

КОРОЛЕВА Татьяна Николаевна

**РАЗВИТИЕ БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ  
*LAMINARIA BONGARDIANA* P. ET R.  
В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ**

03.00.32 – Биологические ресурсы

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва  
2004



582. 272

Научный руководитель: доктор биологических наук Н.Г. Клочкова

Официальные оппоненты: доктор биологических наук А.Н. Камнев  
доктор химических наук А.И. Усов

Ведущая организация: ВНИРО

Защита состоится 27 февраля 2004 года, в 15<sup>30</sup> часов на заседании диссертационного совета Д 501.001.53 при Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова

Адрес: 119899 Москва, Воробьевы горы, д. 1, корп. 12, МГУ,  
биологический факультет

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ

Автореферат разослан 24 января 2004 г.

Ученый секретарь совета,  
кандидат биологических наук



## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследований.** *Laminaria bongardiana* P. et R., исследованию которой посвящена настоящая работа, в прикамчатских водах является наиболее распространенной среди представителей рода *Laminaria* и имеет в этом районе высокое промысловое значение. До начала нашего исследования сведения по этому виду были весьма скудными и ограничивались, главным образом, результатами изучения его внутривидовой систематики, географического распространения и распределения (Петров, 1974; Блинова, Гусарова, 1970, 1971; Клочкова, Березовская, 1997; и др.). Информация о продолжительности жизни ее спорофитной генерации была неокончательная, какие-либо данные по сезонному изменению размеров, массы и общего химического состава отсутствовали, ничего не было известно об особенностях развития разновозрастных генераций в разных экологических условиях. Поэтому изучение биологии ее развития актуально для решения вопросов, связанных с рациональным использованием ее запасов в прикамчатских водах.

В связи с огромной практической и экологической значимостью представителей рода ламинария сведения по особенностям их вегетации необходимы для понимания внутривидовой систематики, истории формирования рода, современного распространения его представителей, причин, определяющих границы видовых ареалов, взаимоотношений ламинариевых водорослей в местах их совместного произрастания и т.д.

В последние десятилетия на российском Дальнем Востоке усилилось загрязнение прибрежных вод, что неизбежно влечет за собой снижение их биопродуктивности. Проблема охраны и контроля за качеством морской среды не может быть решена без изучения воздействия антропогенных факторов на гидробионты и, в частности, на водоросли-макрофиты, создающие первичную продукцию. Изучаемый нами вид характеризуется исключительными эврибионтичностью, полиморфизмом и устойчивостью к загрязнению (Клочкова, Березовская, 2001; Березовская, 2002). Это делает его привлекательным для изучения ответных реакций организма на разный уровень загрязнения. Сравнение особенностей вегетации в антропогенной и природной среде необходимо для лучшего понимания причин, обуславливающих особенности развития популяций *L. bongardiana* в разных частях ареала.

**Цель и задачи работы.** Целью настоящей работы является изучение биологии развития бурой водоросли *L. bongardiana* в прикамчатских водах. Для достижения поставленной цели было необходимо решить следующие задачи:

- выбрать районы проведения исследований на основе анализа условий произрастания изучаемого вида для определения воздействия среды на географическую и экологическую изменчивость, изменение биологии его развития;
- изучить особенности возрастного и сезонного роста и развития вида в районах с разными условиями обитания и определить воздействие факторов среды на изменение линейно-массовых параметров;
- изучить сезонные и возрастные изменения общего химического состава в разных частях пластины, отражающие особенности развития *L. bongardiana* на организменном и популяционном уровнях;



– выявить связь пространственного изменения толщины, обводненности и массы разных частей пластины с их функциональным состоянием и физиологической активностью; с помощью этих показателей охарактеризовать состояние популяций вида в разных районах произрастания;

– определить особенности перераспределения по пластине пластических веществ и найти показатель, отражающий состояние зрелости растений;

– выявить основные направления адаптационных морфо-физиологических перестроек организма в неблагоприятной среде и изменения общей стратегии жизненного цикла изучаемого вида.

**Научная новизна.** Впервые для *L. bongardiana* получены сравнительные данные по сезонному росту и развитию в разных географических районах и разных экологических условиях; изучена динамика скорости прироста и накопления массы у растений каждой возрастной группы; установлена продолжительность жизни спорофитной генерации вида и показано, каким образом изменяется стратегия его развития под воздействием антропогенных факторов.

Впервые у каждой возрастной генерации этого вида изучены сезонные изменения общего химического состава и особенности сезонного распределения пластических веществ по пластине, показано, что у *L. bongardiana* весьма неоднородно распределение по пластине толщины и массы и характер их сопряженных изменений служит хорошим показателем физиологического состояния растений.

Для определения состояния зрелости слоевищ был использован показатель – плотность внутренних тканей. На основе изучения его изменений в зависимости от сезона и возраста растений и среды их обитания выявлено, что при значительных его колебаниях спорообразование у них начинается только при определенном значении этого показателя. Основные адаптационные изменения *L. bongardiana* к неблагоприятным условиям сводятся в основном к морфо-физиологическим перестройкам организма, обеспечивающим достижение необходимой плотности внутренних тканей, а на популяционном уровне – к сокращению продолжительности жизни спорофитного поколения.

**Практическое значение.** Результаты исследований могут быть использованы для разработки рекомендаций по промыслу *L. bongardiana*. Они позволяют правильно установить сроки проведения промысла и нормы изъятия ламинарии. С помощью найденного показателя зрелости растений возможно определять состояние зрелости растений и физиологическое состояние популяции. Данные по общему химическому составу позволяют определить направление рационального использования ламинариевого сырья. Сведения по развитию растений в неблагоприятной среде могут быть использованы для оценки состояния прибрежных вод во всех районах Пацифики, где изученный вид имеет массовое развитие.

**Апробация работы.** Основные результаты исследований докладывались и представлялись на II-й научно-практической конференции «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки» (Петропавловск-Камчатский, 2000), научно-техническом симпозиуме «Современные

средства воспроизводства и использование водных биоресурсов» (Санкт-Петербург, 2000), научно-технической конференции профессорско-преподавательского состава КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, 2001), Международной конференции «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем» (Мурманск, 2001), Всероссийской конференции молодых ученых «Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век» (Владивосток, 2001), II-й и III-й научных конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2001 и 2002), Международной научно-практической конференции «Прибрежное рыболовство-XXI век» (Южно-Сахалинск, 2001), научно-технической конференции «Рациональное использование морских биоресурсов» (Петропавловск-Камчатский, 2002), Азиатско-Тихоокеанском филологическом форуме «Водоросли-2002» (Япония, 2002), I-й Международной конференции «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (Москва, 2002). Помимо этого, результаты исследований докладывались на заседаниях Камчатского отделения Всероссийского ботанического общества (КО ВБО) (2001, 2002) и на I-й научной сессии КО ВБО (2003), а также на расширенных коллоквиумах лаборатории прибрежных экосистем КамчатНИРО и семинарах лаборатории альгологии КФ ТИГ ДВО РАН.

**Публикации.** Материалы диссертации представлены в 17 публикациях.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 317 источников, из них 97 на иностранном языке. Работа изложена на 185 страницах, иллюстрирована 39 рисунками и 13 таблицами.

**Благодарность.** Выражаю искреннюю признательность моему научному руководителю д.б.н. Н.Г. Ключковой за постоянную помощь в работе на всех ее этапах, а также всему коллективу лаборатории альгологии КФ ТИГ ДВО РАН, и в первую очередь м.н.с. А.Э. Кусиди за совместные экспедиционные и лабораторные исследования. За консультации по загрязнению Авачинской губы и его воздействию на ее гидрохимический режим благодарю д.г.н. В.А. Березовскую. Я весьма признательна д.б.н., проф. А.Н. Камневу, д.х.н., проф. А.И. Усову и всем коллегам альгологам из ВНИРО, ТИНРО-центра, ПИНРО и других учреждений за консультации по разным вопросам, обсуждение результатов и критические замечания к работе.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

С начала прошлого века и до настоящего времени ламинариевые водоросли остаются излюбленным объектом морской альгологии. В главе дается обзор публикаций, касающихся представителей рода *Laminaria*. Приводятся литературные данные по массовым видам рода арктического, атлантического и тихоокеанского американского побережий. Отдельно обсуждаются публи-



кации, содержащие сведения по дальневосточным видам рода и особенно *L. japonica* как наиболее изученному в этом регионе. Рассматриваются все работы, касающиеся российского Дальнего Востока и содержащие любые сведения о *L. bongardiana*, и на основе их анализа сделан вывод о том, что, несмотря на множественные упоминания этого вида в научной литературе, состояние его изученности остается крайне недостаточным. Всестороннее исследование *L. bongardiana* началось только с начала 90-х годов, и по основным вопросам биологии развития, необходимым для разработки рекомендаций по ее рациональному использованию, данные практически отсутствовали. Влияние антропогенных факторов на стратегию ее развития вплоть до начала наших исследований никем не рассматривалось.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для настоящего исследования автор использовала, главным образом, собственные материалы. Дополнительно привлекались полевые дневники и журналы измерений растений, а также сухие образцы водорослей, собранные другими лицами. Так, в наше распоряжение были любезно предоставлены материалы и данные полевых исследований *L. bongardiana* Н. Г. Ключковой из заливов Корфа и Анапка (2000 и 2001 гг.), о. Карагинский (1997 г.). В распоряжение автора были переданы данные измерений более 1,5 тыс. разновозрастных образцов изучаемого вида, собранных в 2002 г. у о. Беринга м.н.с. КФ ТИГ ДВО РАН А.Э. Кусиди в период с июня по август включительно. Собственные сборы автора были произведены у побережья восточной Камчатки и Северных Курильских островов с 1999 по 2002 гг. Общее количество измеренных и взвешенных за период исследования образцов составило около 20 тыс., из них в Авачинской губе – 12 тыс.

У каждого слоевища определяли общую длину, длину и ширину пластинчатой части, отмечали состояние фертильности. Для определения степени рассеченности пластины подсчитывали количество ремневидных лопастей и фиксировали глубину разрывов. По нашим данным, пластина *L. bongardiana* довольно часто бывает рассечена на множество (до 32) лопастей. У каждого образца отдельно фиксировали массу всего слоевища и массу пластинчатой части. Для изучения особенностей развития внутренних тканей у растений вдоль центральной оси и края пластины через каждые 5 см делали высебки 3x3 см и 1x1 см (в зависимости от размеров растения) и по ним определяли толщину (мкм) и удельную массу (г/см<sup>2</sup>). Для расчета плотности использовали данные по размерам и массе высепок у растений, собранных во Втором Курильском проливе, в горле и во внутренней части Авачинской губы. Общий химический состав определяли в пластинчатой части у растений для каждой возрастной группы. При этом устанавливалось содержание воды и сухого вещества в нижней, средней и верхней частях пластины. Их определение проводили по стандартной методике – ГОСТ 7636–85.

## ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе приводится краткая физико-географическая характеристика всего района исследований и описываются особенности отдельных участков побережья, где был собран материал, использованный в данном исследовании. Рассмотрены основные гидрологические, температурные и гидрохимические характеристики всех районов исследования. Условия обитания во всех районах проведения исследований, несмотря на общее сходство, обусловленное непосредственной близостью районов, имеют черты своеобразия. Они, безусловно, накладывают отпечаток на особенности вегетации *L. bongardiana*, и ее изучение в разных районах позволяет понять, каким образом она адаптируется к различным условиям обитания, особенно неблагоприятным. Разделение районов Авачинской губы на слабо и сильно загрязненные сделано по данным В.А. Березовской (1988, 1999, 2002).

## ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАЦИИ И МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ *L. BONGARDIANA* И ДРУГИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА

Рассмотрены результаты альгологических исследований по изучению жизненных циклов представителей рода *Laminaria*. Приводятся характеристики распространенных в водах Камчатки форм изучаемого вида. Исследованиями Н.Г. Ключковой и В.А. Березовской (1997) было показано, что образование ряда форм вида – это результат возрастной изменчивости. Так, они обнаружили, что растения первого года жизни в своем большинстве представлены ф. *taeniata*. На втором году жизни большинство растений приобретает типовую форму. В следующем третьем вегетационном периоде самая старая часть популяции приобретает форму вида ф. *bifurcata*, а остальные растения сохраняют типовую форму вида. Нами было обнаружено, что у о. Парамушир во Втором Курильском проливе в условиях чрезвычайно сильного движения воды сохранение формы вида ф. *taeniata* происходит на всем протяжении жизни спорофита.

Размеры, форма и расположение клеток, а также клеточных слоев в слоевищах изучаемого вида сильно изменяются в зависимости от их возраста, сезона, фазы развития и факторов окружающей среды. В связи с тем что в последующих главах мы приводим данные по сезонным изменениям удельной плотности и обводненности тканей, напрямую связанных с особенностями внутреннего строения пластин *L. bongardiana*, в этой главе рассмотрены данные по строению внутренних тканей ламинариевых, и в том числе результаты изучения анатомического строения у представителей изучаемого нами вида.



## ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ *L. BONGARDIANA* В РАЙОНАХ С РАЗНЫМИ УСЛОВИЯМИ ПРОИЗРАСТАНИЯ

В главе приведен краткий информационный обзор по росту и развитию *L. saccharina*, *L. digitata*, *L. hyperborea*, *L. longicuris* и *L. japonica*. Все эти и другие известные виды рода живут более одного года. Для них характерно наличие двух периодов роста – весенний и осенний. Во время вегетации у пластин ламинарий может происходить как рост, так и разрушение. В течение всего периода развития представители каждой возрастной генерации имеют свои особенности.

*L. bongardiana* у о. Беринга вегетирует три года, однако трехлетние растения встречаются здесь крайне редко, скорее как исключение. В этом районе доминирует типовая форма вида, и приведенные ниже данные касаются только ее представителей. Процессы роста и созревания пластин у каждой возрастной группы протекают по-разному (рис. 1). Двухлетние растения достигают максимальной средней длины и массы пластины в июле. У однолетних растений эти периоды сдвигаются почти на месяц.

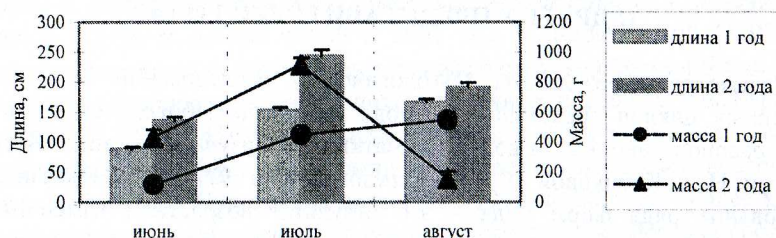


Рис. 1. Средняя длина и средняя масса пластин у разновозрастных представителей *Laminaria bongardiana* у о. Беринга в разные периоды вегетации

Во Втором Курильском проливе *L. bongardiana* представлена практически одной, зауженной формой вида. Вегетирует она здесь два года. Трехлетние растения за весь период исследования в этом районе нам не встречались. Возможные причины сокращения жизненного цикла до двух лет в районе, не испытывающем антропогенного загрязнения, были рассмотрены в наших работах (Королева, 2002; Клочкова, Королева, 2003). В этом районе пластина *L. bongardiana* имеет самую большую среднюю длину по сравнению с остальными районами исследований. О росте этих пластин мы судили по выраженному в процентах соотношению средних показателей прироста и первоначальной длины, а об изменениях их массы – по выраженному в процентах соотношению средних показателей накопления и первоначального ее значения. По длине оно составило у однолетних ламинарий (–25)%, и у двухлетних (–12)%, по массе (–54)% и (–31)% соответственно. Таким образом, представители разных возрастных групп уже различались в начале исследований, и в течение всего периода наблюдений их изменение имело свои особенности. Это позволяет говорить о том, что в этой точке ареала, как

и у Командорских островов, разновозрастные представители популяции вида развиваются по-разному.

В заливе Корфа размерные характеристики *L. bongardiana* изучали только в мае. Здесь доминирует типовая и капюшончатая формы вида. Средняя длина пластины однолетних ламинарий в это время достигала 53 см, а у двухлетних – 58 см. Средняя масса пластины у первых растений составляла 128 г, а у вторых – 134 г, что значительно меньше, чем у курильских и командорских растений в июле.

Развитие вида у юго-восточной Камчатки подробно рассмотрено для районов, расположенных в центральной части Авачинского залива. Здесь встречаются практически все известные формы вида. Чтобы иметь сопоставимые данные, мы в своих исследованиях остановились на изучении типовой формы вида. Для понимания особенностей линейного роста и накопления массы у *L. bongardiana* в разных экологических условиях: в чистой б. Вилучинской, загрязненном горле Авачинской губы и в сильно загрязненной внутренней ее части – мы сравнили средние показатели размеров и массы у образцов разного возраста в разные сезоны года.

В б. Вилучинской, судя по нашим данным, *L. bongardiana* вегетирует три года. Особенности развития ее однолетних растений является хорошо выраженные сезонные изменения всех показателей (рис. 2). В силу того что у растений практически отсутствует прошлогодняя часть пластины, в первую половину года они имеют самый интенсивный рост. Разрушение пластин к осени незначительно превалирует над их ростом в длину. У двухлетних растений изменения показателей средней массы остаются наиболее стабильными, в то время как средние показатели длины от весны к осени значительно уменьшаются. Происходит это за счет того, что в течение всей вегетации процессы разрушения пластин в определенной мере компенсируются их нарастанием. Особенности развития трехлетних растений является наиболее резко выраженные сезонные изменения средних показателей длины и массы. У них, в отличие от представителей других возрастных групп, в разные периоды вегетации доминирует либо процесс роста, либо разрушения пластины и в зависимости от этого наблюдается либо резкое увеличение, либо падение показателей, приведенных на рис. 2.

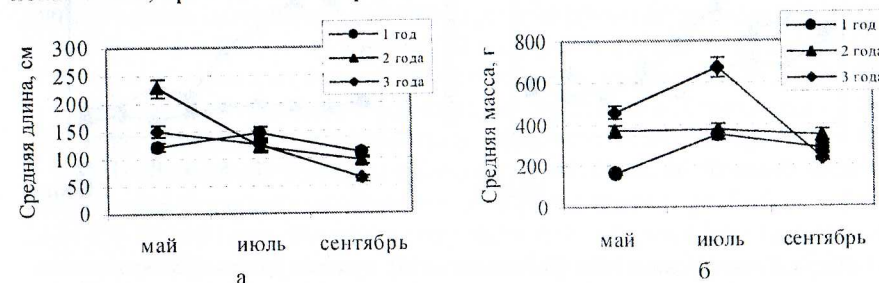


Рис. 2. Средняя длина (а) и средняя масса (б) пластин разновозрастных представителей *Laminaria bongardiana* в б. Вилучинской в разные периоды вегетации



В отношении всей популяции *L. bongardiana*, встречающейся в горле Авачинской губы, следует отметить некоторую ингибицию размеров (рис. 3). Длина пластин для популяции уменьшилась на 20%, а их масса на 42% по сравнению с растениями в б. Вилючинской. Следовательно, стратегия развития популяции направлена на максимальное сохранение линейных размеров пластины, и следовательно, ее фотосинтетической поверхности.

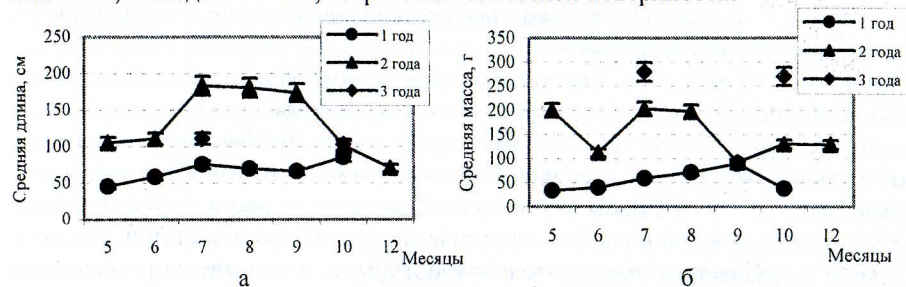


Рис. 3. Средняя длина (а) и средняя масса (б) пластин разновозрастных представителей *Laminaria bongardiana* в горле Авачинской губы в разные периоды вегетации

Кроме того, в условиях загрязнения значительно изменились особенности развития представителей самой старшей и самой младшей возрастных групп. Так популяция реагирует на слабое загрязнение среды. Внутренняя часть Авачинской губы, в отличие от горла, характеризуется как сильно загрязненный район. Следует отметить, что в микропопуляции *L. bongardiana* во внутренней части губы самой старшей возрастной группой являются двухлетки (Трофимова, Вялых, 2001; Королева, 2002). Развитие растений здесь совсем иное, чем в б. Вилючинской, оно также отличается и от их развития в горле губы. Изменение средних показателей длины и массы у однолетних и двухлетних растений в течение всего года протекают в противофазе (рис. 4).

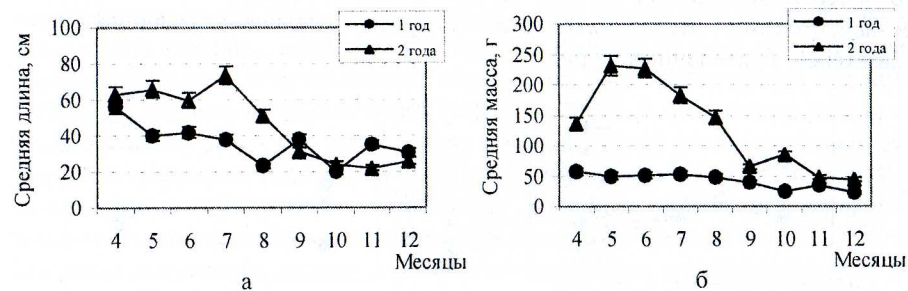


Рис. 4. Средняя длина (а) и средняя масса (б) пластин разновозрастных представителей *Laminaria bongardiana* во внутренней части Авачинской губы в разные периоды вегетации

Развитие однолетних ламинарий в сильно загрязненном месте принципиально отличается от их вегетации в других районах исследования. Находясь в стрессовых условиях, они не могут одновременно увеличиваться в длину и накапливать массу. Рост этих растений в стрессовых условиях протекает также иначе, и первый и второй пики интенсивного роста маскируются пульсирующими ритмами затухающего и возобновляющегося роста. Таким образом растение поддерживает размеры фотосинтетической поверхности пластин. У двухлетней ламинарии период наиболее интенсивного роста во внутренней части Авачинской губы приходится на то же время, что и в слабо загрязненном районе.

Сравнение особенностей развития *L. bongardiana* в разных районах исследования показывает, что наибольшие размерно-массовые показатели имеет ламинария из б. Вилючинской, а наименьшие – ламинария из внутренней части Авачинской губы. Судя по всему, общей стратегией развития растений является сохранение максимально возможной фотосинтетической поверхности, чтобы обеспечить контакт с окружающей средой. Это видно из того, что в слабо загрязненном районе сохранение линейных размеров пластин обеспечивается резким снижением их массы. При переходе к более стрессовым условиям обитания у растений снижаются и масса, и длина.

У представителей изученного нами вида в зависимости от состояния зрелости и фазы развития наблюдаются разные варианты изменения состояния пластин. Так, активный рост пластин может не сопровождаться их разрушением, может иметь место одновременное нарастание и разрушение пластин, и, наконец, только их разрушение. Первый случай наблюдается только у годовалых растений в ювенильный и постювенильный периоды развития, второй и третий – у представителей старших генераций. Примечательно, что процессы роста и разрушения пластин у них могут происходить с одинаковой или с разной скоростью, что приводит к появлению как положительных, так и отрицательных величин прироста их длины и накопления массы.

Сравнение особенностей развития *L. bongardiana* в горле и во внутренней части Авачинской губы показывает, что весной в том и другом районах стратегия развития у представителей всех возрастных групп совпадает. Но при этом значения скорости прироста длины и массы двухлеток из разных районов резко отличаются. Осенью стратегия развития разновозрастных растений не совпадает, за счет различий в скорости накопления массы пластин. Так, если в горле она больше у двухлеток, то во внутренней части губы – у однолеток. Это еще одно свидетельство адаптационных перестроек в развитии микропопуляции *L. bongardiana* в стрессовых условиях среды.

В горле Авачинской губы средняя удельная масса и толщина пластин за весь период исследований с мая по декабрь изменялись от 0,63 до 1,59 г/см<sup>2</sup> и от 450 до 1600 мкм. Во внутренней части губы удельная масса пластин изменялась от 0,39 до 3,21 г/см<sup>2</sup>, а толщина – от 400 до 4350 мкм. У растений из горла в каждом месяце значения удельной массы и толщины во всех частях пластины больше, чем у растений из внутренней части губы. И только в декабре значения этих показателей у растений из загрязненных районов резко воз-



растают, причем только в нижней части пластины. Анализ полученных данных показывает, что при двухлетнем и трехлетнем циклах развития формирование внутренних тканей у *L. bongardiana* принципиально отличаются.

## ГЛАВА 6. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАСТИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ ПО ПЛАСТИНЕ *L. BONGARDIANA* КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЕЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ

Установленное нами неравномерное пространственное распределение по пластине *L. bongardiana* толщины и удельной массы, на наш взгляд, обусловлено несколькими причинами. Наиболее значимыми среди них являются разная функциональная роль (рост, созревание зооспор, подготовка к зимнему покою и др.) различных частей пластины и связанная с этим способность растения концентрировать ассимилированные вещества в определенных местах слоевища за счет их перетока из соседних участков.

Изображенные графически перепады вдоль пластины значений удельной массы и ее толщины имеют вид пульсирующих волн с разной частотой и амплитудой. При этом в каждом из районов исследования характер изменения этих значений имеет свои особенности. Наиболее заметные колебания пульсирующих волн в каждом из районов были отмечены у двухлетних растений. При этом самую высокую частоту и амплитуду они имели в начале спороношения.

В слабо загрязненном горле Авачинской губы по сравнению с чистым Вторым Курильским проливом кривые распределения пластических веществ вдоль пластины выглядят практически сглаженными (рис. 5, 6). В то же время у растений из сильно загрязненного района, расположенного во внутренней части губы, они имеют не множество, а только несколько резко выраженных спадов и подъемов. Кроме того, в разных местах обитания более сглаженными у *L. bongardiana* являются волны, отражающие изменения либо толщины, либо удельной массы.

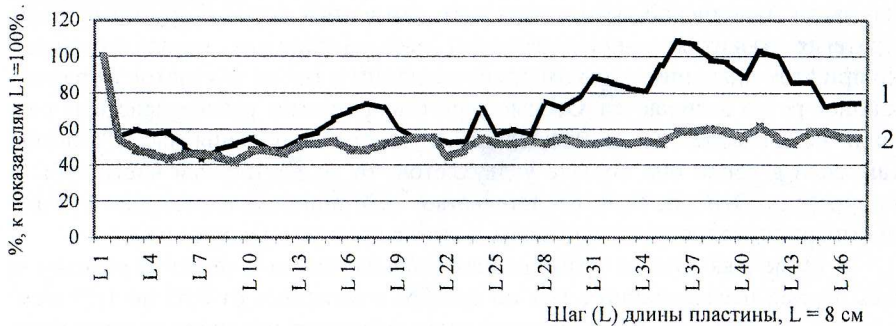


Рис. 5. Особенности пространственного распределения удельной массы (1) и толщины (2) по пластине двухлетней *Laminaria bongardiana* во Втором Курильском проливе в начале спороношения

Так, во внутренней части губы менее выражены изменения удельной массы, а во Втором Курильском проливе показатели удельной массы пластины резко изменяются при практически неизменной толщине. Именно ее колебания создают пульсирующую волну и свидетельствуют об активном передвижении ассимилятов. Характерной особенностью пульсирующих волн, отражающих изменения вдоль пластины удельной массы и толщины, является их несовпадение. В большинстве случаев они находятся в хорошо выраженной противофазе.

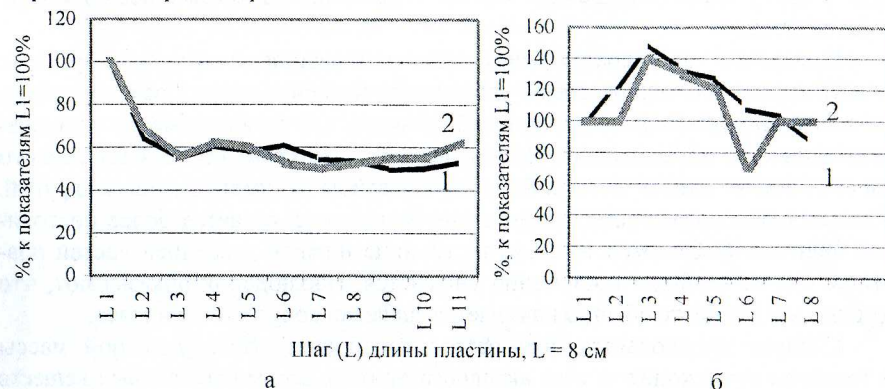


Рис. 6. Особенности пространственного распределения удельной массы (1) и толщины (2) по пластине двухлетней *Laminaria bongardiana* в горле (а) и во внутренней части (б) Авачинской губы в начале спороношения

Процессы транспорта по пластине ассимилированных веществ требуют значительных затрат энергии, поэтому можно предполагать, что растение, у которого наблюдается хорошо выраженная пульсирующая волна, находится в активном физиологическом состоянии.

В слабо загрязненном районе пульсирующие волны изменений удельной массы и толщины по пластине *L. bongardiana* не имеют высокой амплитуды. Изменения изучаемых нами показателей происходят более плавно, и в результате, как это показано на рисунке (рис. 6. а), обе волны сближены. Вместе с тем подъемы и спады этих волн образуют несколько слабо выраженных противофаз в средней и верхней частях пластины. Столь вялое изменение вдоль пластины изученных показателей у ламинарии из горла Авачинской губы, на наш взгляд, свидетельствует о низкой физиологической активности представителей этой микропопуляции.

Представители *L. bongardiana* из горла Авачинской губы внешне сохраняют вид относительно здоровых растений. У них еще достаточно крупная пластинчатая часть слоевища без аномалий развития и уродств и без биообрастания, которые столь обычны для водорослей из внутренней части Авачинской губы. Вместе с тем зарегистрированная нами пониженная транспортная функция внутренних проводящих тканей у ее представителей в горле Авачинской губы свидетельствует о депрессивном состоянии этой микропопуляции.



В сильно загрязненном районе пульсирующие волны изменений удельной массы и толщины по пластине *L. bongardiana* имеют совершенно другие очертания (рис. 6. б). Из приведенного выше рисунка видно, что во внутренней части Авачинской губы наблюдается значительная ингибция роста слоевищ. Уменьшение у них линейных размеров сопровождается некоторым увеличением толщины пластин. Однако колебания ее значений вдоль пластины настолько резкие, что соседние участки могут быть по отношению друг к другу вдвое тоньше или толще. У растений из чистых мест этого не наблюдается.

Изменение характера пульсирующих волн говорит о том, что стратегия развития растений в стрессовых условиях совершенно иная. Создание резерва ассимилированных веществ, необходимых для деления меристематических клеток и образования зооспор, осуществляется у них за счет резкого увеличения толщины в одной части пластины и уменьшения в другой. Удельная масса при этом, как показано на рисунке, остается более постоянной величиной. Она максимальна на границе нижней и средней частей пластины и к ее вершине постепенно снижается. Наблюдения показывают, что именно в этом месте обычно начинается закладка сорусов спорангиев.

Следует предполагать, что резкое увеличение здесь удельной массы и толщины происходит за счет активного притока ассимилированных веществ из соседних участков пластины. Совершенно очевидно, что в данном случае физиологическая активность, выражающаяся в активном проявлении транспортной функции, происходит во многом благодаря подавлению цитокинетических процессов, также требующих определенных энергозатрат. Такой способ развития *L. bongardiana* можно рассматривать как ее адаптационные приспособления к неблагоприятным условиям окружающей среды.

Общей особенностью распределения толщины в пределах пластины является ее постепенное увеличение от центральной продольной оси к краевым частям. Для рода ламинария такое явление обнаружено впервые. У других видов она к краю либо уменьшается (*L. japonica*, *L. saccharina*, *L. gurjanovae*, *L. cichorioides*, *L. angustata* и др.), либо остается почти неизменной (*L. dentigera*, *L. yezoensis*, *L. digitata* и др.). Примечательно, что у изучаемого вида, особенно у растений зауженной формы вида (f. *taeniata*), сорусы спорангиев развиваются обычно по краям пластины.

Сравнительный анализ особенностей изменения вдоль пластин показателей удельной массы и толщины у разновозрастных растений *L. bongardiana* из разных районов исследований показывает, что они могут одновременно или уменьшаться, или увеличиваться, или же находиться в противофазе. В отдельных случаях один из показателей может меняться, а другой – оставаться неизменным.

Чтобы интерпретировать все эти изменения, было необходимо использовать некий единый показатель, отражающий внутреннее состояние пластины. В качестве такового была выбрана плотность. Данные по изменению этого показателя вдоль пластин двухлетних ламинарий во Втором Курильском проливе представлены на рис. 7, в горле и во внутренней части Авачин-

ской губы – на рис. 8. Анализ приведенных данных показывает, что у курильских растений колебания значений плотности, как и изменения, вдоль пластины удельной массы и толщины происходят часто и амплитуда этих колебаний достаточно высокая.

На рис. 7 особо выделяется несколько пиков резкого повышения плотности. При этом максимальное ее значение ( $1,24 \text{ г/см}^3$ ) отмечается для предпоследнего пика, т. е. в верхней трети пластины. Минимальное значение этого показателя отмечается в ее нижней трети и составляет  $0,62 \text{ г/см}^3$ .

У растений из Авачинской губы изменения плотности вдоль пластины происходят не так часто, как у растений из Второго Курильского пролива. В горле губы наблюдаются два более или менее выраженных пика. Максимальное значение плотности соответствует второму пику, который приходится на среднюю часть пластины и составляет  $1,23 \text{ г/см}^3$ . Минимальное значение этого показателя ( $0,89 \text{ г/см}^3$ ) наблюдается у самой вершины слоевища.

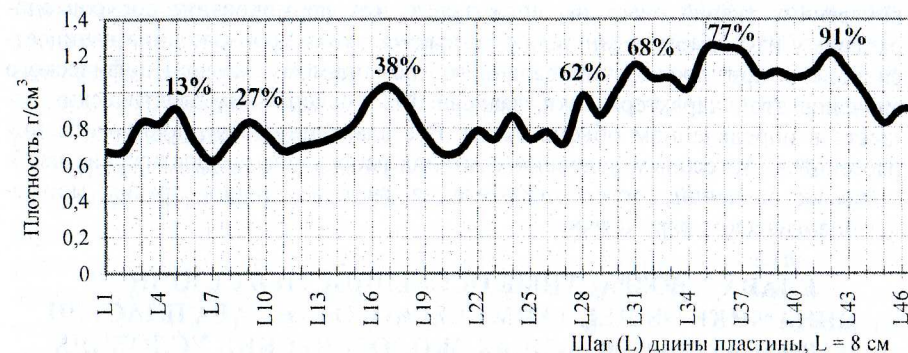


Рис. 7. Особенности пространственного распределения плотности по пластине двухлетней *Laminaria bongardiana* во Втором Курильском проливе в начале спороношения. (Цифры на графике указывают расстояние от основания пластины до пика плотности, выраженное в % к ее длине)

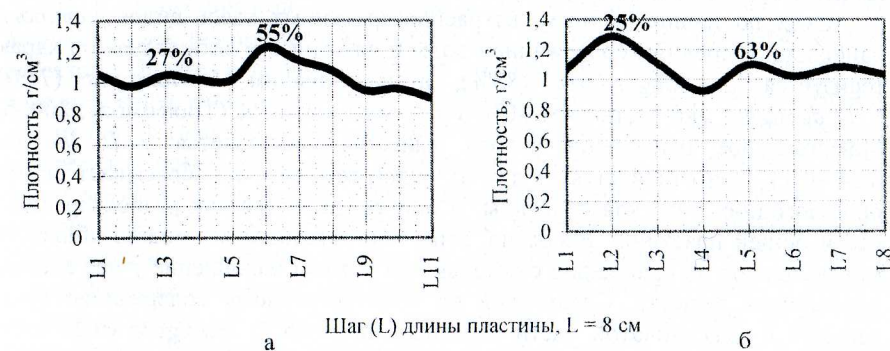


Рис. 8. Особенности пространственного распределения плотности по пластине двухлетней *Laminaria bongardiana* в горле (а) и во внутренней части (б) Авачинской губы в начале спороношения. (Цифры на графике указывают то же, что на рис. 7)



Во внутренней части Авачинской губы картина изменений плотности вдоль пластины иная. Самое высокое значение этого показателя (1,28 г/см<sup>3</sup>) характерно для нижней части пластины, а самое низкое (0,92 г/см<sup>3</sup>) – для средней. Интересно отметить, что при всех изменениях плотности у растений из разных мест обитания ее максимальные значения сопоставимы и колеблются от 1,23 до 1,28 г/см<sup>3</sup>, т. е. различаются на сотые доли. Размах колебания минимальных значений больше – от 0,62 до 0,92 г/см<sup>3</sup>. Изучение данных изменения плотности вдоль пластин в другие месяцы года – с мая по октябрь – показывает, что ее колебания в разные фазы развития растений отличаются и максимальные ее пики в зависимости от места произрастания смещаются в разные части пластины. Однако при всех изменениях у *L. bongardiana* пиков максимальной плотности она не превышает 1,3 г/см<sup>3</sup> и в большинстве случаев лежит в тех же пределах – от 1,23 до 1,28 г/см<sup>3</sup>.

Таким образом, данные по пространственному изменению плотности внутренних тканей пластины показывают, что формирование сорусов спорангиев у изучаемого нами вида в разных условиях произрастания начинается только при достижении заданного, по-видимому, видоспецифического значения этой характеристики, зависящей от содержания пластических веществ в определенном объеме ткани. Все адаптационные приспособления растений к стрессовым условиям обитания направлены на достижение необходимых значений этого показателя за счет изменения других морфофизиологических параметров.

#### ГЛАВА 7. ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ В СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ ОБЩЕГО ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ПЛАСТИН *L. BONGARDIANA* В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ И СТРАТЕГИЯ РАЗВИТИЯ ЕЕ ПОПУЛЯЦИЙ

До начала наших исследований было известно, что у камчатских ламинариевых содержание воды изменяется от вида к виду и составляет 79–88%. На долю сухого вещества приходится 12–21% (Клочкова, Березовская, 1997).

Судя по нашим данным, из распространенных здесь видов *Laminaria* наибольшим средним содержанием воды в пластинах в летний период характеризуется *L. bongardiana* (88%), а наименьшим *L. longipes* (76%). У *L. dentigera* она составляет 80% и у *L. yezoensis* 85% (Трофимова, 2000б). Максимальное накопление сухого вещества наблюдается у *L. longipes* (0,24 мг/г). Она отличается от других видов тем, что не сбрасывает старых прошлогодних участков пластины, и они сохраняются как разновозрастные части общей пластины. Вероятно, этим обстоятельством можно объяснить максимальное по сравнению с остальными видами накопление у нее ассимилированных веществ. Следующей по количественному содержанию сухих веществ в пластинчатой части слоевища является *L. dentigera* (0,20 мг/г). По сравнению с другими видами она имеет наиболее толстую пластину и самую большую продолжительность жизни – предположительно 5 и более лет. Содержание сухих веществ у *L. yezoensis* и *L. bongardiana* в это время достигает только 0,15 г/кг и 0,12 г/кг соответственно (Трофимова, 2000а, 2000б).

Для сопоставления плотности внутренних тканей с общим химическим составом в разных частях пластины в разные сезоны года были проведены специальные исследования. Изучали растения разных возрастов из разных географических районов с разными экологическими условиями.

Во Втором Курильском проливе в августе наибольшее среднее содержание воды (93,3%) было отмечено у двухлетних растений, а наименьшее (87,6%) – у однолетних. Среднее содержание сухого вещества составляло 6,7 и 12,4% соответственно. Обводненность тканей в пределах пластины у представителей каждой возрастной группы изменялось по-разному. Оказалось, что у однолеток максимальное содержание воды (95%) приходится на среднюю часть, а минимальное (80%) – на верхнюю. У двухлеток наиболее обводнена нижняя треть пластины (96%). В средней ее части содержание воды значительно уменьшается до 93%. Такое распределение воды в пластинах разновозрастных растений объясняется разными темпами их развития. Поскольку двухлетние растения созревают раньше, чем однолетние и более активно участвуют в спороношении, то эти и другие, представленные выше результаты позволяют говорить о том, что стратегия однолетних ламинарий в конце лета направлена в основном на рост пластин, а двухлетних – на развитие спороносной ткани.

Используя данные изучения общего химического состава *L. bongardiana* из залива Корфа, можно сказать, что у однолетних и двухлетних ламинарий обводненность пластин в мае, в период наиболее интенсивного линейного роста, одинакова и составляет 89,6%, а содержание сухого вещества – 10,4%. Изменения в пределах пластины количества воды и сухого вещества у них также сопоставимы. Максимальное содержание воды как у однолетних (92%), так и у двухлетних (91%) приходится на среднюю часть пластины, а минимальное (86 и 88% соответственно) – на верхнюю. Таким образом, можно сказать, что в конце весны у ламинарий в заливе Корфа наиболее обводнены ткани нижней и средней частей пластины, где расходуются ассимилированные вещества, в процессе ее активного роста.

В б. Вилучинской содержание воды в разновозрастных пластинах *L. bongardiana* значительно изменяется как в зависимости от возраста, так и от сезона. В мае, в период наиболее интенсивного роста водорослей, наибольшее содержание воды (91,4%) среди представителей всех возрастов имеют двухлетние растения, а наименьшее (86,4%) – трехлетние. В это время стратегия развития растений в этом районе направлена на активный рост, и более всего он проявляется у двухлетних ламинарий. В этот период у них активно расходуются ассимилированные вещества на клеточное деление. Образовавшиеся молодые клетки, как известно, характеризуются очень высоким содержанием воды, что приводит к обводненности тканей. В июле содержание воды в пластинах однолетних представителей вида резко снижается и становится равным 85%. У двухлетних и трехлетних растений значения этого показателя выравниваются и составляют 88%. После снижения активности линейного роста у водорослей начинается интенсивное увеличение толщины пластины и ее массы. В этот период растения запасают



пластические вещества, которые в летнее время направляются к местам формирования сорусов спорангиев. Осенью обводненность тканей у однолетних и двухлетних растений продолжает уменьшаться и становится равной 84 и 85% соответственно. У трехлетних ламинарий в это время значение изучаемого показателя возрастает до 91%, что на 3% больше, чем летом. Судя по нашим наблюдениям в начале осени (в сентябре) у *L. bongardiana* происходит активное спороношение, и поэтому водоросли в это время нуждаются в большом количестве ассимилированных веществ.

В горле Авачинской губы, как и в б. Вилючинской, наибольшая обводненность тканей отмечается в мае. Причем у однолетних и двухлетних растений она одинакова и равна 89%. В это время они имеют небольшую длину и массу пластин, а также низкую физиологическую активность по сравнению с ламинариями из б. Вилючинской. Несмотря на это, у них хорошо выражен весенний пик роста, поэтому их пластины максимально обводнены за счет значительного расходования ассимилятов. В летний период, в июле, содержание воды у представителей изучаемого вида уменьшается и составляет у однолетних 88%, а у двухлетних 85%. Трехлетние пластины в это время обводнены до 89%. В этот период растения всех возрастов созревают и готовятся к спороношению. В октябре, во время второго, осеннего периода интенсивного роста, однолетние и трехлетние пластины становятся менее обводненными (79 и 83% соответственно). Осенью содержание воды у них сначала увеличивается до 88%, а затем снижается до июльских значений и становится равным 85%. Данные, полученные для микропопуляции *L. bongardiana* в горле Авачинской губы, свидетельствуют о том, что здесь динамика обводненности растений совсем иная, чем в б. Вилючинской. Под воздействием слабого загрязнения растения частично меняют стратегию развития, тем самым приспособившись к условиям окружающей среды.

Динамика обводненности растений из внутренней части Авачинской губы резко отличается от других районов исследования. В течение всего периода исследования содержание воды у ламинарий мало отличается как по возрастам, так и по сезонам и колеблется в пределах 82–87%. Исключения составляют майские однолетние растения, обводненность которых достигает 70%. Другой особенностью распределения воды в пластинах ламинарии Бонгарда в этом районе является то, что у них прослеживаются два пика максимальной обводненности, в то время как в б. Вилючинской и в горле губы однолетние и двухлетние ламинарии имеют по одному пику. Первый пик максимальной обводненности у однолетних растений во внутренней части губы наблюдается в июле, а у двухлетних – на месяц раньше, в июне. Второй пик у растений обеих возрастных групп приходится на сентябрь. У *L. bongardiana* в данном районе весенний и осенний периоды интенсивного роста четко не выражены ни по показателям длины, ни по показателям массы пластин. Однако по наличию у этих растений двух пиков максимальной обводненности можно сказать, что таковые все-таки у них имеются, но маскируются в ходе адаптивных приспособлений к стрессовым условиям обитания.

Таким образом, можно сказать, что стратегия сезонного изменения содержания воды в пластинах *L. bongardiana* в разных экологических условиях имеет свои особенности. Общей стратегией развития растений является сильная обводненность тканей пластин в периоды наиболее интенсивного роста, так как именно в это время активно расходуются пластические вещества. Большую часть вегетации двухлетние растения обводнены сильнее, чем однолетние, и максимальное содержание воды у представителей этих возрастных групп приходится на весенне-летнее время. Это можно объяснить как тем, что после периода низкой фотосинтетической активности в пластинах сохраняется небольшой запас ассимилятов, так и тем, что скорость линейного роста пластин в весенне-летний период по сравнению с осенним значительно больше.

На рис. 9 представлены данные по распределению сухого вещества в ламинариях из разных районов Авачинского залива. Более наглядно изменения содержания сухого вещества в разных частях пластины у растений разных возрастов из разных мест обитания показаны в таблице.

Доля сухого вещества в разных частях разновозрастных пластин *Laminaria bongardiana* от его максимального количества, обнаруженного в ходе исследований(%)

Месяцы	Район исследований	Возраст растений								
		1 год			2 года			3 года		
		Часть пластины			Часть пластины			Часть пластины		
низ	середина	верх	низ	середина	верх	низ	середина	верх		
май	залив Корфа	39	35	57	43	39	48	--	--	--
	бухта Вилючинская	48	39	39	52	39	48	52	65	61
июнь	горло Авачинской губы	91	70	74	48	48	61	43	48	48
	внутренняя часть Авачинской губы	96	65	74	48	57	70	--	--	--
июль	Второй Курильский пролив	52	22	83	17	30	43	--	--	--
	бухта Вилючинская	61	70	65	52	74	39	35	74	52
	горло Авачинской губы	52	52	57	57	65	70	--	--	--
	внутренняя часть Авачинской губы	57	52	57	57	65	74	--	--	--
сентябрь	бухта Вилючинская	57	87	70	70	61	65	35	48	35
	горло Авачинской губы	57	61	61	61	57	52	--	--	--
	внутренняя часть Авачинской губы	57	57	59	70	78	22	--	--	--
октябрь	горло Авачинской губы	100	78	100	65	65	61	78	70	78
	внутренняя часть Авачинской губы	74	70	78	70	70	57	--	--	--



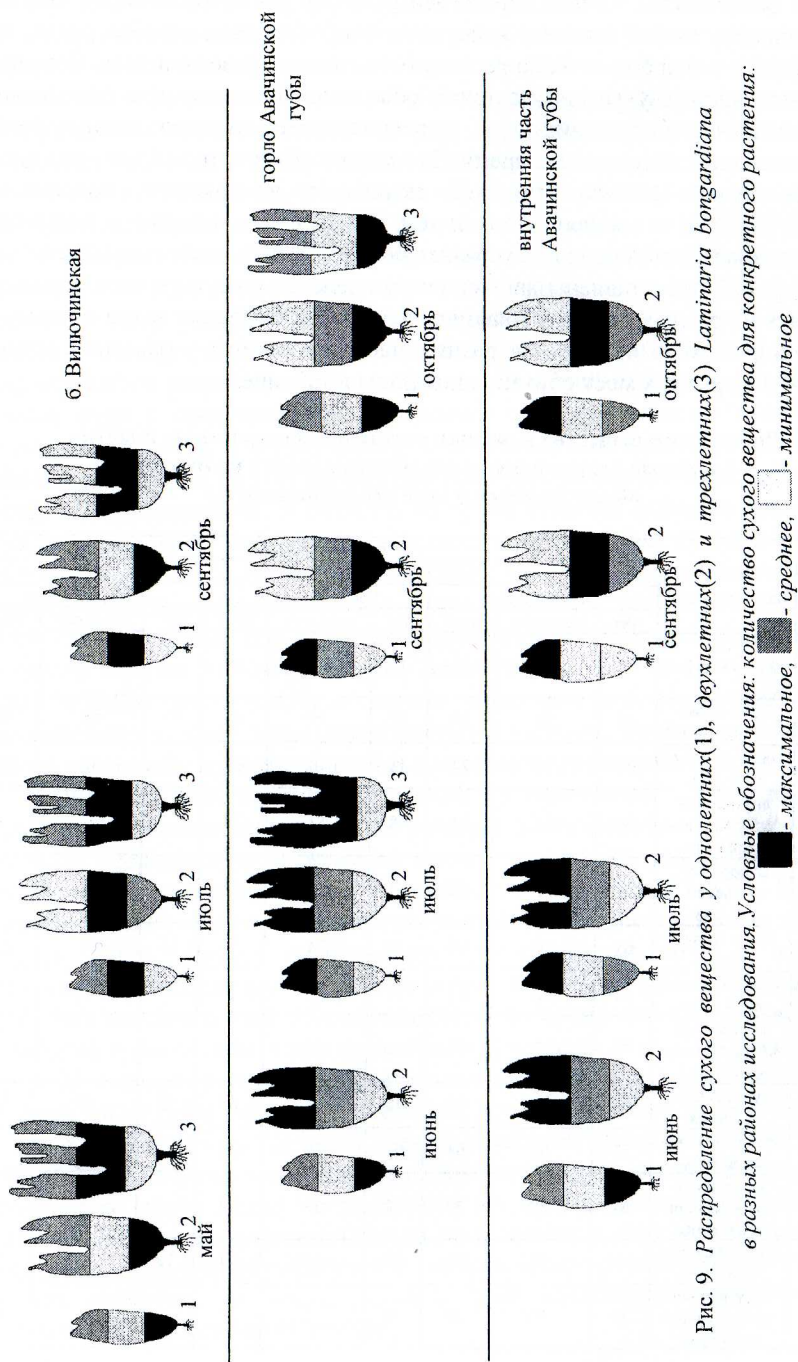


Рис. 9. Распределение сухого вещества у однолетних(1), двулетних(2) и трехлетних(3) *Laminaria bongardiana* в разных районах исследования. Условные обозначения: количество сухого вещества для конкретного растения: ■ - максимальное, ◻ - минимальное, ◻◻ - среднее.

Количественное содержание этих веществ выражено в процентах к максимально возможному их накоплению. Таковое, как видно из таблицы, было обнаружено у однолетних растений в горле Авачинской губы в октябре.

Приведенные в таблице данные по относительному содержанию сухого вещества, как и данные изменения плотности, показывают, что перепады значений содержания сухого вещества между разными частями пластины больше выражены у *L. bongardiana* из чистых местообитаний. Самые большие они у первогодок с о. Парамушир и у второгодок из б. Вилочинской. У представителей популяции, обитающей в горле Авачинской губы, эти изменения во все месяцы исследований выражены слабо, как и соответствующие изменения плотности. Во внутренней части Авачинской губы в период спороношения они, напротив, очень заметны у двухлетних растений. Эти различия наглядно отражают разницу в развитии растений из разных по экологическим условиям обитания районов.

Итак, представленные данные на рис. 9 и в таблице показывают, что различные части пластин *L. bongardiana* содержат разное количество сухого вещества. Предварительно было показано, что вдоль нее разным образом меняются плотность, толщина и удельная масса. Пространственно-временные изменения этих показателей, безусловно, сопровождаются преобразованием анатомической организации пластин и изменением химического состава.

Известно, что скорость выпаривания воды из растворов разной концентрации и вязкости при одной и той же температуре разная. В связи с этим для оценки химико-технологических характеристик сырья, собранного в разные периоды развития *L. bongardiana*, нам было интересно определить влагоудерживающую способность ее тканей. Для этого был проведен специальный эксперимент. Высечки, взятые у разновозрастных растений в разных третях пластины в разные месяцы года высушивали при одинаковой температуре. В течение всего периода их просушивания через каждые 30 минут производили их взвешивание. Изменение массы во времени показывало, с какой скоростью у них происходила потеря влаги. Эти данные, наряду с данными по содержанию сухого вещества и плотности, а также возраста изучаемой части пластины, позволяли судить о ее функциональном состоянии и в некоторой степени о химическом составе.

В мае у ламинарий всех возрастов 100%-ная влагоотдача происходит через 3 ч. В июле продолжительность высушивания резко сокращается: в 2 раза у однолеток и трехлеток и в 3 раза у двухлеток. В сентябре продолжительность высушивания у водорослей всех возрастов была одинаковой и составляла 1,5 ч. На скорость высушивания пластин большое влияние оказывает их анатомическое строение: в частности, толщина кутикулярного слоя, плотность меристодермы, размеры клеток внутренних тканей и другие особенности внутренней организации. Полученные нами данные имеют самостоятельную ценность и могут быть использованы для разработки рекомендаций по промыслу и технологии сушки *L. bongardiana*.



## ВЫВОДЫ

1. В прикамчатских водах в районах с разными физико-географическими и экологическими условиями *L. bongardiana* демонстрирует высокую экологическую изменчивость, которая в зависимости от сочетания факторов среды и уровня антропогенной нагрузки выражается в изменении продолжительности жизни, темпов роста и линейно-массовых параметров растений. Вместе с тем виду свойственна не столь значительная географическая изменчивость, и в каждом районе исследования встречаются его разные формы.

2. Особенностью сезонного развития изученного вида является наличие у него двух хорошо выраженных периодов интенсивного роста, наблюдаемых в первую и во вторую половину года. Первый сопряжен с сильным увеличением длины, а второй – в основном массы. Различия в развитии растений разного возраста выражаются в несовпадении по времени фенологических фаз. Разница между временем их наступления у разновозрастных растений может достигать одного месяца.

3. Максимальную скорость прироста и накопления массы имеют двухлетние растения. В весенний и ранне-летний период наиболее выражен линейный рост, в осенний – накопление массы. В середине лета наблюдается заметная приостановка роста, и в определенный момент разрушение пластин доминирует над их приростом. Однако в условиях сильного загрязнения стратегия развития популяции изменяется, и скорость накопления массы, особенно осенью, становится у однолетних ламинарий больше, чем у двухлетних.

4. Общий химический состав как в целом, так и в разных частях пластины имеет свои особенности у однолетних, двухлетних и трехлетних растений и объективно отражает их функциональное состояние. Максимальное для этого вида накопление сухого вещества отмечается на первом году жизни осенью, а минимальное – в конце вегетации.

5. Неодинаковая функциональная активность разных участков пластины, обусловленная перераспределением пластических веществ, выражается в изменениях толщины и массы отдельных ее участков. Амплитуда и частота одновременных колебаний этих показателей, характеризующие характер пульсирующей волны, косвенно отражают физиологическое состояние растений. Наиболее заметные колебания пульсирующих волн в пластинах водорослей каждого из районов исследования были отмечены у двухлетних растений, в начальный период спорообразования.

6. В период активного роста пластины *L. bongardiana* местом наибольшей концентрации сухих веществ является ее нижняя часть, в период зрелости – средняя часть, а при подготовке к зиме – нижняя причерешковая зона. Одной из важнейших особенностей изменения толщины по пластине *L. bongardiana* является ее постепенное увеличение от центральной продольной оси к краевым частям, что обусловлено стоком пластических веществ и разрастанием внутренних тканей.

7. Предложенный нами показатель – плотность внутренних тканей хорошо отражает состояние зрелости растений. В разных участках пластины в

разные фазы ее развития она неодинакова. При всех ее пространственно-временных изменениях плотность внутренних тканей у *L. bongardiana* не превышает  $1,3 \text{ г/см}^3$ . Спорообразование у вида начинается только при достижении близкого к этой величине значения плотности, в большинстве случаев – от  $1,23$  до  $1,28 \text{ г/см}^3$ .

8. К стрессовым условиям обитания растения адаптируются путем значительных морфо-физиологических перестроек. Развитие растений направлено на поддержание как можно большей площади фотосинтетической поверхности за счет заметного недоразвития внутренних тканей, снижения активности перетока пластических веществ по пластине, более равномерного распределения плотности, иной динамики накопления сухого вещества. Наиболее выражены адаптационные перестройки у самых молодых и самых старых растений. В слабо загрязненной среде в популяции резко сокращается доля трехлетних растений.

9. В условиях сильного хронического загрязнения *L. bongardiana* полностью переходит на двухлетний цикл развития. У растений наблюдается сильная ингибция линейных размеров и в результате уменьшается площадь фотосинтетической поверхности. При слабых перепадах плотности пластины имеет место резкое увеличение толщины в местах, где в определенные периоды развития организма скапливаются запасные вещества и плотность может достигать значения, необходимого для формирования спор. Скорость прироста и накопления массы пластин больше, чем в условиях слабого загрязнения, при этом растения не могут увеличивать длину и массу одновременно. В результате периоды активного роста в условиях сильного хронического загрязнения у *L. bongardiana* выражены слабо и регистрируются в основном по пику максимальной обводненности пластин.

## Список работ по теме диссертации

1. Трофимова (Королева) Т.Н. Особенности роста и развития камчатских промысловых водорослей *Laminaria bongardiana* P. et R. и *Laminaria yezoensis* Miyabe // Тез. докл. науч.-технич. симпозиума "Современные средства воспроизводства и использ. водных биоресурсов". – С.-Пб., 2000. – Т. 1. – С. 65–68.

2. Трофимова (Королева) Т.Н. Сравнительная характеристика накопления сухих веществ у разных представителей камчатских видов рода *Laminaria* в летний период // Тез. докл. II обл. науч.-практич. конф. "Проблемы охраны и рац. использ. биоресурсов Камчатки". – Петропавловск-Камчатский, 2000. – С. 99–100.

3. Клочкова Н.Г., Трофимова (Королева) Т.Н. Биологическое разнообразие альгофлоры и особенности развития ламинариевых сообществ острова Парамушир // Мат. II науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". – Петропавловск-Камчатский, 2001. – С. 51–53.

4. Трофимова (Королева) Т.Н., Чмыхалова В.Б. Развитие массовых видов бурых водорослей камчатского шельфа *Laminaria bongardiana* и *Fucus evanescens* в разных экологических условиях в летний период // Тез. докл.



Междунар. конф. "Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем". – Мурманск, 2001. – С. 238–240.

5. Трофимова (Королева) Т.Н., Вялых А.Э. Особенности вегетации *Laminaria bongardiana* (Laminariales, Phaeophyta) в условиях антропогенного загрязнения // Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых "Рыбохозяйственная наука на пути в XXI в.". – Владивосток, 2001. – С. 51–52.

6. Клочкова Н.Г., Трофимова (Королева) Т.Н. Развитие внутренних тканевых структур ламинариевых водорослей в разных экологических условиях // Тез. докл. Междунар. науч.-практич. конф. "Прибрежное рыболовство – XXI век". – Южно-Сахалинск, 2001. – С. 60–61.

7. Трофимова (Королева) Т.Н., Козлов Г.Т. Камчатские ламинариевые водоросли, перспективные для промышленного использования. Род Алярия // Тез. докл. Междунар. науч.-практич. конф. "Прибрежное рыболовство – XXI век". – Южно-Сахалинск, 2001. – С. 118.

8. Королева Т.Н., Писарева Н.А., Клочкова Н.Г. Краткий обзор состояния изученности рода *Laminaria* (Phaeophyta, Laminariales) и промыслового вида камчатского шельфа *Laminaria bongardiana* P. et R // Мат. науч.-технич. конф. "Рациональное использование морских биоресурсов". – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 27–38.

9. Королева Т.Н. Географическая и экологическая изменчивость промысловой бурой водоросли *Laminaria bongardiana* у берегов Камчатки и Северных Курильских островов // Тез. докл. I Междунар. конф. "Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки". – М., 2002. – С. 24–25.

10. Королева Т.Н., Вялых А.Э. Особенности развития *Laminaria bongardiana* (P. et R.) на литорали о. Беринга (Командорские острова) // Мат. III науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 226–228.

11. Koroleva (Trofimova) T.N., Klochkova N.G. Biology and ecological variability of *Laminaria bongardiana* P. et R. (Phaeophyta) on the coasts of the Russian Far East // Abs. 26<sup>th</sup> Annual and 50<sup>th</sup> Anniversary congress of Japanese society of Phycology and 3<sup>rd</sup> Asian Pacific Phycological forum. Tsukuba, Japan. Algae, 2002. – P. 117.

12. Королева Т.Н., Вялых А.Э. Камчатские ламинариевые водоросли, перспективные для промышленного использования. Род Алярия // Рыбное хозяйство. – 2002. – № 6. – С. 43–45.

13. Клочкова Н.Г., Королева Т.Н. Видовой состав морских водорослей-макрофитов острова Парамушир (Северные Курилы) // Альгология. – 2003. – Т. 13. – № 1. – С. 83–94.

14. Королева Т.Н. Изменчивость удельных показателей камчатской бурой водоросли *Laminaria bongardiana* (P. et R.) // Мат. XI съезда Русского ботанического общества "Ботанические исследования в азиатской России". – Новосибирск, Барнаул, 2003. – Т. 1. – С. 110–111.

15. Королева Т.Н. Сезонная динамика содержания воды и сухого вещества у бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. // Мат. науч.-технич.

конф. "Ресурсы и средства рациональной эксплуатации прибрежных акваторий Камчатки". – Петропавловск-Камчатский, 2003. – С. 35–39.

16. Королева Т.Н., Клочкова Н.Г., Вялых А.Э. Накопление фитомассы и изменение толщины пластин у бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. в условиях разной экологии // Систематическое и генетическое разнообразие гидробионтов камчатского шельфа (в печати).

17. Чмыхалова В.Б., Королева Т.Н. Некоторые особенности вегетации бурых водорослей *Laminaria bongardiana* и *Fucus evanescens* в разных экологических районах Авачинского залива // Мат. науч.-технич. конф. "Ресурсы и средства рациональной эксплуатации прибрежных акваторий Камчатки". – Петропавловск-Камчатский, 2003. – С. 40–44.