plants of *Fucus distichus* with 1 dichotomy ( $D_1$ ) from April 1, 2017 to February 1, 2018 in Segorlazka bay

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка (мм)							Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	L <sub>4</sub>	L <sub>5</sub>	L <sub>6</sub>	L <sub>7</sub>			$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
1	01.04.17	Д 1+	11	–	–	–	–	–	–	34	2	2	–	–	–	–	–
2	16.04.17	Д 1+	12	–	–	–	–	–	–	35	2	2	–	–	–	–	–
3	13.05.17	Д 2+	16	28	–	–	–	–	–	55	4	4	–	–	–	–	–
4	08.06.17	Д 2+	20	35	–	–	–	–	–	80	4	2	2	–	–	–	–
5	12.07.17	Д 5+	21	35	20	20	25	–	–	123	26	22	4	–	–	–	–

Окончание табл. 1

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка (мм)							Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7			Ф0	Ф1	Ф2	Ф3	Ф4	Ф5
6	27.07.17	Д 5+	21	35	20	21	28	–	–	130	22	7	6	4	5	–	–
7	08.08.17	Д 6+	21	35	21	21	32	10	–	160	61	34	12	8	4	3	–
8	23.08.17	Д 6+	21	35	23	23	26	15	–	166	61	18	17	15	5	4	2
9	18.09.17	Д 6+	21	35	21	26	35	35	–	177	61	9	7	10	23	8	4
10	07.10.17	Д 7+	21	35	21	27	38	43	12	215	72	2	7	14	14	15	20
11	04.11.17	Д 7+	21	35	21	27	38	45	14	221	56	–	4	12	16	20	4
12	03.12.17	Д 7+	21	35	21	27	38	45	15	223	44	5	3	2	18	16	–
13	04.01.18	Д 7+	21	35	21	27	38	45	15	223	43	5	3	2	18	15	–
14	01.02.18	Д 7+	21	35	21	27	38	45	16	225	43	5	3	2	18	15	–

Анализ приведенных выше табл. 1 и 2 данных показывает, что у растений D<sub>1</sub>, имевших на начало наблюдений только одну дихотомию, первые признаки фертилизации были зарегистрированы 8 июня, а первые рецептакулы в стадии Ф5 были отмечены 23 августа. Это дает основание говорить о том, что период между закладкой концептакулов и их созреванием до стадии зрелости половых продуктов и высыпания зигот длился около 80 дней. Максимальное количество зрелых рецептакулов – 20 шт. – у растений D<sub>1</sub> было зарегистрировано 7 октября, когда они уже имели семь дихотомических ветвлений. Созрели они, как это видно из табл. 1, практически одновременно. Завершили размножение растения D<sub>1</sub> 4 ноября. Под зиму они ушли, также имея семь дихотомических ветвлений. При этом большее количество их апикальных ветвей, 34 из 43, или 79%, имели признаки зрелости рецептакулов в стадиях Ф<sub>3</sub> и Ф<sub>4</sub>. С 3 декабря по 1 февраля состояние фертильности у них практически не изменилось, и зрелые концептакулы в это наиболее холодное время отсутствовали.

Таблица 2

**Развитие меченых растений *Fucus distichus* (D<sub>2</sub>), произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном в бухте Сероглазка в период с 01.04.2017 по 01.02.2018 г.**

**Development of labeled plants of *Fucus distichus* with 2 dichotomy (D<sub>2</sub>) from April 1, 2017 to February 1, 2018 in Segorlaska bay**

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка (мм)								Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			L1	L2	L3	L4	L5	L6	L7	L8			Ф0	Ф1	Ф2	Ф3	Ф4	Ф5
1	01.04.17	Д 2 +	10	13	–	–	–	–	–	–	36	6	6	–	–	–	–	–
2	16.04.17	Д 2 +	10	15	–	–	–	–	–	–	38	6	6	–	–	–	–	–
3	13.05.17	Д 2 +	10	24	–	–	–	–	–	–	55	6	6	–	–	–	–	–
4	08.06.17	Д 2 +	15	30	–	–	–	–	–	–	76	6	3	3	–	–	–	–
5	12.07.17	Д 4 +	16	30	20	22	20	–	–	–	115	14	6	5	3	–	–	–
6	27.07.17	Д 5 +	16	30	20	27	27	–	–	–	128	24	10	8	5	1	–	–
7	08.08.17	Д 5 +	16	30	20	27	34	–	–	–	133	24	8	7	6	2	1	–
8	23.08.17	Д 6 +	16	30	21	28	39	15	–	–	161	34	8	9	7	4	5	1
9	18.09.17	Д 7 +	16	30	21	28	39	25	10	–	168	40	4	5	11	8	6	6
10	07.10.17	Д 7 +	16	30	21	28	39	25	10	–	175	40	2	2	2	8	14	12
11	04.11.17	Д 7 +	16	30	21	28	39	26	12	–	178	32	2	2	–	6	20	2
12	03.12.17	Д 7 +	16	30	21	28	39	26	14	–	180	30	1	1	2	4	22	–
13	04.01.18	Д 8 +	16	30	21	28	39	26	16	9	191	36	6	2	2	4	22	–
14	01.02.18	Д 8 +	16	30	21	28	39	26	16	11	193	36	6	2	2	4	22	–

Такая стратегия развития вполне объяснима: в октябре и ноябре растения, как это показали наши наблюдения, завершили размножение и ушли под зиму с солидной порцией половых продуктов, оогониев и антеридиев, находящихся на завершающей стадии развития. Можно предполагать, что в следующем вегетационном сезоне их весеннее размножение будет более активным, чем на первом году жизни. У меченых растений D<sub>2</sub> первые признаки фертилизации рецептакулов появились также 8 июня, а первый зрелый рецептакул был зарегистрирован 23 августа. У этого растения период созревания пришелся на летнее время и был чуть короче. Размножались растения D<sub>2</sub> с 18 октября до 4 ноября. Под зиму они ушли стерильными, имея

восемь дихотомических ветвей. Основная часть рецептакулов у представителей этой возрастной когорты имела четвертую стадию зрелости, и она оставалась неизменной в течение всего зимнего периода, с декабря по февраль.

Сравнение морфогенеза и размножения растений D<sub>2</sub> с растениями D<sub>1</sub> показывает, что стратегия их сезонного развития в целом одинакова и направлена в большей мере на рост и созревание растений, чем на их размножение. За первый год вегетации представители этой возрастной группы успевают высеять небольшое количество половых продуктов с конца августа по начало ноября. Зимой рассеивание половых продуктов и зигот у них останавливается. Мы судим об этом по тому, что рецептакулы у этих растений с 3 декабря по 1 февраля не изменили состояния зрелости Ф<sub>4</sub> на Ф<sub>5</sub>.

У растений D<sub>3</sub> (табл. 3), имевших на период мечения три дихотомических ветвления, первые апикальные ветви, демонстрирующие признаки закладки концептакулов, появились раньше, чем у более молодых растений D<sub>1</sub> и D<sub>2</sub>, однако в размножение они, как и представители младшего возраста, вступили только 23 августа. Размножались они более активно и в течение более длительного периода – с конца августа до начала декабря. Наиболее активно концептакулы закладывались у них в июле. Так, при обследовании, проведенном нами 12.07.2017, признаки фертилизации имели только 20 апикальных ветвей, а самое большое общее количество рецептакулов – 44 – у растений D<sub>3</sub> было обнаружено 18.09.2017 и 7.10.2017.

Таблица 3

**Развитие меченых растений *Fucus distichus* (D<sub>3</sub>), произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном в бухте Сероглазка в период с 01.04.2017 по 01.02.2018 г.**

**Development of labeled plants of *Fucus distichus* with 3 dichotomy (D<sub>3</sub>) from April 1, 2017 to February 1, 2018 in Segorlazka bay**

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка (мм)									Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов						
			L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	L <sub>4</sub>	L <sub>5</sub>	L <sub>6</sub>	L <sub>7</sub>	L <sub>8</sub>	L <sub>9</sub>			Ф <sub>0</sub>	Ф <sub>1</sub>	Ф <sub>2</sub>	Ф <sub>3</sub>	Ф <sub>4</sub>	Ф <sub>5</sub>	
1	01.04.17	Д 3 +	19	25	15	–	–	–	–	–	–	64	8	8	–	–	–	–	–	–
2	16.04.17	Д 3 +	19	26	20	–	–	–	–	–	–	72	8	8	–	–	–	–	–	–
3	13.05.17	Д 3 +	19	26	30	–	–	–	–	–	–	87	8	5	3	–	–	–	–	–
4	08.06.17	Д 3 +	19	26	45	–	–	–	–	–	–	101	8	3	1	4	–	–	–	–
5	12.07.17	Д 7 +	19	26	45	20	20	20	20	–	–	180	32	20	3	5	4	–	–	–
6	27.07.17	Д 7 +	19	26	45	20	20	20	35	–	–	200	32	15	5	6	4	2	–	–
7	08.08.17	Д 7 +	19	27	46	20	21	22	47	–	–	221	32	8	6	7	6	5	–	–
8	23.08.17	Д 7 +	19	27	46	20	21	22	59	–	–	260	32	2	4	8	11	3	4	–
9	18.09.17	Д 8 +	19	27	46	20	21	22	60	40	–	270	44	10	2	3	7	11	11	–
10	07.10.17	Д 8 +	19	27	46	20	21	22	61	48	–	284	44	4	3	2	4	8	23	–
11	04.11.17	Д 8 +	19	27	46	20	21	22	62	49	11	295	30	3	2	1	2	10	12	–
12	03.12.17	Д 8 +	19	27	46	20	21	22	62	49	12	296	20	2	2	2	1	11	2	–
13	04.01.18	Д 8 +	19	27	46	20	21	22	62	49	13	297	18	2	2	2	1	11	–	–
14	01.02.18	Д 9 +	19	27	46	20	21	22	62	49	13	297	24	8	2	2	1	11	–	–

У обсуждаемой группы меченых растений, как и у представителей групп D<sub>1</sub> и D<sub>2</sub>, с декабря по февраль состояние зрелости практически не менялось, и большая часть рецептакулов в зимнее время находилась в стадии зрелости Ф<sub>4</sub>, которая, как было указано выше, характеризуется раздутием рецептакулов, наличием в пространстве между концептакулами и в самих концептакулах большого количества альгинатной слизи. Она является не только запасным веществом, но также выполняет криопротекторную функцию [14], препятствуя повреждению созревающих половых продуктов. Проведенное нами ранее изучение внутреннего строения рецептакулов (неопубликованные данные) показало, что в то время как оогонии еще не имеют делений, в концептакулах встречаются уже вполне оформленные антеридии, следовательно, мужские половые продукты созревают раньше, чем женские.

В табл. 4 представлены результаты линейного роста и развития растений фукуса (D<sub>4</sub>), которые на момент мечения имели по четыре дихотомических ветвления и 24 апикальные ветви: 12 с едва наметившимися крышками концептакулов, восемь – в стадии Ф<sub>1</sub>, три – в стадии Ф<sub>2</sub> и один – в стадии Ф<sub>3</sub>. Представители этой возрастной группы, судя по всему, начали свой рост еще осенью 2016 г., затем, имея несколько дихотомических ветвлений, они перезимовали.

В течение осени и последующего зимнего периода у них успели сформироваться по несколько рецептакулов с разной степенью зрелости. В середине мая только один из них был зрелости Ф<sub>4</sub>. Первые зрелые рецептакулы в стадии Ф<sub>5</sub> появились у них только во второй декаде июля.

Период размножения растений D<sub>4</sub> длился с июля до конца эксперимента. При этом самая активная его фаза началась в сентябре. Так, 23.08.2017, 18.09.2017 и 07.10.2017 растения этой возрастной группы имели 11, 13 и 19 рецептакулов соответственно. От общего числа фертильных ветвей этого растения рецептакулы Ф<sub>4</sub> составили до 57%. В те же даты проведения обследования состояния растений, 23.08.2017, 18.09.2017 и 07.10.2017, они имели самое большое общее количество рецептакулов: 40, 40 и 45 соответственно. В январе и феврале у представителей этой возрастной группы самыми многочисленными были рецептакулы, находящиеся в стадии развития Ф<sub>5</sub>. При этом в период с 04.01.2018 по 1.02.2018 ни один из рецептакулов Ф<sub>4</sub> не перешел в стадию зрелости Ф<sub>5</sub>. Это еще раз подтверждает наш вывод о том, что выход половых продуктов в самое холодное время года, неблагоприятное для прикрепления и прорастания зигот, приостанавливается. Под зиму меченые растения этой группы ушли с 19 рецептакулами в стадии зрелости Ф<sub>4</sub>. Они, как и более молодые растения D<sub>1</sub>–D<sub>3</sub>, не имели рецептакулов в стадии зрелости Ф<sub>5</sub>. К этому времени растения D<sub>4</sub> имели уже 10 дихотомических ветвлений, и его общая длина увеличилась с 62 до 250 мм, т. е. в четыре раза.

Таблица 4

**Развитие меченых растений *Fucus distichus* (D<sub>4</sub>), произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном в бухте Сероглазка в период с 01.04.2017 по 01.02.2018 г.**

**Development of labeled plants of *Fucus distichus* with 4 dichotomy (D<sub>4</sub>) from April 1, 2017 to February 1, 2018 in Segorlazka bay**

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

Растения D<sub>5</sub> имели совершенно отличный от представителей группы D<sub>4</sub> сценарий развития (табл. 5). Как и последние, они к моменту мечения были уже второгодними, то есть вегетирующими второй вегетационный сезон. На момент мечения, после осеннего рассеивания зигот, представители этой группы сохраняли в общей сложности 23 рецептакула с разной степенью фертильности, в том числе по три штуки в стадии зрелости Ф<sub>5</sub>. Поэтому данные представители фукуса приняли активное участие в весеннем воспроизводстве популяции и продолжали размножаться до июня включительно. С апреля до мая часть фертильных рецептакулов у них отвалилась, но в этот же период кустики D<sub>5</sub> дали новые дихотомические ветви. В июле и августе они «восстанавливали свою силу», росли и увеличивали массу, но, как видно из данных, приведенных в табл. 5, они не формировали новых рецептакулов со зрелостью Ф<sub>4</sub> и Ф<sub>5</sub>.

К концу второго сезона вегетации у представителей возрастной группы D<sub>5</sub> в результате увеличения количества дихотомических ветвлений появились новые апикальные ветви. К декабрю 44 из них уже имели признаки фертилизации. Удивительно, но вклад в воспроизводство популяции растений этого возраста был меньшим, чем растений возрастной группы D<sub>4</sub>, которые имели достаточно большое количество зрелых рецептакулов еще в июне. В июле и августе растения возрастной группы D<sub>5</sub>, как было сказано выше, практически не размножались. В сентябре –



октябре они вновь рассеяли некоторое количество зигот, а с ноября до начала февраля активность их размножения вновь снизилась, хотя следует отметить, что в его рецептакулах в это время шел активный процесс созревания половых продуктов.

Таблица 5

Развитие меченых растений *Fucus distichus* (D<sub>5</sub>), произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном в бухте Сероглазка в период с 01.04.2017 по 01.02.2018 г.

Development of labeled plants of *Fucus distichus* with 5 dichotomy (D<sub>5</sub>) from April 1, 2017 to February 1, 2018 in Segorlazka bay

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

В целом анализ данных, приведенных в табл. 5, позволяет говорить, что размножение растений D<sub>5</sub> происходило иначе, чем растений возрастной группы D<sub>4</sub>, – не столь активно, в течение более сжатого срока и порционно, т. е. достаточно вяло. Судя по тому, что в зиму растения D<sub>5</sub> ушли с большим количеством дозревающих половых продуктов можно предполагать, что, переживав, они продолжают свое развитие и в течение третьего вегетационного сезона.

### Заключение

Обобщая результаты изучения меченых растений камчатской популяции *F. distichus* subsp. *evanescens*, можно говорить, что данный многолетний вид характеризуется относительно высокой скоростью роста и в течение одного вегетационного сезона, произрастая в литоральной зоне, способен формировать семь дихотомических ветвлений. В разные сезоны года активность размножения у фукуса разная, но, как видно из представленных в работе данных, происходит практически постоянно. Она приостанавливается только в течение короткого зимнего времени при отрицательной температуре воды. Однако, судя по нарастанию степени фертильности рецептакулов, у изучаемого нами вида даже в это время очень медленно продолжается развитие половых органов. До наступления зимних месяцев у растений всех возрастных групп успевают созреть половые продукты, яйцеклетки и антерозоиды и рассеяться образовавшиеся в результате их оплодотворения зиготы.

Зимуют представители возрастных групп, имея большое количество рецептакулов в стадии, предшествующей полному созреванию и полному высypанию зигот. Именно поэтому после относительного зимнего покоя в марте у них, судя по всему, происходит дозревание половых продуктов, и в апреле – мае наблюдается ранневесенний пик массового размножения. Сложение календарных сроков, в течение которых разные меченые растения фукуса выбрасывали в окружающую среду зиготы, показывает, что размножение у камчатской популяции *F. distichus* происходит практически постоянно, кроме самых холодных месяцев года, января и февраля, когда литоральная зона – основное место произрастания фукуса – бывает покрыта припайным льдом и плотным снежным покровом. Растянутые сроки размножения и высокая активность зиготоношения являются гарантией успеха воспроизводства вида и сохранения его

популяций от вымирания в неблагоприятных условиях произрастания. Этой же причиной – гибкостью воспроизводства – можно объяснить и высокую способность вида к сохранению и расширению ареала.

### Литература

1. *Виноградова К.Л.* Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России // *Новости систематики низших растений.* 1999. Т. 33. С. 14–24.
2. *Coyer J., Hoarau G., Outot-le-Secq M.-P., Stam W., Olsen J.* A mtDNA-based phylogeny of the brown alga genus *Fucus* (Heterokontae: Phaeophyta) // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 2006. Vol. 39. P. 209–222.
3. *Coyer J., Hoarau G., van Schaik J., Luijckx P., Olsen J.* Trans-Pacific and trans-Arctic pathways of the intertidal macroalga *Fucus distichus* L. reveal multiple glacial refugia and colonizations from the North Pacific to the North Atlantic // *Journal of Biogeographics.* 2011. Vol. 38. P. 756–771.
4. *Nagasato C., Terauchi M., Tanaka A., Motomura T.* Development and function of plasmodesmata in zygotes of *Fucus distichus* // *Botanica Marina,* 2015. Vol. 58. № 3. P. 229–238.
5. *Клочкова Н.Г., Березовская В.А.* Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. Владивосток: Дальнаука, 2001. 205 с.
6. *Кашутин А.Н., Климова А.В., Клочкова Т.А.* Воздействие ледового покрова на межгодовые изменения состояния литоральных зарослей бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) // *Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University].* 2018. Вып. 44. С. 88–99.
7. *Кашутин А.Н., Климова А.В., Клочкова Н.Г.* Сезонная динамика роста *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (С. Agardh) Н.Т. Powell, 1957 (Phaeophyceae: Fucales) в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) // *Биология моря.* 2019. Т. 45. № 4. С. 231–239.
8. *Максимова О.В.* Некоторые сезонные особенности развития и определения возраста беломорских фукоидов // *Донная флора и продукция краевых морей СССР.* М.: Наука, 1980. С. 73–78.
9. *Чмыхалова В.Б.* Развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* Ag. в прикамчатских водах: канд. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 2005. 137 с.
10. *Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г.* Альгологические исследования на острове Старичков (восточная Камчатка). Жизненная стратегия, рост и размножение фукуса и ряда других видов морских водорослей // *Рыбоводство и рыбное хозяйство.* 2011. № 1. С. 24–33.
11. *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.
12. *Mathieson A.C., Shipman J.W., O'Shea J.R., Hasevlat R.C.* Seasonal growth and reproduction of estuarine furoid algae in New England // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1976. Vol. 25. P. 273–284.
13. *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.
14. *Кашутин А.Н., Шандин Е.А., Болотова Р.Г.* Постэмбриональное развитие бурой водоросли *Fucus distichus* после длительного воздействия низкой отрицательной температуры // *Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование: материалы XI Национальной научно-практической конференции (24–26 марта 2020 г.).* Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2020. С. 87–91.

### Информация об авторах Information about the authors

**Клочкова Нина Григорьевна** – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и природопользования; ninakl@mail.ru

**Klochkova Nina Grigorevna** – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Doctor of Biological Sciences; Professor of Ecology and Nature Management Chair; ninakl@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, доктор философии биологии (Ph.D.), 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; Ph.D, Vice-rector for Scientific work and international communications, Professor of Ecology and Nature Management Chair; tatyana\_algae@mail.ru