

Федеральное государственное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«Камчатский государственный технический университет»

**Т.Н. Королёва**

**РАЗВИТИЕ БУРОЙ ВОДОРОСЛИ  
*SACCHARINA BONGARDIANA*  
И АДАПТАЦИЯ К АНТРОПОГЕННОМУ  
ЗАГРЯЗНЕНИЮ**



Петропавловск-Камчатский  
2010

УДК 561.27  
ББК 28.08  
К68

Рецензенты

*А.Э. Кусиди,*  
кандидат биологических наук

*В.Б. Чмыхалова,*  
кандидат биологических наук

### **Королёва Татьяна Николаевна**

К68 Развитие бурой водоросли *Saccharina bongardiana* и адаптация к антропогенному загрязнению: Монография. – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2010. – 122 с.

ISBN 978-5-328-00216-5

В книге рассматриваются вопросы, касающиеся развития ламинариевых водорослей и камчатской бурой водоросли *Saccharina bongardiana*. Представлены результаты исследований по изучению ее адаптации к условиям антропогенного загрязнения и особенностей сезонного линейного роста, накопления массы водорослей в разных точках ареала и разных условиях загрязнения. Отдельно рассматривается, как изменяются значения толщины и удельной массы у разновозрастных представителей данного вида в разных условиях обитания и каким образом эти изменения отражают распределение по пластине пластических веществ, как меняются показатели плотности внутренних тканей пластин и какие при этом происходят сезонные изменения общего химического состава.

Книга предназначена для студентов, аспирантов и специалистов, занимающихся исследованиями в области альгологии, гидробиологии, морской экологии, охраны окружающей среды, добычи и переработки водорослей.

Фотографии в книге и на обложке являются авторскими.

**УДК 561.27**  
**ББК 28.08**

**ISBN 978-5-328-00216-5**

© КамчатГТУ, 2010  
© Королёва Т.Н., 2010

## Содержание

Введение .....	4
1. Объект и методика исследований .....	7
2. Особенности морфолого-анатомической организации и вегетации <i>S. bongardiana</i> и представителей рода <i>Laminaria</i> .....	18
3. Общие представления о развитии видов рода <i>Laminaria</i> .....	35
4. Особенности развития <i>S. bongardiana</i> .....	41
4.1. Особенности линейного роста и накопления массы .....	41
4.2. Скорость роста и накопления массы пластин .....	58
4.3. Изменения толщины и удельной массы .....	61
5. Распределение пластических веществ по пластине <i>S. bongardiana</i> как показатель ее физиологического состояния .....	69
6. Возрастные особенности в сезонной динамике общего химического состава пластин <i>S. bongardiana</i> в разных экологических условиях и стратегия развития ее популяций .....	81
6.1. Общие сведения о химическом составе видов рода <i>Laminaria</i> .....	81
6.2. Результаты изучения общего химического состава <i>S. bongardiana</i> .....	85
Заключение .....	98
Литература .....	106

## ВВЕДЕНИЕ

Для холодоумеренных вод Северного полушария одной из важных групп макрофитобентоса являются ламинариевые водоросли, которые принадлежат порядку *Laminariales* Kylin. Представители этого порядка относятся к наиболее крупным бурым водорослям. Благодаря большой биомассе и ценному химическому составу они активно используются промыслом. Наибольшее значение в практическом отношении имеет род *Laminaria*. Он является типовым для порядка и представлен большим числом видов. В дальневосточных морях России именно его представители занимают основное место в структуре водорослевого промысла.

В прикамчатских водах наиболее распространенным видом рода является *Saccharina bongardiana* (P. et R.) Seliv., Zhig., Hansen. Это название появилось недавно в результате переименования *Laminaria bongardiana* P. et R. На сегодняшний день среди систематиков по этому вопросу нет единого мнения. Более того, новые номенклатурные комбинации, полученные при проведении современных исследований молекулярно-генетическими методами, не приняты многими специалистами в этой области, и с позиции классической систематики, основанной на использовании традиционных методов определения объема таксонов по признакам общности их анатомо-морфологического строения и циклов развития, пока что не выдерживают критики. Вопрос по разделению рода *Laminaria* на сегодня также остается открытым и исследования по этому направлению продолжаются, так как были выполнены не в полном объеме. Надеемся, что в самое ближайшее время исследования по этому направлению будут завершены, и мы сможем окончательно утверждать о родовой принадлежности изучаемого нами вида. Ну а пока что название *Laminaria bongardiana* в тексте нашей книги будем использовать, как было предложено после его переименования.

Благодаря исключительной эврибионтности, хорошо выраженной возрастной, сезонной, географической и экологической изменчивости этот вид привлекателен в качестве модельного объекта для изучения ответных реакций организма и популяций на изменения условий среды и воздействия неблагоприятных факторов.

На шельфе Камчатки, в частности в Авачинском заливе, есть районы с высоким уровнем антропогенного загрязнения, и кроме этого планируется разработка нефтяных месторождений, что, безусловно, требует интенсификации исследований, направленных на разработку методов биомониторинга, оценки ущербов от разливов нефти и рекреации побережий, пострадавших от нефтяного загрязнения. Среди камчатских ламинариевых водорослей *S. bongardiana* является наиболее устойчивой к неблагоприятному воздействию (Клочкова, Березовская, 2001 и др.) Поэтому всестороннее изучение ее развития в Авачинской губе в условиях сильного антропогенного загрязнения позволит определить показатели ее ответных реакций на стрессовые условия обитания.

Другой немаловажной причиной, определившей интерес к изучению вида, является возможность проследить изменения его реакций, стратегии развития популяций в самых разных условиях естественной ненарушенной среды. Широкое распространение вида в северо-западной Пацифике, пестрота гидрологических и климатических условий этого региона позволили получить информацию об особенностях развития вида при разном сочетании факторов среды и лучше понять причины, определяющие изменения особенностей вегетации вида в пространстве и времени.

Знание этих особенностей необходимо для понимания внутривидовой систематики, истории формирования рода, современного распространения его представителей, причин, определяющих границы ареалов видов рода, их взаимоотношений в местах совместного произрастания и т. д. Не менее важны эти знания и для решения сугубо практических задач: определения возможной величины биологического урожая в определенных условиях и районах произрастания и расчета величины возможного изъятия вида из сообщества макрофитобентоса. Определение запасов водорослей в прикамчатских водах и их состояния не может быть решено не только без изучения вопросов количественного распределения водорослей вдоль побережья, но также и без изучения биологии развития массовых промысловых видов.

Важнейшими моментами биологии развития ламинариевых является определение длительности жизни особей макроскопического спорофитного поколения, особенностей сезонных изменений их линейных и массовых показателей и одновременного изменения общего химического состава. На основе этих данных возможно определение периодов максимального накопления биомассы и спороношения. Другим важным моментом биологии развития ламинариевых и, следовательно, изучаемого нами вида является определение различий в протекании онтогенеза у представителей разных возрастных групп в разных условиях среды. По ним можно судить о стратегии развития популяции вида и ее адаптационных изменениях.

Автор надеется, что вопросы, рассмотренные в данной монографии, помогут восполнить пробелы в области исследований по развитию ламинариевых водорослей и их адаптации к условиям антропогенного загрязнения, а также возможностям рационального использования водорослевого сырья. Книга содержит информацию, которая может быть интересной как студентам и аспирантам, так и специалистам, занимающимся исследованиями в области альгологии, гидробиологии, морской экологии, охраны окружающей среды, добычи и переработки водорослей.



## 1. Объект и методика исследований

*Saccharina bongardiana* имеет тихоокеанский азиатско-американский высокобореальный ареал. Этот вид распространен в юго-восточной части Берингова моря, на Аляске и Алеутских островах (Lindstrom, 1977), в северо-западной части Берингова моря, от залива Анадырский до мыса Наварина (Петров, 1973), у восточного побережья Камчатки (Зинова, 1954 а), Командорских (Виноградова и др., 1978; Гусарова, Семкин, 1986), Северных и Средних Курильских островов (Гусарова, 1972; А. Зинова, Перестенко, 1974). В Охотском море этот вид встречается в заливе Шелихова, в Пенжинском, Гижигинском заливах и у юго-западного побережья Камчатки (Блинова, 1968а, 1968б) (рис. 1).

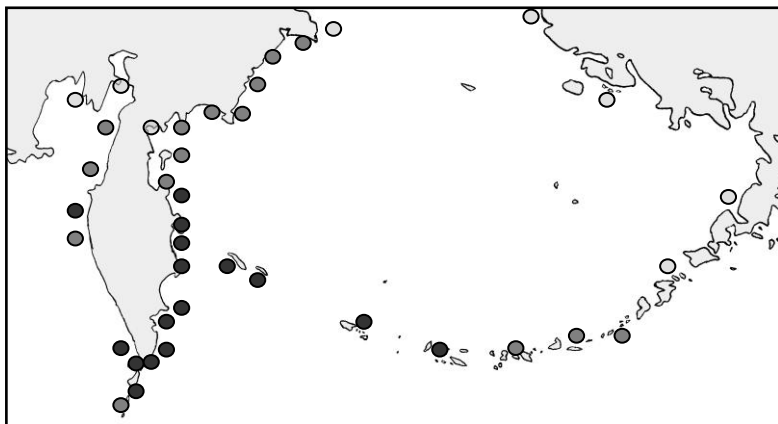


Рис. 1. Карта-схема распространения *Saccharina bongardiana*

Условные обозначения:

- – район, где вид является доминирующим;
- – район, где вид является субдоминантом;
- – район, где вид является сопутствующим

Ареалогический анализ и изучение пространственного изменения ценотической роли *S. bongardiana* показывают, что у восточного побережья Камчатки, о. Парамушир и Командорских островов она является доминантом в ламинариевых сообществах, образуемых представителями рода *Lamina-ria*. В остальных районах побережья она вытесняется

другими представителями рода: *L. lanciformis* (севернее м. Олюторский (Галанин, 1999)), *L. dentigera* (на Средних Курилах (Гусарова, 1984; Гусарова и др., 1993)), *L. appressirhiza* (в Охотском море (Возжинская, Блинова, 1970)) и *L. saccharina*, *L. setchelli* (на Аляске и Алеутских островах (Setchell, Gardner, 1925; Druehl, 1970)). Таким образом, юго-восточная Камчатка, Командорские и Северные Курильские острова могут рассматриваться как центр или ядро ареала *S. bongardiana*. Это обстоятельство во многом определило то, что основными районами проведения исследований были выбраны Авачинский залив, расположенный на юго-восточном побережье Камчатки, о. Беринга, входящий в группу Командорских островов, и Северные Курильские острова – Парамушир и Шумшу.

Побережье восточной Камчатки из-за меридиональной вытянутости, геоморфологических особенностей, разной степени приглубости берега и разной ширины шельфовой зоны характеризуется широким разнообразием абиотических условий. Интересной особенностью района является то, что в силу особых гидрологических условий вдоль этого побережья наблюдается неравномерное распределение температур поверхностного слоя воды в мелководной зоне шельфа и нарушение плавного широтного изменения температур.

Пестрота абиотических условий позволила проследить влияние разных экологических факторов и их сочетаний на развитие *S. bongardiana*. Так, например, для выявления влияния на рост и развитие растений длины дня и температуры воды изученный нами материал отбирался в районах побережья, удаленных в географическом отношении, но близких по температурным условиям; для изучения влияния на водоросли гидродинамических и других факторов в районах с разной конфигурацией берега, но в одни и те же или близкие календарные сроки и т. д.

Для настоящего исследования автор использовала, главным образом, собственные материалы. Дополнительно привлекались полевые дневники и журналы измерений растений, а также сухие образцы водорослей, собранные другими исследователями. Так, в наше распоряжение были предоставлены материалы и данные полевых исследований *S. bongardiana* Н.Г. Клочковой из заливов Корфа и Анапки (2000 и 2001 гг.), о. Карагинский (1997 г.).



Собственные сборы автора были проведены у побережья восточной Камчатки (рис. 2) и Северных Курильских островов. В некоторых местах: вдоль п-ова Шипунского, в районах, прилегающих к мысам Входному, Ловушек, Скалистому, Вертикальному, Угловому, Станицкого, Безымянному и Опасному, а также в бухтах Бечевинской и Жировой были сделаны однократные сборы проб *S. bongardiana* в период с 1996 по 2001 г. При этом во всех случаях сбор материала проводили с середины июля до конца августа, в период, когда основная часть ее популяции достигает зрелости и вступает в размножение.

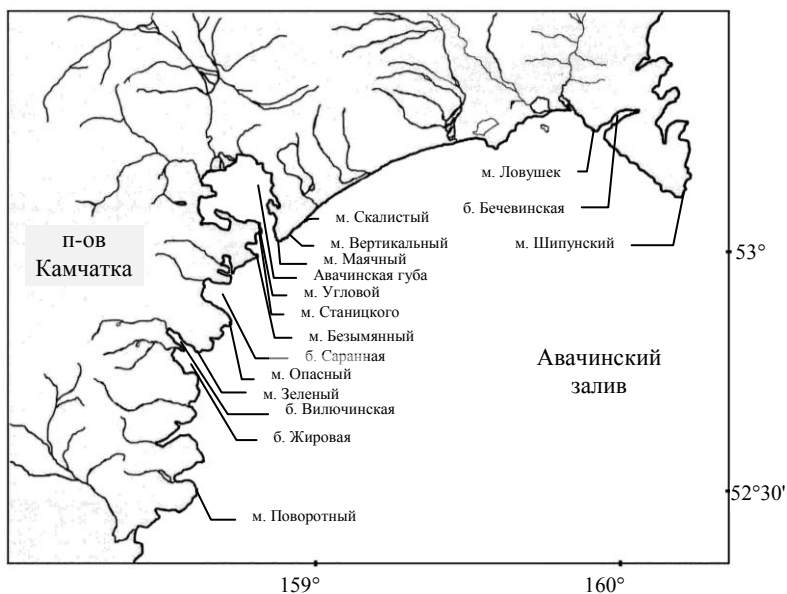


Рис. 2. Карта-схема района проведения исследований в Авачинском заливе

У островов Парамушир и Шумшу автор проводила исследования в течение июля-августа 2000 г. и августа 2001 г. В б. Саранной (Авачинский залив) сезонные сборы сахарины были проведены в 1996 г. Относительно регулярные сборы и наблюдения за развитием растений в разных местообитаниях были сделаны автором в б. Вилючинской. Исследования были начаты здесь с 1996 г. и продолжались до 2000 г. Отбор основного количества проб проводили в районе, прилежащем к

м. Зеленый, где *S. bongardiana* представлена типовой формой вида. Этот район был выбран в качестве полигона для изучения биологии развития вида в ненарушенной природной среде.

Для определения темпов роста у разновозрастных представителей изучаемого вида пробы собирали два раза весной в первой и последней декадах мая, в период интенсивного роста, затем два раза летом для уточнения сроков спороношения и два раза осенью для определения начала второго периода роста. В последующие годы, в 1997–2000 гг., осуществляли разовые сезонные сборы материала. Из-за отсутствия регулярного сообщения, удаленности б. Вилючинской и закрытия навигации для маломерного флота собрать там пробы в зимнее и ранневесеннее время, к сожалению, не удалось.

Сбор материала на островах Парамушир, Шумшу, а также у о. Беринга проводили, главным образом, в литоральной зоне шельфа, где Сахарина Бонгарда образует заросли почти со 100%-ным проективным покрытием (рис. 3), что позволило взять здесь количественные пробы *S. bongardiana* в разных ее горизонтах.



Рис. 3. Заросли *Saccharina bongardiana* на острове Парамушир почти со 100%-ным проективным покрытием

В сублиторальной зоне шельфа сбор ламинариевых выполняли легководолазы – сотрудники ООО «Камчатские биоресурсы». У восточного побережья Камчатки сбор водо-

рослей осуществляли, главным образом, в сублиторали, на глубинах 2–6 м, в зоне эколого-ценотического оптимума *S. bongardiana*. Большую постоянную помощь в сборе проб нам оказывали сотрудники ООО «Подводсервис».

Для углубленного изучения особенностей развития разновозрастных генераций *S. bongardiana* и формирования представлений об изменениях стратегии развития ее популяции в неблагоприятных экологических условиях была выбрана Авачинская губа. В связи с ее удобным расположением и близостью к лаборатории мест сбора альгологического материала мы имели возможность проводить немедленную морфометрическую обработку собранных проб в камеральных условиях и определять у собранных образцов общий химический состав.

Немаловажным обстоятельством, способствовавшим выбору Авачинской губы в качестве полигона для исследований, явилась возможность получения материала из районов с разной степенью антропогенного загрязнения. Экологическая ситуация в этом районе, сложившаяся к началу наших исследований, детально описана в работах В.А. Березовской (1988, 1999а).

Сбор проб водорослей в Авачинской губе автор проводила в период с 1996 по 2002 гг. С 1999 по 2001 гг. пробы водорослей собирала каждые 25–30 дней в районах, показанных на рис. 4. Во внутренней части губы исследования начинали с апреля и продолжали по декабрь. В зимнее время из-за мощного ледового припая и большого снежного покрова сбор материала не проводили.

В горле губы во все годы исследований сбор проб начинали только после снеготаяния, которое в этом районе наблюдается в мае. Пробы водорослей на литорали и в сублиторальной кайме автор собирала во время сизигийных отливов. Количественные, с 1 м<sup>2</sup>, и качественные пробы ламинарии в сублиторальной зоне шельфа доставали легководолазы. В ходе проведения исследований обязательно измеряли температуру воздуха и воды.

Во время работы за пределами Авачинской губы на борту судна водоросли делили по возрастам и измеряли. Данные измерений записывали в журнал по определенной схеме. Часть растений, измеренных на судне, отбирали для последующей камеральной обработки: анатомических исследований, опре-

деления общего химического состава, изготовления гербария и т. д. Растения, собранные в одном месте, составляли одну пробу. Их укладывали в полиэтиленовые мешки. На этикетке указывали глубину, условия произрастания, место и время сбора. При взятии проб в полевом дневнике описывали структуру макрофитобентоса и собирали массовые сопутствующие виды, определяли плотность растительного покрова, состояние водорослей, наличие у них биообрастания и т. д.



*Рис. 4. Карта-схема Авачинской губы с указанием мест сбора материала*

Кроме растений, собранных на дне, в настоящем исследовании использовали дрейфующие (плавающие в воде) и береговые (лежащие на берегу) штормовые выбросы (рис. 5). Изучение составленных из них выборок, давало представле-

ние не только о возрастном и размерном составе образцов, подвергавшихся элиминации, но и дополнительные представления о стратегии развития популяции за счет избирательного и неизбирательного вычленения из ее состава растений с определенными характеристиками.



*а*



*б*

*Рис. 5. Свежие береговые штормовые выбросы *Saccharina bongardiana* на побережье Авачинского залива (а) и острова Шумиу (б)*

Камеральную обработку собранных проб, во избежание изменения химического состава и структуры тканей, производили в течение суток. Хранение проб с момента доставки в лабораторию до начала обработки осуществляли в холодильной камере при температуре не выше +4°C. Для последующего сравнения данных морфометрических, анатомических и химических исследований каждому изученному образцу присваивали номер и далее, при записи результатов любых выполненных для него исследований, указывался этот номер.

Материал, который собирали в 1999–2001 гг. в Авачинской губе и у о. Парамушир, обрабатывали следующим образом. Вначале растения, входящие в одну пробу, разбирали по возрастным группам: ювенилы, однолетние, двухлетние и трехлетние. Возраст образцов определяли по особенностям их морфологии: размерам, окраске, текстуре слоевищ. С этой же целью использовали регистрирующие структуры: количество и окраску колец на срезах черешков, произведенных в их нижней трети и количество ярусов ризоидов на продольных срезах в основании черешков.

Обработку каждой возрастной группы проводили отдельно. Прежде всего, растения измеряли. Для этого каждое слоевище раскладывали на лабораторном столе, поверхность которого была расчерчена сеткой 1×1 см, и определяли у него общую длину, длину и ширину пластинчатой части, отмечали состояние фертильности. Ширину измеряли в самой широкой части пластины.

Для определения степени рассеченности пластины подсчитывали количество ремневидных лопастей и фиксировали глубину разрывов. Пластина *S. bongardiana* довольно часто бывает рассечена на множество (до 32) лопастей (рис. 6). Глубина разрывов в зависимости от возраста растений и времени года бывает разной. Появление и усиление разрывов пластины во многом определяет морфогенез и морфологическую изменчивость вида.

После измерения каждый образец взвешивали на весах с максимальной нагрузкой до 2 кг и до 10 кг. При необходимости использовали аналитические электронные весы ВЛКТ

с максимальной нагрузкой до 500 г. У каждого образца отдельно фиксировали массу всего слоевища и массу пластинчатой части. Одна проба в среднем состояла из 60–90 разновозрастных растений. При этом количество взвешенных и измеренных образцов одного возраста в пробе, собранной в одном и том же месте, было не менее 15 и максимально достигало 45.



Рис. 6. Пластина *Saccharina bongardiana*, рассеченная на большое количество лопастей

Опыт наших исследований показывает, что при таком числе образцов получают достаточно устойчивые средние значения изучаемых величин. Это хорошо согласуется с мнением других исследователей, проводивших обработку сезонных сборов ламинарии с целью изучения биологии развития. Так, М.С. Киреева и Т.Ф. Щапова, обсуждая результаты изучения *L. saccharina* и *L. digitata* установили, что 20 образцов достаточно для получения точных данных для коэффициента Р/В (В – общий вес растения, Р – его годовая продукция). Уже при этом количестве обработанных ими растений колебания Р/В не выходили за пределы двух-трех десятых (Киреева, Щапова, 1938).

Общее количество измеренных и взвешенных за период исследования образцов составило около 20 тыс. В Авачинской губе было изучено более 12 тыс. образцов. Результаты определения размерно-весовых показателей заносили в компьютерную базу данных. Средние значения всех изученных показателей по каждой возрастной группе для каждого вре-

мени сбора определяли с помощью стандартных программ компьютерного анализа.

Затем обработка проб была усложнена. После измерения и взвешивания образцов, в каждой возрастной группе, принадлежащей к одной пробе, выбирали 10 наиболее типичных растений. Их использовали в дальнейшем для изучения особенностей развития внутренних тканей, и на основе этих данных судили об особенностях ассимиляционных процессов и перераспределении вдоль слоевища в разные фазы онтогенеза синтезированных веществ. У отобранных растений в разных местах пластины делали высечки, и по ним определяли толщину (мкм) и удельную массу ( $\text{г}/\text{см}^2$ ).

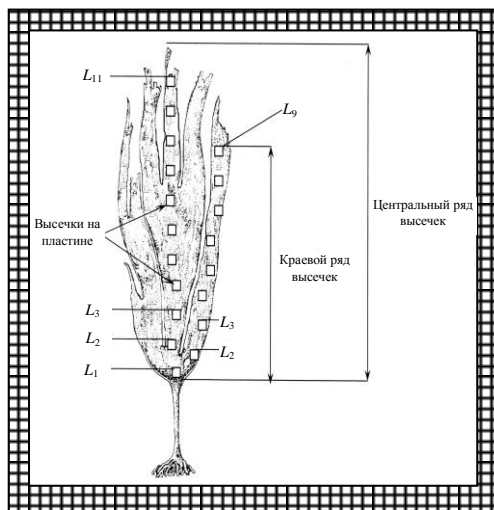


Рис. 7. Схема отбора высечек в пластинчатой части *Saccharina bongardiana*

Высечки пластины  $3 \times 3$  см и  $1 \times 1$  см (в зависимости от размеров растения) производили следующим образом. Вдоль центральной оси и края пластины через каждые 5 см накладывали шаблоны, указанных выше размеров, из плотного водонепроницаемого материала и очерчивали их канцелярским ножом. Первую высечку производили в основании пластины и обозначали ее, как  $L_1$ , последующие высечки обозначали, как  $L_2, L_3, \dots, L_n$ , где индекс  $L$  обозначал местоположение высечки, и по нему судили, на каком расстоянии от черешка была сделана эта высечка (рис. 7).

Каждую высечку взвешивали на аналитических электронных весах с точностью до 0,01 г. Для определения ее толщины делали поперечные срезы и готовили временные водно-

Высечки пластины  $3 \times 3$  см и  $1 \times 1$  см (в зависимости от размеров растения) производили следующим образом. Вдоль центральной оси и края пластины через каждые 5 см накладывали шаблоны, указанных выше размеров, из плотного водонепроницаемого материала и очерчивали их канцелярским ножом. Первую высечку производили в основании пластины и обозначали ее, как  $L_1$ , последующие высечки обозначали, как  $L_2, L_3, \dots, L_n$ , где индекс  $L$  обозначал местоположение высечки, и по нему судили, на каком расстоянии от черешка была сделана эта высечка (рис. 7).



глицериновые препараты. Срезы выполняли с помощью лезвия безопасной бритвы и измеряли немедленно во избежание их обводнения и набухания. Измерение проводили под бинокляром МБС–2 с точностью до 10 мкм.

Высечки с одним и тем же индексом  $L$  объединяли в одну пробу, ей присваивали номер, соответствующий индексу  $L$ . При статистической обработке данных измерений вначале усредняли показатели толщины и удельной массы высечек определенного местоположения в продольном ряду  $L_1-L_n$ . Результаты этих измерений использовали для определения корреляции между изменением удельной массы и толщины высечек пластины по ее длине.

Для определения степени развития внутренних тканей и их функционального состояния в разных частях пластины в разные сезоны года данные по толщине и удельной массе высечек, взятых в нижней, средней и верхней частях пластины, усредняли. Таким образом определяли среднюю удельную массу и толщину для каждой части пластины. Различия и изменения значений этих показателей в каждом сезоне года у представителей разных возрастных групп имели свои особенности. По этим, а также другим данным мы судили о сезонных особенностях развития пластин и передвижении ассимилированных веществ.

Общий химический состав определяли в пластинчатой части слоевища у растений каждой возрастной группы отдельно в нижней, средней и верхней частях пластины. Пробы для химического анализа составляли из высечек, взятых из определенной части пластины у нескольких (10–15) растений одного возраста. Затем все высечки в пробе измельчали и перемешивали. Из полученной массы брали стандартную навеску для проведения анализа. Общий химический состав изучали у растений, собранных в разные сезоны года, в разных условиях произрастания. Определение содержания в пробе воды и сухого вещества вели по стандартной методике. Суть метода определения содержания воды заключается в определении массы пробы путем взвешивания до и после полного высушивания и расчета массовой доли воды.

Содержание сухого вещества в изученных пробах определяли путем соответствующего пересчета к 1000 г сырого

веса. Данные по общему химическому составу, т. е. содержанию воды и сухого вещества, также позволяли судить о происходящих у ламинарии процессах функционального изменения внутренних тканей в разные периоды онтогенеза и, кроме того, определять сроки, в которые у представителей разного возраста происходят те или иные изменения. Данные по сезонным изменениям общего химического состава наряду с данными по сезонным изменениям толщины и удельной массы отдельных высечек пластины, взятых вдоль осевой линии, также позволяли судить о передвижении ассимилятов по пластине и адаптации растений к условиям обитания. Содержание сухого вещества в пластинах ламинарии является одним из основных ее химико-технологических показателей. Качество ламинариевого сырья, особенно если оно направляется на сушку, зависит от состояния зрелости и возраста растений, а также от влагоудерживающей способности их тканей.

Результаты проведенной обработки данных, полученных в ходе исследований, позволили проанализировать и изучить особенности развития разновозрастных представителей изучаемого вида в разные периоды их вегетации под воздействием различных экологических факторов.

## **2. Особенности морфолого-анатомической организации и вегетации *S. bongardiana* и представителей рода *Laminaria***

Порядок Laminariales, к которому принадлежит вид *S. bongardiana*, входит в класс Phaezoosporophyceae. Характерной чертой класса является наличие у его представителей сложных дигенетических диплогапобионтных циклов развития (Fritch, 1945; Wynne, 1976). В таком цикле представители разных таксономических групп водорослей демонстрируют разные варианты смены фаз развития (Петров, 1986). Все ламинариевоы водоросли характеризуются чередованием микроскопического гаметофита и макроскопического спорофита. Изучению особенностей развития их генераций посвящено огромное количество работ (Sanbonsuga, Hasega-

wa, 1967; Wynne, 1969; Hsiao, Druehl, 1971; Fries, 1980; Nakahara, 1984; др.). Обобщение этих данных для приазиатских видов порядка Laminariales было сделано Х. Каваи (Kawai, 1993). Наиболее обычный вариант такой жизненной истории с правильным чередованием фаз развития описан и схематически изображен в работах А.Д. Зиновой (1953), Ю.Е. Петрова (1977), Н.Г. Клочковой и В.А. Березовской (1997), G.R. South и A. Whittick (1987), R.E. Lee (1989), L.E. Graham и L. Wilcor (2000) и других исследователей.

Изучение жизненных циклов ламинариевых водорослей стало возможным только после введения в практику альгологических исследований лабораторных культур водорослей и изучения развития растений в искусственной среде. В одних случаях в культуры переносили взрослые незрелые растения для дозревания при разных режимах выращивания. В других – вели наблюдения за развитием зооспор до стадии ювенильного спорофита и при этом также задавали разные условия произрастания. Изменяли концентрацию биогенов, температуру и другие параметры. В ходе таких экспериментов наблюдали развитие ламинариевых как в стадии спорофита, так и в стадии гаметофита, определяли условия, оптимальные для реализации жизненного цикла (Макаров, 1987). При изучении ламинариевых в природе из-за микроскопических размеров гаметофитов приходится ограничиваться только выяснением особенностей развития их спорофитов. Наше исследование также целиком посвящено изучению бесполого спорофитного поколения *S. bongardiana*.

Ламинариевые были выделены в особый порядок Laminariales только в начале прошлого века. Вначале он включал лишь два семейства Chordariaceae и Laminariaceae. Первое семейство объединяло виды с примитивной морфологией и диффузным типом роста, второе – виды со сложным морфолого-анатомическим строением и интеркалярным типом роста. Позднее семейство Laminariaceae на основании различий в морфологии, цитологии, а также некоторых биохимических особенностей, в частности типа половых гормонов, было разделено на несколько самостоятельных семейств (Setchell,

Gardner, 1925; Kawai, Sasaki, 2000; др.). В то же время следует отметить, что окончательной точки зрения на их количество до сих пор не существует (Boo et al., 1999).

В типовом семействе порядка Laminariales Laminariaceae (Bory) Rostaf. остались роды, характеризующиеся наиболее простой морфологией. У всех представителей этого семейства слоевище дифференцировано на органы прикрепления, черешок и пластину, на которой развивается спороносная ткань. Никаких дополнительных морфологических образований, как у представителей других семейств, у них нет. Продольные разрывы пластины, при их наличии, возникают в ее верхней части, а не в промежуточной зоне между черешком и пластиной, как у представителей семейства Lessoniaceae S. et G.

Род *Laminaria* является типовым в семействе Laminariaceae. Он был описан в начале девятнадцатого века (Lamouroux, 1813), и его типовым видом стала *L. digitata*, обитающая у европейского побережья Атлантики. Диагноз рода *Laminaria* приведен в работах А.Д. Зиновой (1953), М. Wynne (1969), И. Абботт и Г. Холленберга (Abbott, Hollenberg, 1976), Л.П. Перестенко (1980), С. Кавашима (Kawashima, 1993) и многих других авторов.

По строению пластины виды рода *Laminaria* можно разделить на две группы: дигитатные и цельнолистные. У первых пластина имеет продольные щели и разрывы, у вторых они не образуются. Изученный нами вид *S. bongardiana* до переименования принадлежал к первой группе рода, как и типовой вид рода *L. digitata*.

Среди дальневосточных представителей ламинариевых водорослей изучаемый вид является наиболее полиморфным (Клочкова, Березовская, 1997; Королёва, 2004; Кусиди, 2007). По числу форм вида и вариететов он сравним с видом *L. japonica*, в понимании объема которого до сих пор не существует единой точки зрения (Петров, 1972, 1974; Kawashima, 1993; Klochkova, 2002).

За многолетнюю историю изучения флоры северо-западной части Тихого океана разные морфотипы вида *S. bongardiana* были описаны под несколькими видовыми и даже родовыми названиями. Разными авторами они были от-

несены к родам *Laminaria*, *Streptophyllum* и *Hedophyllum*, и девяти самостоятельным видам (Клочкова, Березовская, 1997). Полная синонимия для этого вида приводится в работах Ю.Е. Петрова (1972) и Н.Г. Клочковой (Klochkova, 1998).

В соответствии с исследованиями цитированных выше авторов *S. bongardiana* в водах Камчатки представлена пятью формами вида: *f. typica*, *f. taeniata*, *f. bifurcata*, *f. subsessilis* и *f. sessilis*. Первая характеризуется цельной пластиной или же разорванной на несколько ремневидных лопастей. Разрывы в основном глубокие и заканчиваются на разной высоте от основания пластины. Но иногда они почти целиком пересекают пластину. Основание пластины клиновидное, овальное и реже сердцевидное.

Поверхность пластины гладкая, иногда с булями, которые особенно хорошо выражены у молодых растений. Вторая форма вида представлена цельным или разорванным только на вершине зауженным слоевищем. По данным Н.Г. Клочковой и нашим наблюдениям молодые растения *f. taeniata* имеют едва заметные були, которые с возрастом исчезают.

К форме вида *f. bifurcata* относятся растения с разветвленным у вершины черешком, каждое ветвление которого несет самостоятельные симметричные, слегка скрученные, рассеченные пластины. Четвертая и пятая формы вида имеют свернутую в виде капюшона пластину и различаются длиной черешков.

Растения *f. sessilis* имеют пластину, длина которой меньше ширины. Ее поверхность гладкая или с булями, расположенными беспорядочными рядами, или хорошо заметными в нижней части пластины. Основание пластины сердцевидное. Черешок у такой формы очень короткий и уплощенный, а ризоиды могут иногда развиваться даже от нижнего края пластины, если она соприкасается с грунтом. К форме вида *f. subsessilis* относятся растения, у которых пластина может быть рассечена на крупные широкие лопасти и иметь многорядные крупные були. Черешок таких растений короткий, сдавленный, у вершины основания уплощенный, переходящий в толстое основание пластины, которое имеет сердцевидную форму.

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 *f. taeniata*. На втором году жизни большинство растений приобретает типовую форму. В следующем третьем вегетационном периоде самая старая часть популяции приобретает форму вида *f. bifurcata*, а остальные растения сохраняют типовую форму вида. Это подтверждают и исследования А.Э. Кусиди (2007).

В соответствии с нашими наблюдениями появление форм вида *f. subsessilis* и *f. sessilis* – это результат экологической изменчивости. Свернутые пластины *S. bongardiana* образует в малоприбойных условиях обитания. Нередко сворачивание пластины сопровождается появлением беспорядочных булей. Судя по этому, такой тип морфологии способствует наиболее полному использованию растворенных биогенных веществ.

Кроме того, нами было обнаружено, что на формообразование *S. bongardiana* оказывают воздействие и другие экологические факторы (Королёва, 2004). Так, у о. Парамушир во Втором Курильском проливе в условиях чрезвычайно сильного движения воды мы наблюдали сохранение формы вида *f. taeniata* на всем протяжении жизни спорофита. Это не является свидетельством ухудшения физиологического состояния изучаемого вида. Это – результат адаптации к сильному движению воды. О том, что остальные факторы среды благоприятны для развития ламинариевых, можно судить по состоянию произрастающих здесь видов, в частности представителей рода *Alaria*.

Проведенные нами исследования во Втором Курильском проливе показывают, что эти растения значительно крупнее, чем в Авачинском заливе (Трофимова (Королёва), Козлов, 2001; Королёва, Вялых, 2002б). Для интерпретации полученных нами результатов изучения биологии развития *S. bongardiana* и воздействия на эти процессы экологических факторов была изучена литература, касающаяся вопросов роста и формообразования у других видов рода. Ее обзор приводится ниже.

У Laminariales происходит постоянный обмен веществ с окружающей средой, они способны как поглощать растворенные в воде биогенные вещества, так и выделять в воду продукты своей жизнедеятельности (Хайлов, 1964; Johnston et al., 1977; Hatcher et al., 1977; Lobban, 1978; Kremer, 1981; др.). Для понимания обусловленности этих процессов очень важно изучение взаимосвязи между средой обитания и состоянием макрофитов и, в частности, представителей рода *Laminaria*. О том, насколько велико влияние факторов окружающей среды на рост ламинариевых, можно судить по данным многочисленных работ (Возжинская, Камнев, 1994; Камнев, 1989; Dring, 1982; Kain, 1979; др.). Основными среди этих факторов являются освещенность, температура, волновое воздействие, соленость, концентрации биогенных элементов.

Ламинариевые водоросли весьма чувствительны к изменению освещенности, а также к спектральному составу света (Гринвальд, 1969; Kain, 1977; Schaffelke et al., 1996; Makarov, Voskoboinikov, 2001; др.). Освещенность очень сильно влияет как на особенности протекания цикла развития, так и на размеры слоевища и структуру популяции. Например, у *L. hyperborea* период развития от стадии эмбриогенеза до микроскопического спорофита наиболее интенсивно проходит при освещенности от 20 до 500 лк (А. Зинова и др., 1980). Для *L. saccharina*, как показывает в своей работе В.Н. Макаров (1987), освещенность в пределах от 50 до 3000 лк обеспечивает нормальное развитие гаметофитов и ювенильных спорофитов. Интенсивность света в 5000 лк и более ингибирует их развитие, тогда как освещенность 500 лк обеспечивает наибольшую выживаемость и высокие темпы развития у представителей этого вида.

Свет в большой степени влияет и на рост макроскопических слоевищ ламинариевых. Так, сезонный рост пластины и черешка у *L. longicruris* у берегов Канады является максимальным в июне, что положительно коррелирует с максимальной освещенностью, характерной для этого времени года (Anderson et al., 1981). При наблюдении за лабораторными культурами *L. japonica* было обнаружено, что рост ее пред-

ставителей при постоянной температуре 15°C является высоким при освещенности 1000, 2000 и 4000 лк, а при 8000 лк он снижается (Notoya et al., 1992). Ламинария сахаристая в Белом море в верхнем горизонте сублиторали развивается до 6–8 лет, а в нижнем, где ее развитие сдерживает низкая освещенность – до 5–6 лет (Михайлова, 2000).

Составляющие ультрафиолетовой области солнечного спектра влияют как на рост, так и на размножение ламинариевых. Воздействие 280–320 нм на зрелую спорогенную ткань *L. saccharina* вызывает активный выход спор. При этом интенсивность их выхода оказывается прямо пропорциональной интенсивности света с таким диапазоном длин волн (М.В. Макаров, 1999). Гаметофиты некоторых видов рода *Laminaria*, как пишет А.Н. Камнев (1989), развиваются нормально только в синем свете, красный же свет задерживает у них формирование антеридиев и оогониев.

На рост и развитие бурых водорослей большое влияние оказывают циркадные ритмы. Например, К. Люнинг (Lüning, 1994), изучавший их воздействие для восьми представителей Laminariales выяснил, что для лучшего протекания кинетических процессов в их слоевищах является 16-часовой световой период, по сравнению с 12- и 8-часовыми. Максимальная активность биологических процессов в талломах проявляется обычно в середине световой части суток (Камнев, 1989; Титлянов и др., 1978; Ярцева и др., 1977; др.). Например, у макрофитов Японского моря в летнее время видимый фотосинтез достигает максимальной скорости к 12 ч (Возжинская и др., 1974).

Значительную роль в развитии ламинарий играет температура (Гринталь, 1973, 1974; Davison, 1987; Van Patten, Yarith, 1993; др.). Ее колебания сказываются по-разному на процессах роста ламинарий. Гаметофиты ламинарий в Белом море развиваются при температуре воды 5–10 (15)°C. Если температура ниже или выше этих пределов, то их рост и развитие наблюдаются крайне редко и происходят в замедленном темпе (Возжинская, 1986; Макаров, 1982, 1987).

Молодые спорофиты *L. saccharina* в западной Атлантике могут жить в интервале температур от 5 до 20°C, но макси-



мальную скорость роста они демонстрируют при 8°C (Gerard, Du Bois, 1988). Скорость роста у теплоумеренного вида *L. longicuris* является максимальной при 25°C. При этих значениях она составляет около 2,5 см·сут<sup>-1</sup>, а при 10°C она понижается почти в 2,5 раза и составляет менее 1 см·сут<sup>-1</sup>. Минимальная длина пластины и черешка у представителей этого вида наблюдается при температуре воды 12,5°C (Yarish, Egan, 1987, 1989).

Арктическо-бореальный вид *L. solidungula* активно фотосинтезирует в летний период при 2°C, а *L. digitata*, *L. hyperborea* и *L. saccharina* – при 10°C (Dunton, Jodwalis, 1988). У *L. hyperborea* в Северном море интенсивность дыхания больше на 50% при температуре 4°C, чем при 8°C (Dring, 1982). Фотосинтетическая активность пластины *L. longissima* максимальна в холодное время года с января по февраль, а минимальна с июня по сентябрь, что сопоставляется с интенсивностью ее дыхания (Sakanishi et al., 1990, 1991). Эти данные показывают, что разные виды рода приведены к разным диапазонам изменчивости температуры.

*L. japonica* при повышении температуры воды свыше 20°C с двухлетнего цикла развития переходит на однолетний (Петров, 1977). Но при 28–30°C представители этого вида уже погибают (Сарочан, 1963). На побережье Кореи высокая скорость роста у ламинарии японской наблюдается при температуре 12°C (Baik, Ryen, 1973). На побережье Японии наибольшей длины ее пластины достигают при 15°C (Kirihara et al., 1993). При такой температуре воды в апреле в б. Токио пластина *L. japonica* достигает уже более 4 м в длину, что практически в два раза больше по сравнению с таковой в середине февраля, когда температура воды здесь составляет 10°C (Torkko et al., 1987). Кроме привязанности вида к низким температурам, эти данные свидетельствуют о том, что диапазон, в котором лежат оптимальные для вида температуры, в зависимости от района произрастания может сдвигаться на 2–3 градуса, что связано с тем, что температурные условия, несмотря на всю их важность, воздействуют на макрофиты в сочетании с другими факторами.

Соленость – еще один из факторов окружающей среды, интенсивно воздействующий на процессы жизнедеятельности водорослей, поскольку разные их виды адаптированы к различным ее уровням. Ограничивая развитие стено- или эвригаллиных групп, этот фактор может влиять на распределение водорослей (Коренников и др., 1971; Кукк, 1980) и на их флористический состав (Гутник (Калугина), 1974; Калугина-Гутник, 1975). При колебаниях солености в окружающей среде ламинариевые демонстрируют разные функциональные изменения, что приводит к различным последствиям. У *L. saccharina* при изменениях концентрации морской воды уже через 12 ч наблюдается подавление интенсивности фотосинтеза (Гапочка, 1981).

В работе А.Н. Камнева (1989) сообщается о том, что изменение солености может вызвать у *L. digitata* и *L. saccharina* увеличение утечки ионов из клеток. Функциональные изменения могут приводить в свою очередь к изменениям у растений морфологических характеристик – размеров, формы и биомассы. Соленость, кроме того, оказывает неодинаковое воздействие на скорость роста различных частей таллома. Поэтому один и тот же вид в условиях различной солености может иметь разную форму слоевища.

Не меньшее значение для жизни ламинариевых водорослей имеет движение воды. Его интенсивность влияет на протекание у ламинариевых жизненно важных ассимиляционных процессов и определяет стратегию роста слоевища. От интенсивности движения воды зависит поступление биогенных веществ и газов к слоевищам водорослей (Петров, 1975). В зонах с высокой подвижностью воды происходит более интенсивное удаление автотоксичных продуктов метаболизма, что благоприятно сказывается на росте и развитии водорослей (Камнев, 1989). Волны и течения благоприятствуют развитию водорослей также тем, что при определенной силе воздействия они препятствуют существованию фитофагов (Петров, 1975).

К.М. Хайлов и В.П. Парчевский (1983) полагали, что гидродинамические условия среды обитания являются ведущим фактором, регулирующим изменение морфологии ламинарии. Так они рассчитали, что из-за снижения скорости

движения воды интенсивность химического контакта растений с водой на глубине 0,1–1 м уменьшается в несколько раз (Хайлов, Парчевский, 1983). Скорость движения воды по-разному сказывается и на весовых показателях ламинариевых. Например, в Баренцевом море средняя биомасса *L. digitata* и *L. saccharina* больше в два раза в защищенных местообитаниях, чем на открытых участках побережья (Пельтихина, 2000). У норвежского побережья большая биомасса *L. hyperborea* может формироваться за счет притока питательных веществ благодаря увеличению движения воды (Sjötun et al., 1993). Например, при сильном волновом воздействии ( $E = 478$ ) биомасса трехлетних представителей этого вида составляет  $6,4 \text{ кг/м}^2$ , а при вдвое меньшем волновом воздействии ( $E = 249$ ) только  $2,7 \text{ кг/м}^2$  (Sjötun et al., 1998; др.).

Водоросли, произрастающие в местах с более интенсивной гидродинамикой, имеют высокую скорость роста ризоидальной системы (Sjötun, Fredriksen, 1995). Прочность их прикрепления к субстрату в таких районах увеличивается (Камнев, 1989; Яценко, Репин, 1986). При разном движении воды, как отмечают К.М. Хайлов и В.П. Парчевский (1983), различными оказываются не только внешняя морфология, но также и клеточная структура, и структура тканей. Изменение анатомии растений во многом определяет упругость и сопротивление слоевищ гидродинамическому воздействию. Так, у водорослей из районов с высокой степенью прибойности отмечается утолщение клеточных стенок, которое придает им увеличение механической прочности (Камнев, 1989).

Степень прибойности во многом определяет распределение видов водорослей (Блинова, 1965; Долгачева, 1975; Михайлова, 2000; др.). Например, в Белом море при повышенном движении воды среди ламинариевых начинают доминировать ламинария пальчаторассеченная и алярия, а ламинария сахаристая при этом постепенно исчезает (Камнев, 1989). У островов Малой Курильской гряды формирование широкого пояса растительности в значительной мере определяется тем, что интенсивные течения способствуют разному и потреблению водорослями биогенов (Евсеева, 1992, 1997).

Концентрация биогенных элементов и ее сезонная динамика могут оказывать, пожалуй, наибольшее влияние на развитие ламинариевых. При изучении *L. longicuris* у восточного побережья Канады было определено, что их концентрации во многом определяют ритм сезонного развития водоросли и что, например, возрастание ее продукции в летнее время года лимитируется недостаточным количеством нитрата в морской воде (Chapman, Graigie, 1977; Gagne et al., 1982). При повышенном содержании биогенов в воде представители этого вида имеют высокие морфометрические показатели (Egan, Yarish, 1990). В то же время сильное увеличение концентрации некоторых биогенных элементов оказывает негативное влияние на их гаметогенез (Yarish et al., 1990a, 1990b). Таким образом, концентрация биогенов может как ингибировать, так и стимулировать рост ламинариевых. Так при повышении концентрации нитратов до 80  $\mu\text{M}$  *L. abyssalis* Joly et Oliveira Filho имеет ограниченный рост (Costa da Braga, Yoneshigue-Valentin, 1994).

В.Л. Шмелева (1991, цит. по Макаров, Шошина, 1996) провела в летний период эксперимент по добавлению нитратного азота к растущим водорослям. В результате она выяснила, что при увеличении концентрации в 10 раз скорость роста длины и массы сеголетних растений *L. saccharina* увеличивается в 2-3 раза. А при увеличении ее в 100 раз скорость роста продолжала увеличиваться и была больше, чем в контроле, в 2,5 раза для длины таллома и в 5 раз для массы.

Наряду с природными факторами на развитие ламинариевых и других водорослей большое влияние оказывает загрязнение прибрежных вод (Калугина-Гутник, 1975; Гапочка, 1981; Березовская, 1999в; др.). Неблагоприятное воздействие на макрофиты, как известно, приводит к снижению их размерных и продукционных показателей, изменению стратегии развития, снижению качества водорослевого сырья и другим последствиям (Лавровская, 1978; Хайлов и др., 1984; Berezovskaya, Klochkova, 1998; др.). Большое влияние на рост и развитие водорослей оказывают тяжелые металлы (Христофорова и др., 1983; Христофорова, 1989; Березовская, 1999б; Березовская, 2001; Березовская, Клочкова, 1995; и др.). Они вызывают сильную ингибицию роста, подавляют физиологическую активность (Клочкова, Березовская, 2001). В последней из процитирован-

ных работ приводятся данные по негативному воздействию на макрофиты, в том числе и на ламинариевые водоросли, загрязнения фенолами, СПАВ, нефтепродуктами.

Авторы этой и других работ показали, каким образом и при каких сочетанных значениях загрязнение воды оказывает влияние на состав и распределение бурых водорослей, а также отрицательно влияет на фотосинтетическую деятельность и газообмен макрофитов и приводит к снижению их биомассы (Прохорова, 1982; Ключкова, 1984, 1986; Ключкова, Березовская, 1998а, 1998б, 2001; Березовская, 2002; Klochkova, Verezovskaya, 2000; др.). Присутствие в морской воде таких веществ, по их мнению, способствует замедлению скорости фотосинтеза и в конечном итоге вызывает обесцвечивание и гибель талломов.

У *S. bongardiana* в условиях загрязнения кроме популяционных и морфометрических изменений развиваются разные морфологические уродства. Это было показано Березовской (1999в) при изучении популяции этого вида в загрязненных районах Авачинской губы. Наши исследования, проведенные у этих же участков побережья, показали, что в местах с самым сильным загрязнением у *S. bongardiana* сокращается жизненный цикл до двух и даже почти одного года (Королёва, 2004а). Стратегия развития каждой возрастной генерации при этом сильно меняется (Трофимова, Вялых, 2001; Трофимова, Чмыхалова, 2001; Королёва, 2002; Koroleva (Trofimova), Klochkova, 2002; др.).

Кроме вышеперечисленных изменений у *S. bongardiana* в зависимости от условий среды меняется анатомическая организация слоевища. Эти изменения, прежде всего, определяются возрастными изменениями и условиями произрастания. Поскольку в книге обсуждаются данные по сезонным изменениям удельной плотности и обводненности тканей, напрямую связанным с особенностями внутреннего строения пластин *S. bongardiana*, в настоящем обзоре мы приводим описание строения внутренних тканей ламинариевых.

У ламинариевых водорослей поверхность покрыта фитокутикулой, которая образована параллельными слоями плотной слизи. Под кутикулой располагаются 1–4 слоя интенсивно окрашенных клеток меристодермы. В них находится большое количество хлоропластов и физоид. Физоиды пред-

ставляют собой бесцветные пузырьки в молодых клетках и желтые или светло-бурые в более зрелых клетках. Они содержат повышенное количество таннинов (Петров, 1977). Основной функцией меристодермы является деление клеток и обеспечение нарастания пластины в толщину.

От меристодермы во внутрь распространяются менее пигментированные клетки коры, которые несколько крупнее клеток меристодермы и сохраняют способность к неактивному делению. На продольном срезе слоевища клетки коры слегка вытянуты и плотно сомкнуты. Коровый слой более или менее плавно переходит в промежуточный, который состоит из крупных бесцветных клеток. По мере продвижения к сердцевине их длина и поперечник постепенно увеличиваются. В промежуточном слое у большинства видов рода расположены слизистые каналы. Они образуют в пластине сеть, петли которой вытянуты по продольной оси. В некоторых участках слизистых каналов располагаются группы секреторных клеток. Их количество изменяется в зависимости от условий произрастания и возраста растений (South, Whittick, 1987; Graham, Wilcor, 2000).

В центральной части пластины находится медулла, или так называемая сердцевина. Она формируется посредством вращающейся в ее центральную часть клеточных нитей, отходящих от клеток промежуточного слоя. Внутренняя сердцевина ламинариевых более или менее рыхлая и состоит из ситовидных (длинных трубчатых) и гифальных клеток. Эти ситовидные элементы сходны с таковыми у высших растений и представляют собой удлиненные клетки с перфорированными апикальными и дистальными концами.

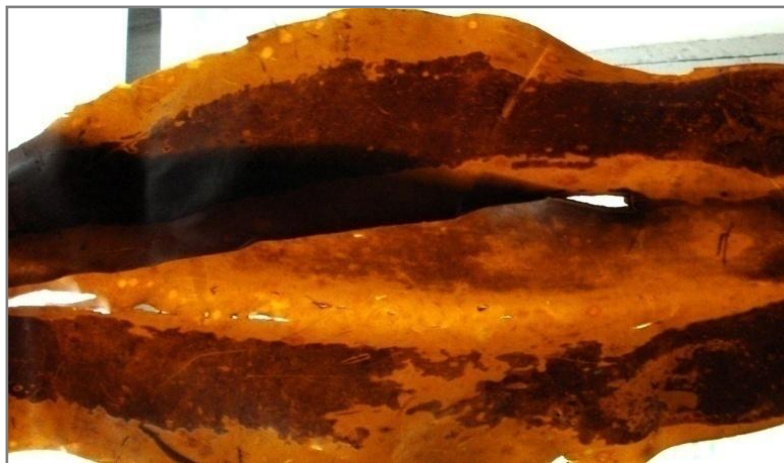
В местах соединения друг с другом трубчатые клетки воронкообразно расширяются. Поперечные перегородки, разделяющие эти трубки, снабжены порами и называются ситовидными пластинками. Благодаря наличию ситовидных трубок происходит транспорт ассимилятов по пластине, т. е. они являются проводящими элементами для запасных веществ (Schmitz, Srivastava, 1975; Schmitz, 1981; др). Специальные исследования показали, что в состав перемещающихся ассимилятов входят маннит, свободные аминокислоты и неорганические ионы (Parker, 1965, 1966; Kain, 1979; др).

Транспорт веществ в слоевищах ламинариевых характеризуется в целом как базипетальный. У разных видов он происходит с различной скоростью (Kain, 1979; Graham, Wilcor, 2000; др). В пластине ассимилянты передвигаются неравномерно, т. е. импульсивно, и их движение можно представить как перистальтическую пульсацию (Buggeln, 1983; Buggeln et al., 1985). Такой характер движения запасных веществ в пластине подтверждается и нашими исследованиями, проведенными для *S. bongardiana* (Королёва, 2004а).

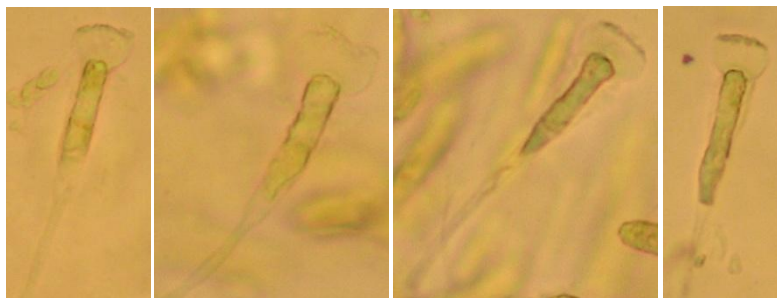
Граница между сердцевинной и промежуточным слоем внутренних тканей ламинариевых обычно более или менее выражена. Соотношения толщины коровой, промежуточного слоев и сердцевины в разных частях слоевища разные. В ризоидах и стволиках сердцевина, как правило, очень плотная и развита незначительно. В пластине она может составлять более одной трети общей ее толщины.

Органами бесполого размножения являются зооспорангии. Они развиваются на поверхности пластин среди одноклеточных булавовидных парафиз и вместе с ними формируют обширные сорусы. Участки пластины с сорусами спорангиев имеют более темную окраску (рис. 8), выступают над общей поверхностью пластины, поскольку толщина пластины в месте их развития больше, чем в стерильной части. Спорангии и парафизы образуются в виде выростов на клетках меристодермы и у всех ламинариевых, включая изучаемый нами вид, имеют сходную форму: булавовидную у парафиз (рис. 9) и вытянуто-овальную у спорангиев (рис. 10).

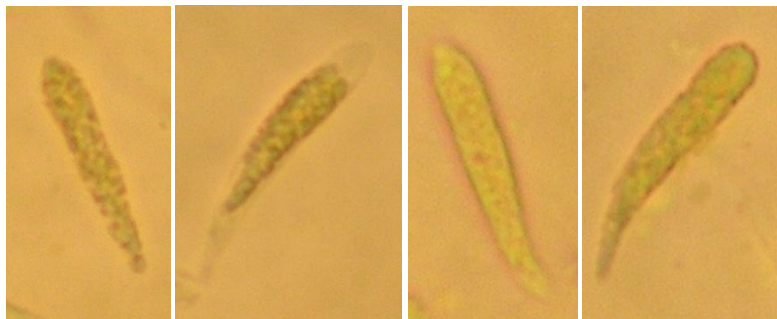
Клетки меристодермы в пластине *S. bongardiana* расположены в 1-2 слоя, густо пигментированы, имеют округло-квадратную или округло-прямоугольную форму. Они образуют четко выраженный коровой слой. Клетки промежуточного слоя неправильно многоугольные, плотно сомкнуты, постепенно увеличиваются. На продольном срезе они коротко-цилиндрические. Характерной особенностью строения промежуточного слоя является резкое различие в размерах клеток подкорового слоя и слоя, клетки которого дают антиклинальные выросты, которые врастают в сердцевину и в дальнейшем преобразуются в трубчатые и ризоидальные нити сердцевины.



*Рис. 8. Фертильные участки пластины Saccharina bongardiana*



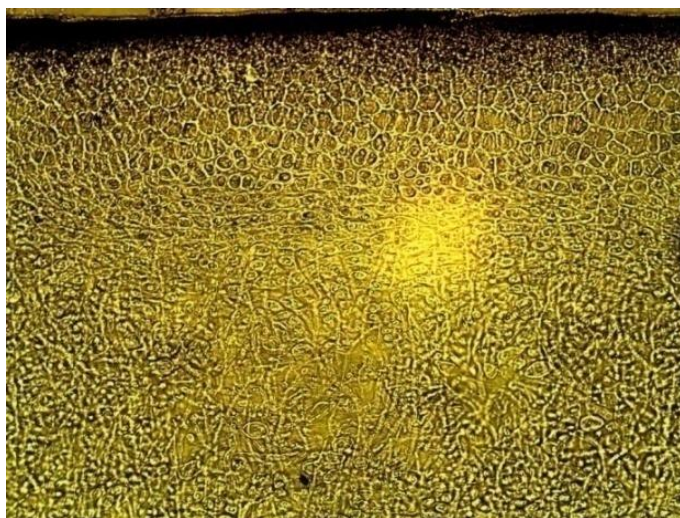
*Рис. 9. Парафизы Saccharina bongardiana (микрофотографии)*



*Рис. 10. Спорангии Saccharina bongardiana (микрофотографии)*

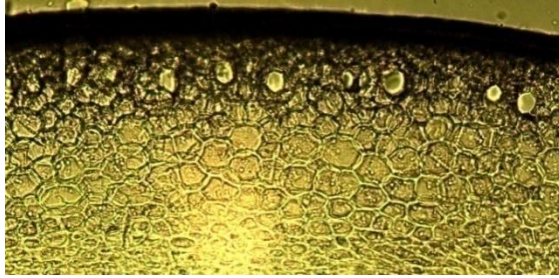


У изучаемого вида такие клетки резко уменьшаются в размерах, в 3–8 раз, и сильно вытягиваются. Выходящие из них трубчатые нити тянутся параллельными тяжами антиклинально, а затем изгибаются в разных направлениях и формируют нитчатую переплетенную сердцевину (рис. 11). Концы клеток трубчатых нитей часто резко расширяются в виде воронки и соединяются с такими же вздутыми концами соседних клеток.

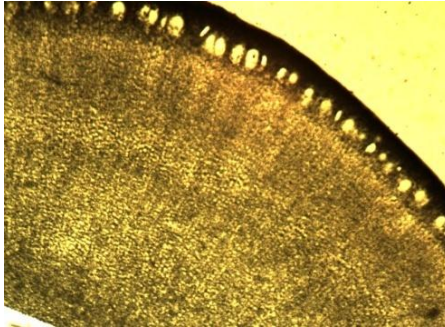


*Рис. 11. Трубчатые нити в пластине Saccharina bongardiana (микрофотография)*

Сеть слизистых каналов очень густая (рис. 12). Она закладывается очень рано и обнаруживается по данным Н.Г. Клочковой уже у растений 4–6 см высоты, причем по мере развития слоевища каналы могут зарастать более мелкими клетками или сдавливаться. С возрастом слизистые каналы обычно перемещаются в глубину пластины (Клочкова, Королёва, 2004). Одновременно происходит процесс закладки новых каналов. У зрелых растений клетки выстилающего слоя более мелкие, чем соседние, с более густой пигментацией.



а



б

Рис. 12. Слизистые ходы в пластине (а) и в черешке (б) *Saccharina bongardiana* (микрофотографии)

Черешок *S. bongardiana* имеет типичное для многих представителей рода строение. В самом его центре имеется слабо развитая медуллярная ткань. Промежуточный слой образован чередующимися слоями крупных и мелких клеток.

Это определяет наличие на поперечном срезе отчетливых концентрических полос более темного и более светлого цвета, что связано с различной активностью деления клеток меристодермы и разными темпами их роста.

В промежуточном слое черешка также имеются слизистые каналы, сеть которых очень густая. Иногда соседние каналы на поперечном срезе разделяет только один слой клеток. Располагаются каналы непосредственно под корой или глубже, в промежуточном слое. В ризоидах сеть каналов также очень густая, и располагается она непосредственно под меристодермой.

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.

### **3. Общие представления о развитии видов рода *Laminaria***

Местом основного распространения рода, как об этом говорилось выше, являются районы Мирового океана с хорошо выраженными сезонными перепадами температуры. Это обстоятельство накладывает отпечаток на развитие разных видов *Laminaria* и обуславливает его сезонный характер.

Литература, касающаяся особенностей вегетации массовых видов рода в разных районах Мирового океана, достаточно обширна. Ее анализ показывает, что при общем сходстве ростовых процессов у каждого вида они имеют свою специфику. Прежде чем представить полученные нами результаты изучения роста *S. bongardiana*, приведем краткий обзор сведений, касающихся сезонных ритмов развития некоторых наиболее массовых представителей рода.

Все известные виды *Laminaria* живут более одного года и, следовательно, переживают зимний период. Полного покоя, сопровождающегося абсолютным затуханием физиологических процессов, они не имеют. В то время, когда у них уравниваются скорость ассимиляционных процессов и интенсивность дыхания, они вступают в фазу относительного покоя. При наступлении благоприятных условий процессы роста у них активизируются, и наступает фаза активной вегетации.

Особенностью развития большинства ламинарий является наличие двух хорошо выраженных периодов активного роста. Один из них приходится на первую половину года, в основном на весну и начало лета, и протекает он более интенсивно. Второй период активного роста наблюдается во вторую половину года, главным образом осенью, и характеризуется более низкими темпами изменения размерно-массовых показателей (Parke, 1948; Kain, 1990; др). Летом

между первым и вторым периодами активного роста у многих видов *Laminaria* происходит снижение скорости роста. Это определяется разными причинами: разрастанием окружающих макрофитов и возникающим при этом затемнением (Возжинская, Камнев, 1994), отсутствием или низким содержанием в слоевищах запасных веществ (Возжинская, 1986; Макаров, Шошина, 1996) в результате их интенсивного расходования в течение весны, а также определенного снижения в летний период концентрации некоторых биогенов.

Одним из наиболее изученных, с точки зрения биологии развития, видов рода является *L. saccharina*. Наблюдения за ее вегетацией велись в разных частях ареала, различающихся гидрологическими условиями. Этими исследованиями было показано, что, например, в западной части Баренцева моря молодые участки пластин появляются в зимнее время. У однолетних водорослей – в январе, а у двухлетних – в декабре. Период наиболее активного их роста, т. е. весенний пик, приходится на конец весны – начало лета. Осенний пик роста наблюдается в конце лета – начале осени (Kain, 1979). Максимальная скорость роста в северной Атлантике отмечается в конце мая – начале июня и составляет  $1,5 \text{ см} \cdot \text{день}^{-1}$ , а минимальная – в ноябре и составляет около  $0,3 \text{ см} \cdot \text{день}^{-1}$  (Parke, 1948).

Период интенсивного роста *L. saccharina* на Мурманском побережье приходится также на май-июнь, когда температура воды становится выше  $3\text{--}5^\circ\text{C}$  (Макаров, Шошина, 1996). У побережья Аляски, где температура воды ниже и лед держится в течение 8 месяцев, пик весеннего роста у представителей этого вида сдвинут на летнее время и скорость роста в этом районе ниже, чем в приатлантическом секторе Арктики (Dunton, 1985).

В Дальнезеленецкой губе Баренцева моря максимальная скорость роста пластин *L. saccharina* в длину наблюдается у растений на втором году жизни весной и может достигать  $1\text{--}2 \text{ см} \cdot \text{день}^{-1}$  (Блинова, 1981). Во второй половине лета скорость, с которой происходит увеличение длины пластин, снижается, как за счет уменьшения ее фактического прироста, так и за счет того, что одновременно с базальным ростом у них начинается разрушение в верхней части. У растений

первого года жизни скорость роста с весны до конца лета составляет в среднем  $0,39 \text{ см} \cdot \text{день}^{-1}$  (Блинова, 1981). В целом у *L. saccharina*, по данным В.Н. Макарова и Е.В. Шошиной (1996), длина пластин достигает максимальных значений раньше, чем их масса. Средние абсолютные скорости роста длины, как и скорость накопления массы, максимальны в мае-июне. Наибольшие их значения наблюдаются у двухлетних водорослей в июле, а у однолетних – в августе.

В Белом море первые признаки роста у представителей этого вида отмечаются в конце февраля – начале марта. Он осуществляется, главным образом, за счет использования ассимилятов, накопленных в прошлом вегетационном сезоне (Возжинская, 1986; Willenbrink et al., 1975). Кроме этого, рост ламинарии здесь зависит от количества проникающей под лед фотосинтетически активной радиации (ФАР). По данным В.Б. Возжинской (1986) он начинается при ФАР не ниже  $10(15) \text{ кал/см}^2 \text{ час}$ . В начале роста у *L. saccharina* наблюдается низкая масса слоевищ и небольшая скорость их роста. В конце мая – июне, когда фотопериод значительно увеличивается, у нее наблюдается самый интенсивный рост и постепенное прибавление массы (Возжинская, 1986).

Для другого атлантического вида *L. digitata* также характерно наличие двух периодов роста. Начало его развития в Баренцевом море приходится на январь в связи с увеличением долготы дня и освещенности, стимулирующих процессы роста (Киреева, Щапова, 1938). У побережья Норвегии активизация роста у этого вида наблюдается в более ранние сроки, в декабре, так как в это время температура воды здесь более высокая, чем в Баренцевом море (V. Charman, D. Charman, 1973).

В Белом море бурный рост *L. digitata* наблюдается после таяния льда при положительной температуре воды и высоком содержании биогенных элементов. Уже к маю она вырастает до половины длины, максимально возможной для этого района. Замедление темпа ее роста становится заметным к концу июня – началу июля (Возжинская, 1986). В Северном море рост *L. digitata* происходит аналогичным образом, но снижение скорости роста начинается в конце лета. Затем у вида следует вто-

рой более короткий период осеннего роста, который приходится на октябрь-ноябрь, и в декабре скорость роста пластин бывает практически равной нулю (Gomez, Lüning, 2001).

У *L. hyperborea*, еще одного массового вида, обитающего на побережье восточной Атлантики, рост новой пластины у берегов Норвегии отмечается с начала декабря. При этом в зависимости от условий среды его максимальная скорость может приходиться на март или даже на май. К августу скорость роста пластин сильно снижается и становится практически такой же, как в конце ноября, когда у растений заканчивается второй, осенний, период роста (Sjøtun et al., 1995, 1998). Эти же авторы в ходе своих исследований показали, что в зависимости от межгодовых колебаний погодных условий даже в одном и том же месте побережья период с максимальной скоростью роста может сдвигаться почти на месяц (Sjøtun et al., 1996).

У теплоумеренного вида *L. longicruris*, обитающей у американского побережья Атлантики, активизация роста наблюдается в январе, наиболее интенсивным он становится в апреле-мае, при температуре 15°C (17°C) и может составлять в это время 2,3 (3,4) см·день<sup>-1</sup> (Egan, Yarish, 1990). С июня или даже с мая до сентября он постепенно снижается. Второй пик роста у этого вида едва выражен, продолжается недолго, в течение одного месяца и отмечается только на втором году жизни (Egan et al., 1990).

У тихоокеанского вида *L. japonica* рост новых пластин в южном Приморье начинается в январе (Гайл, 1935). Начало периода интенсивного весеннего роста приходится здесь на апрель, а осеннего – на сентябрь. В заливе Анива (южный Сахалин) развитие вида осуществляется сходным образом, однако в связи с несколько иным распределением сезонных температур начало развития новых участков пластин и начало активного весеннего и осеннего роста может сдвигаться на несколько недель. Интенсивный рост вида в этом районе приходится на весну и первую половину лета. Средний месячный прирост слоевищ в этот период составляет 25–35% общей длины. К началу июля *L. japonica* достигает здесь максимальных размеров и становится до 5 м длиной. В осен-

нее время абсолютный прирост слоевища, по сравнению с весенним, уменьшается и составляет не более 10% всей длины (Бондарчук, 1966).

По данным В.Ф. Сарочан (1963), изучавшей ту же сахалинскую популяцию вида, активный рост *L. japonica* в длину происходит до того момента, пока средние дневные температуры воды не достигают 16–17°C. После этого рост пластины замедляется, а при температуре 20–22°C он совсем прекращается. Примечательно, что у двухлетних растений рост слоевищ в длину прекращается раньше, чем у однолетних (Сарочан, 1969). У о. Хоккайдо *L. japonica* имеет те же два периода роста. Весенний продолжается с марта по июнь. Период осеннего роста менее продолжителен и охватывает только сентябрь (Torkko et al., 1987; Kirihara et al., 1993). В то же время у более южного о. Хонсю, в б. Токио, рост этого вида начинается значительно раньше, и уже в феврале его скорость при температуре воды менее 10°C достигает 5 см·день<sup>-1</sup>. К середине апреля при температуре воды около 15°C она понижается до 0,5 см·день<sup>-1</sup> (Torkko et al., 1987).

Получение данных по абсолютной скорости роста у ламинарий возможно только на основе экспериментальных исследований в природе. Обычно для этого помечают растения, делают у них высечки на сегментной части пластины и по изменению их положения на пластине судят о приросте. Иногда его определяют по среднестатистическим показателям изменения во времени ее длины. При этом учитывается, что прирост пластин у ламинарий сопровождается их разрушением в верхней части. Разрушаться могут как сохраняющаяся в течение определенного времени прошлогодняя часть пластины, так и новая, появившаяся в текущем вегетационном сезоне.

Соотношения прироста пластины и ее разрушения в течение года могут меняться. Поэтому в определенные периоды развития растений при относительно высоких темпах абсолютного роста и высокой скорости разрушения пластины общая ее длина может уменьшаться, и скорость роста в этих случаях характеризуется как отрицательная. Так, по данным Е.И. Блиновой (1981) у *L. saccharina* в Баренцевом море до июля-августа рост пластины преобладает над ее разрушени-

ем, а с осени до начала зимы, напротив, разрушение преобладает над ростом. После зимовки, с началом нового вегетационного периода, перезимовавшие участки пластины уже только разрушаются.

В.Н. Макаров и Е.В. Шошина (1996), изучавшие этот вид в том же районе, отмечают, что в начале года разрушение пластин у однолетних и двухлетних растений происходит достаточно плавно. Скорость их уменьшения в длину составляет  $0,17 \text{ см} \cdot \text{день}^{-1}$  и  $0,18 \text{ см} \cdot \text{день}^{-1}$  соответственно и происходит за счет деградации перезимовавшей части пластины. В конце лета и начале осени у этих ламинарий начинается уже резкое разрушение молодой сегментной части пластины, поскольку старая к этому времени целиком сбрасывается. В этот период скорость разрушения у однолетних растений может составлять  $0,56 \text{ см} \cdot \text{день}^{-1}$ , а у двухлетних –  $0,41 \text{ см} \cdot \text{день}^{-1}$ .

В Кольском заливе Баренцева моря, судя по данным М.С. Киреевой и Т.Ф. Щаповой (1938), у *L. saccharina* и *L. digitata* наиболее интенсивно старая часть пластины разрушается в феврале-марте, и это сопровождается ростом ее молодой части. В сентябре, когда разрушению подвергается уже новая пластина, показатель ее прироста становится отрицательной величиной. У *L. japonica* интенсивное разрушение молодых пластин происходит в сентябре-октябре. К январю они практически полностью разрушаются (Сарочан, 1963), и в таком виде растения зимуют.

Таким образом, динамика размерно-массовых показателей у представителей рода ламинария, в связи со сложным функционированием пластины в каждой ее части и интеркалярным типом роста, в разные периоды года зависит от интенсивности разнонаправленных процессов: прироста в нижней части и разрушения в верхней. Календарные сроки, на которые приходится пики скоростей этих процессов, меняются в зависимости от географической широты местности, температурных условий, таксономической принадлежности и терморпатии видов.

Сравнение приведенных в настоящем обзоре данных по сезонным ритмам роста показывает, что разные виды рода имеют разную максимальную скорость роста. Она может зна-



чительно изменяться в зависимости от района произрастания. Пик интенсивного роста у представителей одного и того же вида в разных местах обитания может сдвигаться на один месяц и более. Это видно, например, при сравнении годовых ритмов роста *L. saccharina* у Аляски и в Белом море, *L. japonica* у о. Хонсю и в Приморье, а также *L. digitata*, произрастающей у берегов Норвегии и в Баренцевом море. Разные ритмы роста, как это показано в приведенном обзоре, характерны и для растений разных возрастов. Молодые растения первого года жизни начинают свой рост обычно позже, чем более зрелые, и отстают в развитии примерно на месяц. Воздействие изменяющихся природных и антропогенных факторов на сезонное развитие разновозрастных популяций *S. bongardiana* в разных районах побережья мы рассматриваем далее.

#### 4. Особенности развития *S. bongardiana*

##### 4.1. Особенности линейного роста и накопления массы

До начала наших исследований из всех существующих для *S. bongardiana* работ, касающихся вопросов ее роста, была только статья Е.А. Иванюшиной и Г.Г. Жигадловой (1994). Эти авторы проводили исследование у Командорских островов в летний период и выполнили его без учета возраста изучаемых образцов. В результате эти исследователи установили, что «в течение лета средняя длина пластин взрослых макрофитов либо практически не изменяется, либо несколько снижается...». В период с 15 мая по 10 августа фактический прирост пластины, обусловленный процессами деления и растяжения клеток, судя по их данным, составляет около 50 см, а средний прирост  $-0,71 \text{ см} \cdot \text{день}^{-1}$ . Величина разрушения пластины ламинарии варьирует в течение лета и зависит от погодных условий (Иванюшина, Жигадлова, 1994).

За фактический прирост эти авторы принимали расстояние, которое образуется в результате продвижения меток от верстей по пластине от начального десятисантиметрового уровня. Они изучали меченые растения в течение двух летних

сезонов и пришли к выводу, что «как для спорофитов первого года жизни в 1990 г., так и для спорофитов возраста 1+ в 1991 г. скорость фактического прироста с конца июня по конец июля практически одинакова, т. е. возрастной фактор не играл роли».

Исследования А.Э. Кусиди, проведенные у о. Беринга летом 2002 г., а также проведенный нами анализ данных по этому району показывают несколько иные результаты. В данном районе побережья доминирует типовая форма вида (рис. 13), поэтому приведенные ниже данные касаются только ее представителей. *S. bongardiana* у Командорских островов живет два года, однако здесь крайне редко, скорее как исключение, могут встречаться и трехлетние растения. Основную долю популяции в 2002 г. составляли двухлетние растения. На них в изученных выборках приходилось до 74% (Кусиди, 2007). Судя по данным этих исследований, средняя длина пластин однолетних растений на начало июня была 89 см, а двухлетних – 136 см. К концу августа она составила 166 и 191 см соответственно. Средняя масса пластин изменилась от 119 до 546 г у однолетних и от 432 до 155 г у двухлетних (рис. 14).



Рис. 13. Типовая форма вида *Saccharina bongardiana*

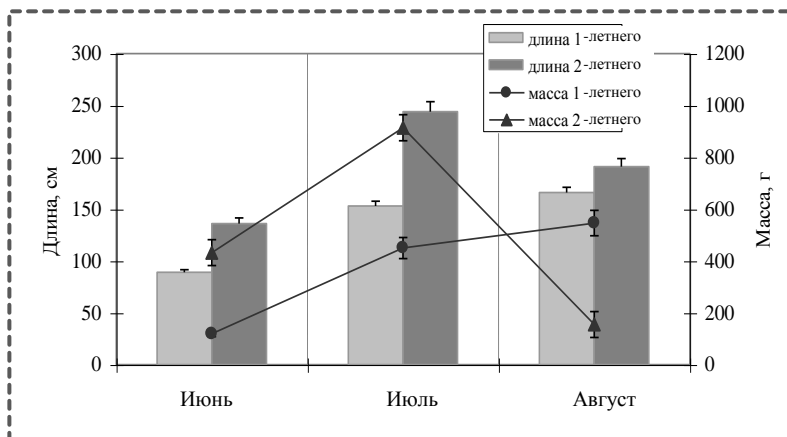


Рис. 14. Средняя длина и средняя масса пластин разновозрастных представителей *Saccharina bongardiana* у острова Беринга в разные периоды вегетации

Анализ данных, приведенных на рисунке, показывает, что процессы роста и созревания пластин у каждой возрастной группы протекают по-разному. Двухлетние растения достигают максимальной средней длины и массы пластины в июле. У однолетних растений эти периоды сдвигаются почти на месяц. Подробнее сведения о размерно-возрастной структуре командорской популяции и удельном вкладе представителей разных возрастов в ее воспроизводство приведены в нашей публикации (Королёва, Вялых, 2002а) и А.Э. Кусиди (2007). О состоянии фертильности растений и особенностях их размножения мы судили по соотношению средних значений общей площади пластины и площади спороносной ткани.

Во Втором Курильском проливе *S. bongardiana* представлена практически одной, зауженной формой вида (рис. 15). Вегетирует она в районе проведенных исследований два года (Королёва, 2004). Трехлетние растения за весь период исследования в этом районе нам не встретились. Возможные причины сокращения жизненного цикла до двух лет в районе, не испытывающем антропогенного загрязнения, были рассмотрены в наших работах (Королёва, 2002; Ключкова, Королёва,

2003). Основной причиной, оказывающей воздействие на сокращение продолжительности жизни растений и их формообразование, мы считаем гидрологические условия, главным образом высокие скорости придонных течений.



Рис. 15. Зауженная форма вида *Saccharina bongardiana*

Основную массу популяции в этом районе в 2000 и 2001 гг. составили двухлетние растения, которые в разные годы в изученных выборках составляли в среднем 72 и 68%. В этом районе нам, к сожалению, не удалось провести продолжительные исследования, и мы можем судить о росте растений здесь только за период июль – август. Прежде всего отметим, что во Втором Курильском проливе пластина *S. bongardiana* имеет самую большую среднюю длину, по сравнению с остальными районами исследований. Ее средние значения у однолетних растения в июле составляли 237 см, а в конце августа – 178 см, у двухлетних – 328 и 288 см соответственно. Средняя масса пластин за это время изменилась от 657 до 303 г у первой группы и от 924 до 639 г у второй.

О росте этих пластин мы судили по соотношению средних показателей прироста и первоначальной длины, выраженному в процентах, 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 значительно различались уже в начале исследований, и в течение всего периода наблюдений изменения у каждой группы имели свои особенности. Это позволяет говорить о том, что в этой точке ареала, как и у Командорских островов, разновозрастные представители популяции вида развиваются по-разному. Если в первом случае скорость разрушения пластин с июля по август выше у однолетних растений, то во втором – у двухлетних.

В заливе Корфа размерные характеристики *S. bongardiana* изучали только в мае. Здесь доминирует типовая и капюшончатая формы вида (рис. 16). 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.



Рис. 16. Капюшончатая форма вида *Saccharina bongardiana*

Развитие вида у юго-восточной Камчатки подробно изучено для районов, расположенных в центральной части Авачинского залива (рис. 17). Здесь встречаются практически все известные для *S. bongardiana* формы вида. Чтобы иметь сопоставимые данные, мы в своих исследованиях остановились на изучении типовой формы.



Рис. 17. Заросли *Saccharina bongardiana* в Авачинском заливе

Для понимания особенностей линейного роста и накопления массы у представителей вида в разных экологических условиях: в чистой б. Вилючинской, 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. Ниже, на рис. 18, представлены эти данные для растений из б. Вилючинской.

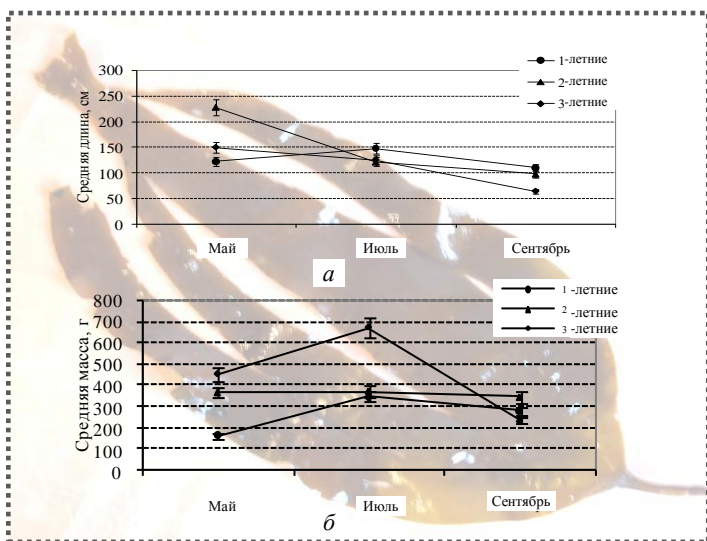


Рис. 18. Средняя длина (а) и средняя масса (б) пластин разновозрастных представителей *Saccharina bongardiana* в бухте Вилючинской в разные периоды вегетации

Как видно из этого рисунка, наибольшая средняя длина их пластин наблюдается в весенний период. В это время повышается температура воды и воздуха, возрастает концентрация биогенов и увеличивается повторяемость волнений, способствуя разному в воде биогенных веществ, стимулирующих рост водорослей. Повышенную скорость линейного роста пластин обуславливает также увеличение длины дня. Это, как известно, приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза (Возжинская, 1977). Долгота дня в этот период года становится более продолжительной, чем зимой. Так, например, с января по май она возрастает почти на 6 ч 20 мин.

В б. Вилючинской, судя по нашим данным, *S. bongardiana* вегетирует три года. Весной самая большая средняя длина ее пластин наблюдается у двухлетних растений, а самая маленькая – у однолетних, которые почти на 100 см короче, чем двухлетние, и на 70 см – чем трехлетние. Такое распределение размеров объясняется тем, что у двухлетних растений в мае еще достаточно сохранна прошлогодняя часть пластины, в то время как у однолетних она либо очень короткая, либо вовсе отсутствует, а у трехлетних уже сильно разрушена.

Что касается средней массы пластин, то в мае самые тяжелые они у трехлетних растений. В это время они весят больше, чем однолетние в 2,5 раза, и больше, чем двухлетние – в 1,2 раза. Несмотря на то, что они короче двухлетних, их средняя масса больше, чем у представителей других возрастных групп, за счет того, что они имеют более широкую и более толстую пластину. Самые легкие пластины в мае имеют однолетние растения. Такой перепад средних значений показателей массы объясняется различной стратегией развития представителей разных возрастных групп.

В летнее время средние показатели длины и массы пластин растений *S. bongardiana* разного возраста имеют другие значения. Температура воды, долгота дня, содержание биогенов, а также повторяемость волнений в этот период благоприятны для роста и развития ламинарий. У однолетних растений интенсивный линейный рост пластин продолжается до середины лета. В результате они становятся самыми длинными в отличие от растений других возрастов. У двухлетних и трехлетних растений линейный рост сопровождается разрушением пластин, вследствие чего их средняя длина по сравнению с весенними показателями уменьшается почти на 100 и 25 см соответственно. Представленные на рис. 18 данные наглядно свидетельствуют о том, что в весенне-летнее время скорость роста у однолетних представителей популяции является более высокой, чем у других возрастных групп. В результате к середине июля значения средних показателей длины у всех возрастных групп сближаются.

Картина изменений средних значений массы пластин выглядит следующим образом. К середине июля этот показатель у каждой возрастной группы достигает максимума. При этом масса двухлетних пластин возрастает незначительно, а однолетних и трехлетних – в 2 и 1,5 раза соответственно. Уравнивание показателей средней массы однолетних и двухлетних пластин можно объяснить тем, что хотя первые имеют в июле более длинную пластину, она у них более тонкая, чем у вторых. Важно отметить, что к этому времени растения уже достигают полной зрелости и вступают в фазу спорообразования.

К осени, как видно из рис. 18, средние показатели длины и массы пластин у всех возрастных групп *S. bongardiana* умень-



шаются. В это время температура воды начинает снижаться. Долгота дня на этой географической широте к сентябрю уменьшается в среднем на 2 ч 28 мин по сравнению с периодом летнего солнцестояния. Содержание биогенов в воде к сентябрю уменьшается, но наибольшая для Авачинского залива повторяемость волнений в осенний период обуславливает приток к слоевищам биогенных веществ и отчасти компенсирует снижение их концентрации. Общее ухудшение гидрологических и гидрохимических условий отражается на состоянии растений. Средние показатели длины и массы их пластин в этот период уменьшаются, по сравнению с летними. Особенно резко это выражено у трехлетних растений. Средняя длина однолетних пластин становится чуть больше 100 см, что в 1,3 раза меньше по сравнению с июльскими показателями. Пластины двухлетних растений становятся почти такой же средней длины, как и однолетних, а у трехлетних представителей вида длина уменьшается в среднем до 60 см.

Средняя масса пластин растений разных возрастов осенью в б. Вилючинской имеет разные значения: 210 г у трехлетних, 380 г у двухлетних и 290 г у однолетних. Резкое уменьшение массы пластин, в 2,8 раза по сравнению с летними показателями, у трехлетних растений объясняется тем, что в конце сентября они находятся в фазе активного спороношения, сопровождающегося их сильным разрушением.

Приведенные на рис. 18 данные изменения размерно-массовых показателей позволяют судить о стратегии развития популяции в незагрязненном районе. Особенности развития однолетних растений являются отчетливо выраженные сезонные изменения всех показателей. В силу того, что у представителей этой группы практически отсутствует прошлогодняя часть пластины, в первую половину года они имеют самый интенсивный рост. Разрушение пластин к осени у них 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 расте-

ний являются 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. 18.

На рис. 19 приведены данные по сезонным изменениям средних показателей длины и массы разновозрастных пластин из горла Авачинской губы. Этот район побережья, как говорилось выше, характеризуется как слабозагрязненный. Изучение особенностей развития существующей здесь микропопуляции *S. bongardiana* должно было ответить на вопросы: воздействует ли загрязнение на изменение у нее линейного роста и накопление массы и в каком направлении изменяется стратегия ее развития.

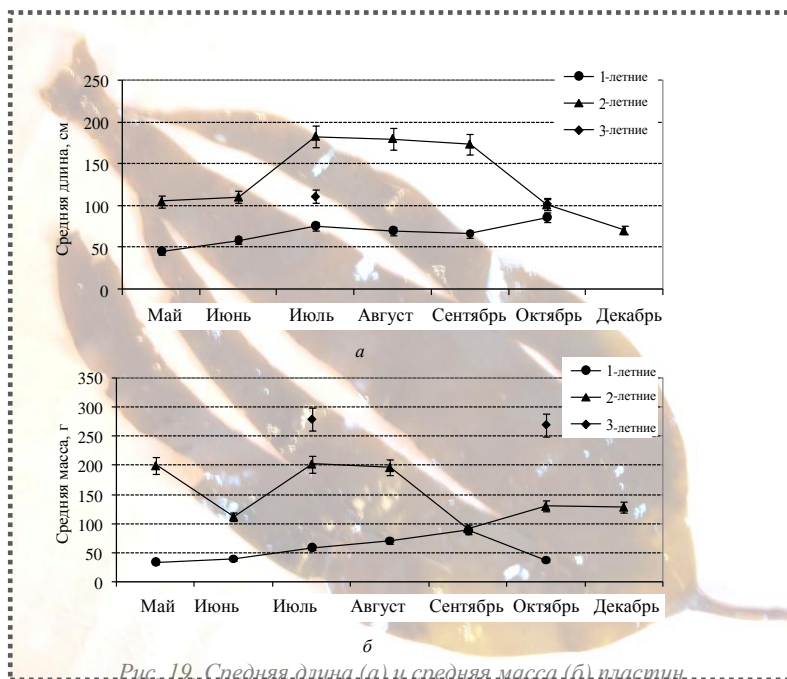


Рис. 19. Средняя длина (а) и средняя масса (б) пластин разновозрастных представителей *Saccharina bongardiana* в горле Авачинской губы в разные периоды вегетации

В этом районе побережья удалось провести ежемесячные

исследования, но собрать достоверный статистический материал для трехлетних растений в некоторые месяцы не удалось. Уже одно это указывало на то, что здесь резко изменилась возрастная структура популяций и значительно уменьшилась доля самой старшей возрастной группы.

Данные, приведенные на рисунке, показывают, что средние показатели длины и массы у всех возрастных групп значительно отличаются от таковых в б. Вилючинской. В мае-июне в районе исследования температура воды повышается. В июне на момент сбора материала она составляла 8°C. Концентрация биогенных веществ к июню здесь тоже возрастает до 1,32 мкг–атом/л нитратного азота и 1,06 мкг–атом/л минерального фосфора (Березовская, 1999а), что весьма благоприятно для развития водорослей.

Повторяемость волнений, высота волн и долгота дня также обуславливают активность процессов роста у ламинарии. С начала лета рост становится более интенсивным, особенно у двухлетних растений, и к июлю средние показатели длины и массы их пластин достигают максимальных значений. У однолетних пластин средняя длина с мая по июнь увеличивается на 40 см, а у двухлетних – почти на 80 см. Пластины однолетних растений в июле становятся тяжелее, чем в июне, на 25 г, а двухлетних – почти на 90 г. Масса пластин с мая по июль у однолетних растений плавно увеличивается, а у двухлетних к июню за счет разрушения старой части пластины сильно уменьшается, а затем почти в 2 раза возрастает.

Сравнение развития в этот период двухлетних растений из б. Вилючинской и горла Авачинской губы показывает, что у последних разрушение прошлогодней части пластины имеет большую скорость. Трехлетние растения из горла губы в июле были короче, чем двухлетние, но больше, чем однолетние, и изменялись от 110 до 120 см, но их средняя масса, как и в б. Вилючинской, имела самые высокие для микропопуляции показатели – 280 г. Сравнение развития однолетних растений в разных районах обитания показывает, что в условиях слабого загрязнения они растут менее интенсивно и к июлю остаются самыми короткими среди представителей всех воз-

растных групп, в то время как в чистом местообитании они становятся самыми длинными.

В период с июля до начала сентября наблюдается снижение скорости линейного роста. В течение всего этого времени средняя длина пластин у представителей всех возрастных групп изменяется незначительно. В этот период происходит созревание растений. Масса однолетних пластин с июля до сентября возрастает на 40 г, а у двухлетних ее изменения иные. До конца лета она остается почти неизменной, а к сентябрю, с началом спороношения растений, падает с 200 до 95 г.

Зная, что ламинариевым водорослям свойственны два периода интенсивного роста, дальнейшие изменения у *S. bongardiana* всех показателей, представленных на рис. 19, можно интерпретировать следующим образом. Осеннее изменение темпов роста у каждой возрастной группы проявляется по-разному. У однолетних растений более интенсивно, чем в первый, весенний период роста, увеличивается средняя длина пластин, но при этом резко, более чем вдвое, снижается их средняя масса – с 95 до 40 г. Это можно объяснить тем, что часть однолетних ламинарий вступает в спороношение и с выходом зооспор теряет некоторую ее часть. Но, видимо, в большей степени это происходит потому, что растения активно используют ассимилированные летом вещества для роста пластин.

У двухлетних растений второй, осенний, период интенсивного роста реализуется в увеличение массы пластин к октябрю до 140 г в среднем после ее падения в сентябре. Однако длина растений при этом не увеличивается, а напротив, уменьшается почти на 75 см. Такой разнонаправленный ход изменений средних показателей длины и массы также объясним. Осенью у двухлетних представителей наблюдается активное спороношение, вызывающее разрушение пластины, появившейся в текущем вегетационном сезоне. Одновременно у них интенсифицируются ассимиляционные процессы.

Несмотря на то, что длина дня и температура к этому

времени уменьшаются, концентрация биогенных веществ и повторяемость волнений значительно возрастают. После сильного уменьшения концентрации биогенов в летний период содержание нитратного азота и минерального фосфора в октябре достигает 1,92 мкг–атом/л и 0,85 мкг–атом/л соответственно (Березовская, 1999а).

Повторяемость волнений в осеннее время становится максимальной для всего года. Все это способствует успешному накоплению двухлетними растениями ассимилированных веществ. Исходя из того, что осенью их длина не увеличивается, можно полагать, что они не расходуют эти вещества столь активно, как однолетние, а запасают на зиму.

С октября по декабрь включительно масса двухлетних пластин практически не изменяется при заметном уменьшении длины за счет продолжающегося разрушения пластины. Происходит это благодаря вялотекущим процессам ассимиляции, способствующим восполнению потери массы, которая неизбежно возникает при разрушении большей части пластины. Но, видимо, главную роль в стабилизации показателей массы имеет переток запасных веществ в нижнюю часть пластины, обеспечивающий максимальное их сохранение при деградации слоевища. Подробно это будет рассмотрено ниже.

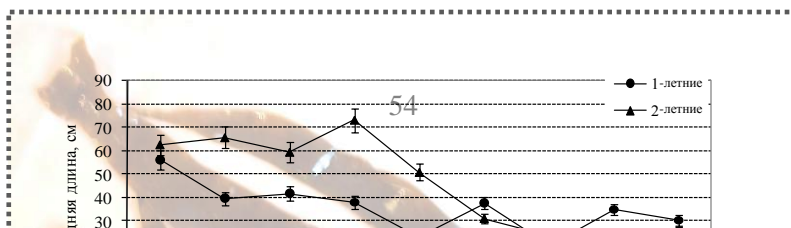
У трехлетних представителей *S. bongardiana* в октябре средняя длина пластин сопоставима с ее значениями у двухлетних растений, а средняя масса является самой большой для популяции и составляет 275 г. Обращает на себя внимание различие значений обсуждаемых показателей у сахарины из б. Вилючинской и горла Авачинской губы. В первом районе и по длине, и по массе представители этой возрастной группы имеют меньшие значения, чем в горле. Это свидетельствует об изменении стратегии их развития. Так, если в горле Авачинской губы в период, сопряженный с пиком осеннего роста, представителям этой группы свойственны самые высокие показатели средней длины и массы, то в б. Вилючинской – самые низкие.

В отношении всей популяции *S. bongardiana*, встречаю-

щейся в слабозагрязненном районе, следует отметить лишь некоторую ингибицию размеров. Так, если в б. Вилючинской максимальная для популяции длина пластин составляла 250 см, то в горле она уменьшилась только до 200 см, т. е. всего на 20%. В то же время максимальная масса пластин у растений в б. Вилючинской составляла 720 г, а в горле губы ее значения снизились до 300 г, т. е. на 42%. Следовательно, стратегия развития популяции направлена на максимальное сохранение линейных размеров пластины и, следовательно, ее фотосинтетической поверхности. Кроме того, как было показано выше, в условиях загрязнения значительно изменились особенности развития представителей самой старшей и самой младшей возрастных групп. Так популяция реагирует на слабое загрязнение среды.

На рис. 20 приведены данные по сезонным изменениям средних показателей длины и массы разновозрастных пластин во внутренней части Авачинской губы. Этот район побережья, в отличие от горла, характеризуется как сильнозагрязненный (Березовская, 2002). Изучение микропопуляции *S. bongardiana* в этом районе могло показать, как влияет на рост и накопление массы пластин сильное антропогенное загрязнение и в каком направлении изменяется стратегия развития вида. В этом районе побережья удалось провести наиболее полные ежемесячные исследования с начала апреля по декабрь включительно.

Прежде всего, следует отметить, что в микропопуляции *S. bongardiana* из внутренней части губы самой старшей возрастной группой являются двухлетки (Трофимова, Вялых, 2001; Королёва, 2002; Королёва, 2004а). Развитие растений здесь совсем иное, чем в б. Вилючинской, оно также отличается и от их развития в горле губы. Определенное влияние на это оказывают условия обитания: несколько большие перепады значений температуры, большая повторяемость волнений и, конечно, очень большая концентрация биогенов.



*Рис. 20. Средняя длина (а) и средняя масса (б) пластин разновозрастных представителей *Saccharina bongardiana* во внутренней части Авачинской губы в разные периоды вегетации*

Изменение средних показателей длины и массы у представителей разновозрастных групп в течение всего года протекают в противофазе. Это видно из рис. 20. В весеннее время, с апреля по май, концентрация биогенных веществ во внутренней части губы возрастает в 1,7 раза для нитратного азота и в 2,4 раза для минерального фосфора. У двухлетних растений происходит увеличение длины пластины и особенно сильно массы. Последняя увеличивается в 1,7 раза. У однолетних сахарин, напротив, пластина становится значительно короче. Судя по данным наших исследований, популяция *S. bongardiana* в это время претерпевает весеннее прореживание и теряет наиболее крупные растения. По этой же причине средняя масса пластин однолетних растений в этой

микрораспространения почти не меняется.

В течение последующих месяцев у однолетних представителей популяции рост пластин в длину происходит очень неравномерно. Она то достаточно резко увеличивается, то столь же резко уменьшается. Соответствующих колебаний средней массы пластин при этом не наблюдается. Этим развитие однолетней сахарины в сильнозагрязненном месте принципиально отличается от ее вегетации в других районах исследования. Объяснить это, вероятно, можно тем, что, находясь в стрессовых условиях обитания, они не могут одновременно увеличиваться в длину и накапливать массу. Их заметный линейный рост осуществляется только после того, как они сумеют ассимилировать и накопить необходимые для этого вещества. Иначе невозможно объяснить тот факт, что уменьшение длины пластин за счет их разрушения не сопровождается падением их массы.

Следовательно, рост однолетних растений в стрессовых условиях протекает иным способом, при котором и первый, весенний, и второй, осенний, пики интенсивного роста маскируются пульсирующими ритмами текущего затухающего и возобновляющегося роста. Таким образом растения поддерживают размеры фотосинтетической поверхности пластин.

У двухлетней Сахарины Бонгарда период наиболее интенсивного роста во внутренней части Авачинской губы, как и в слабозагрязненном районе, приходится на июль. Далее, вплоть до конца вегетационного периода, их средняя длина с июля по сентябрь уменьшается достаточно резко, а с сентября по ноябрь – более плавно. Осеннего увеличения длины пластин, как у растений из более чистых местообитаний, у представителей этой возрастной группы не наблюдается, но осенний рост пластин, тем не менее, выражается в некотором накоплении массы. В декабре размерно-массовые характеристики однолетних и двухлетних пластин почти выравниваются. К этому времени двухлетние растения успевают достаточно активно отспорозосить. Однолетние растения тоже вносят небольшой вклад в общее воспроизводство популяции, но главное они успевают накопить массу и, значит, запас веществ, необходимых для вступления в период относи-



тельного зимнего покоя.

Исходя из представленных выше данных изучения сезонного развития *S. bongardiana* можно сделать следующие общие выводы по рассматриваемому вопросу. Во всех районах исследования изучаемый вид имеет максимальную длину пластин в весенне-летний период. Пик первого периода роста приходится у него на июль. К этому времени температура поверхностного слоя воды возрастает до 13–14°C и обуславливает активный рост пластин. Интенсивное развитие растений стимулирует также возрастающая продолжительность светового дня. Для Петропавловска-Камчатского долгота дня с января по май увеличивается на 6 ч 20 мин. В начале и в середине лета она держится примерно на одном уровне и только к концу августа уменьшается на 2 ч 28 мин.

Средняя повторяемость волнений, благоприятно влияющих на рост водорослей, в период май – август в Авачинском заливе больше, чем в декабре на 23%, и в феврале – на 70%. Содержание минерального фосфора в поверхностном слое воды Авачинской губы к маю – августу по сравнению с апрелем возрастает в среднем в 2-3 раза. В горле Авачинской губы его концентрация повышается к июню, а затем начинает постепенно снижаться. Что касается концентраций нитратного азота в поверхностном слое воды, то во всех районах исследования летом она остается низкой.

Такие ритмы изменений концентраций биогенных веществ и рост пластин вполне сопоставимы с таковыми у *L. saccharina* в Баренцевом море (Макаров, Шошина, 1996). Эти авторы, в частности, отмечают, что максимальные скорости роста ее длины и массы наблюдаются в период, когда содержание азота в воде начинает быстро снижаться до минимальных концентраций. У *L. hyperborea* интенсивный рост пластины наблюдается также при снижении концентрации азота, и максимальный рост она имеет при его минимальном содержании в морской воде (Dring, 1982).

Сравнение особенностей развития *S. bongardiana* в раз-

ных районах исследования показывает, что наибольшие размерно-массовые показатели имеют растения из б. Вилючинской, а наименьшие – из внутренней части Авачинской губы. Общая стратегия их развития направлена, судя по всему, на максимальное сохранение фотосинтетической поверхности слоевища, для обеспечения большего контакта с окружающей средой. Это видно из того, что в слабозагрязненном районе сохранение линейных размеров пластин обеспечивается резким снижением их массы. При переходе к более стрессовым условиям обитания у растений снижаются и масса, и длина.

#### **4.2. Скорость роста и накопления массы пластин**

Одним из наиболее важных показателей развития ламинариевых является скорость роста пластин и накопления массы. Как уже указывалось выше, у *S. bongardiana*, как и у других представителей рода, в течение вегетационного сезона имеет место как рост пластин, так и их разрушение. Ритмика этих процессов была рассмотрена выше на примере *L. saccharina*, *L. digitata* и *L. japonica*.

У нашего 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 первогодних 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.

Для определения скорости изменения длины пластин и массы у разновозрастных представителей *S. bongardiana* в горле Авачинской губы вычислялось среднесуточное изме-

нение этих значений для разных периодов времени. Результаты изменений скорости роста пластин приводятся в табл. 1.

Таблица 1

**Динамика средней скорости роста пластин ( $\text{см} \cdot \text{сут}^{-1}$ )  
*Saccharina bongardiana* в горле Авачинской губы**

Возраст	Период развития				
	11.05–8.06	9.06–9.07	10.07–7.09	8.09–5.10	6.10–2.12
1	0,7	– 0,54	– 0,12	0,63	–
2	– 0,02	5,55	– 1,79	0,25	– 0,68
3	–	– 3,67	0,22 (10.07–5.10)		–

Результаты изучения изменений скорости накопления массы пластин в том же районе за соответствующие промежутки времени приводятся в табл. 2.

Данные, приведенные в таблицах, действительно имеют как положительные, так и отрицательные величины, что хорошо объясняется рассмотренными выше особенностями развития изучаемого вида. Они также подтверждают наличие у *S. bongardiana* двух периодов роста: весенне-летнего и осеннего и почти месячного сдвига во времени фенологических фаз у разновозрастных представителей вида.

Таблица 2

**Динамика средней скорости накопления массы пластин ( $\text{г} \cdot \text{сут}^{-1}$ )  
*Saccharina bongardiana* в горле Авачинской губы**

Возраст	Период развития				
	11.05–8.06	9.06–9.07	10.07–7.09	8.09–5.10	6.10–2.12
1	2,93	– 7,81	0,34	– 1,68	–
2	– 1,11	18,04	– 5,03	1,36	– 0,03
3	–	– 2,08	0,05 (10.07–5.10)		–

Так, положительная величина прироста пластины у однолетних сахарин наблюдается в мае-июне, а у двухлетних в июне-июле, превышая скорость роста однолетних пластин в 7,9 раза. Положительная скорость накопления массы приходится на тот же период, что и прирост пластин. У двухлетних она больше, чем у однолетних, в 6,2 раза. В осенний период роста скорость роста пластин у однолетних *S. bon-*

*gardiana* больше в 2,5 раза, чем у двухлетних, в то же время скорость накопления массы у них меньше, чем у двухлетних, в 4 раза.

В целом по данным этих таблиц можно сказать, что наибольшую скорость роста и накопления массы пластин имеют двухлетние сахарины. Что касается разрушения пластин, то, судя по полученным нами данным, можно говорить, что наиболее интенсивно оно происходит в период, когда растения вступают в фазу спороношения, т. е. в августе-сентябре.

В загрязненной внутренней части губы темпы роста и накопления массы у сахарины несколько иные (табл. 3 и 4). Здесь в развитии водорослей также прослеживаются два периода активного роста. В первый, весенний, период скорость роста пластин у двухлетних растений в 57,5 раза больше, чем у однолетних, а во второй, осенний, она больше в 1,4 раза у однолетних, чем у двухлетних.

Таблица 3

**Динамика средней скорости роста пластин ( $\text{см} \cdot \text{сут}^{-1}$ )  
*Saccharina bongardiana* во внутренней части Авачинской губы**

Возраст	Период развития						
	13.04–10.05	11.05–8.06	9.06–9.07	10.07–7.09	8.09–5.10	6.10–4.11	5.11–2.12
1	– 0,59	0,0004	0,016	– 0,18 (10.07–5.10)	0,47	– 0,38	
2	0,11	– 0,27	0,92	– 0,55	– 0,46	– 0,05	0,33

Накопление массы пластин двухлетних растений весной, в мае-июне, больше в 2,5 раза, чем у однолетних, но осенью, в октябре-ноябре, оно, напротив, больше у однолетних в 3,4 раза. В целом значения скорости роста и накопления массы пластин в этом районе гораздо меньше, чем в горле губы.

Сравнение особенностей развития *S. 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 роста длины и массы двухлеток из разных районов резко отличаются.

Таблица 4

**Динамика средней скорости накопления массы пластин ( $\text{г} \cdot \text{сут}^{-1}$ )  
*Saccharina bongardiana* во внутренней части Авачинской губы**

Возраст	Период развития						
	13.04–10.05	11.05–8.06	9.06–9.07	10.07–7.09	8.09–5.10	6.10–4.11	5.11–2.12
1	– 0,24	1,34	0,06	–0,67 (10.07–5.10)	0,31	– 0,98	
2	3,39	– 0,59	– 0,9	–1,56	0,09	– 1,14	– 0,33

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 *S. bongardiana* в стрессовых условиях среды.

### **4.3. Изменения толщины и удельной массы**

Изучение сезонных размерно-массовых характеристик показывает, что в стрессовых условиях произрастания популяции *S. bongardiana* меняет стратегию развития в связи с перераспределением функций по воспроизводству популяции между разными возрастными группами. Для того чтобы определить, каким образом осуществляется адаптация растений к загрязнению на внутритканевом уровне, изучали изменения толщины, удельной массы и обводненности разных частей пластины.

В данном подразделе рассматриваются сезонные изменения вдоль пластины первых двух показателей. Ранее мы говорили о том, что фотосинтез у ламинарии осуществляется всей поверхностью пластины и что в течение жизни растений пластические (запасные) вещества могут передвигаться в ней в разных направлениях и скапливаться в определенных участках.

Зная сезонные ритмы развития, время, на которое приходится интенсивный весенний и осенний рост, а также то, что пластинам ламинарий характерен базальный рост, мы можем интерпретировать тот или иной ход изменений толщины и удельной массы. Это, в свою очередь, дает основание говорить о том, как в зависимости от характера перепадов этих показателей растения приспосабливаются к изменениям условий среды.

Изучение *S. bongardiana* в горле Авачинской губы показывает, что средняя удельная масса и толщина пластин за весь период исследований с мая по декабрь также подвержены значительным изменениям: от 0,63 до 1,59 г/см<sup>2</sup> и от 450 до 1600 мкм (Королёва, 2003а, 2004а). Перепады значений средней удельной массы и толщины пластин, исходя из наших расчетов как для разновозрастных групп, так и для одновозрастных групп в течение каждого месяца года не столь значительны. Это свидетельствует об относительно равномерном развитии внутренних тканей растений.

Изменения удельной массы и толщины пластин у разновозрастных представителей *S. bongardiana* в горле Авачинской губы с мая по декабрь показаны на рис. 21 и 22. Из рисунков видно, что в этом районе уже в мае двухлетние растения толще и массивнее, чем их одновозрастные представители из внутренней части губы в июне (рис. 23 и 24). Это напрямую связано с более благополучной экологической ситуацией в горле губы. Здесь в слабозагрязненной среде и у однолетних, и у двухлетних растений наблюдаются относительно равномерные изменения толщины и удельной массы по всей длине пластины, и разница их значений у представителей разных возрастных групп менее выражена, чем в условиях сильного загрязнения.

Трехлетние растения в горле губы составляют незначительную часть популяции. Вместе с тем, их присутствие показывает, что *S. bongardiana* развивается здесь по программе трехлетнего жизненного цикла, при котором основная нагрузка по воспроизводству ложится, главным образом, на растения старших возрастных групп.

Во внутренней части Авачинской губы удельная масса пластин *S. bongardiana* за весь период исследований изменялась от 0,39 до 3,21 г/см<sup>2</sup>, а толщина – от 400 до 4350 мкм (Королёва, 2003а, 2004а). Изменение удельной массы и толщины разновозрастных пластин из внутренней части Авачинской губы с июня, времени активного фотосинтеза и линейного роста растений, по декабрь, периода затухания у них фотосинтетических процессов, приведены на рис. 23 и 24. Из них видно, что средняя удельная масса и толщина в разных частях

пластины в каждом месяце имеют свои особенности. При этом у однолетних растений значения этих показателей с июня по декабрь возрастают более интенсивно, чем у двухлетних.

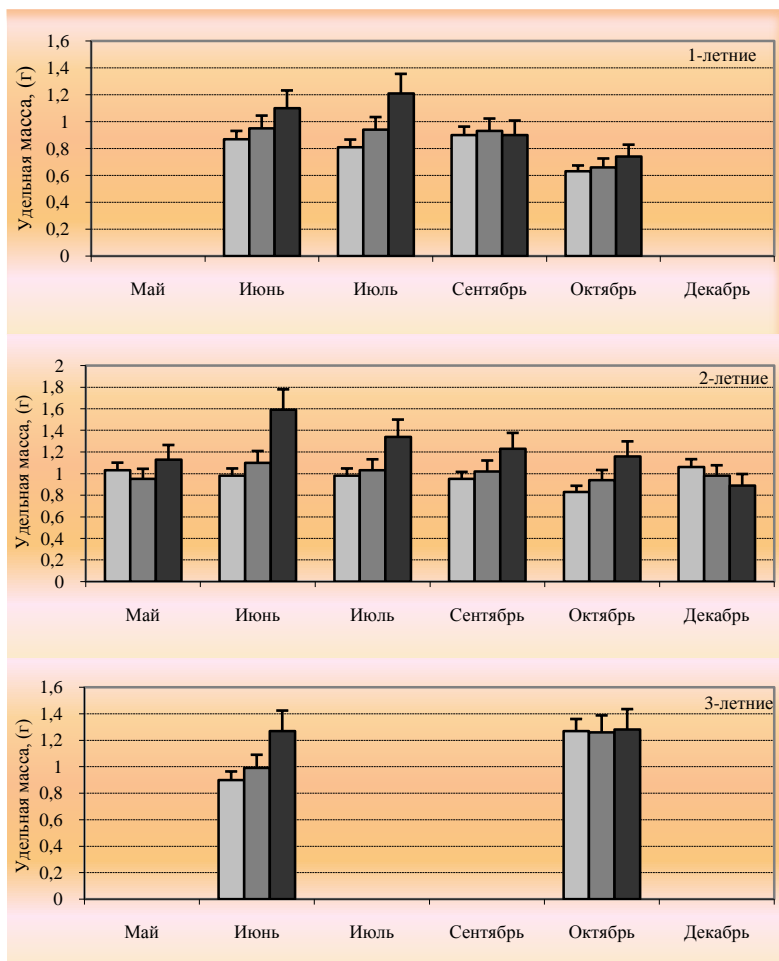


Рис. 21. Средняя удельная масса пластин разновозрастных представителей *Saccharina bongardiana* в горле Авачинской губы в разные периоды вегетации.

Условные обозначения: часть пластины  
 □ – верхняя; ■ – средняя; ■ – нижняя

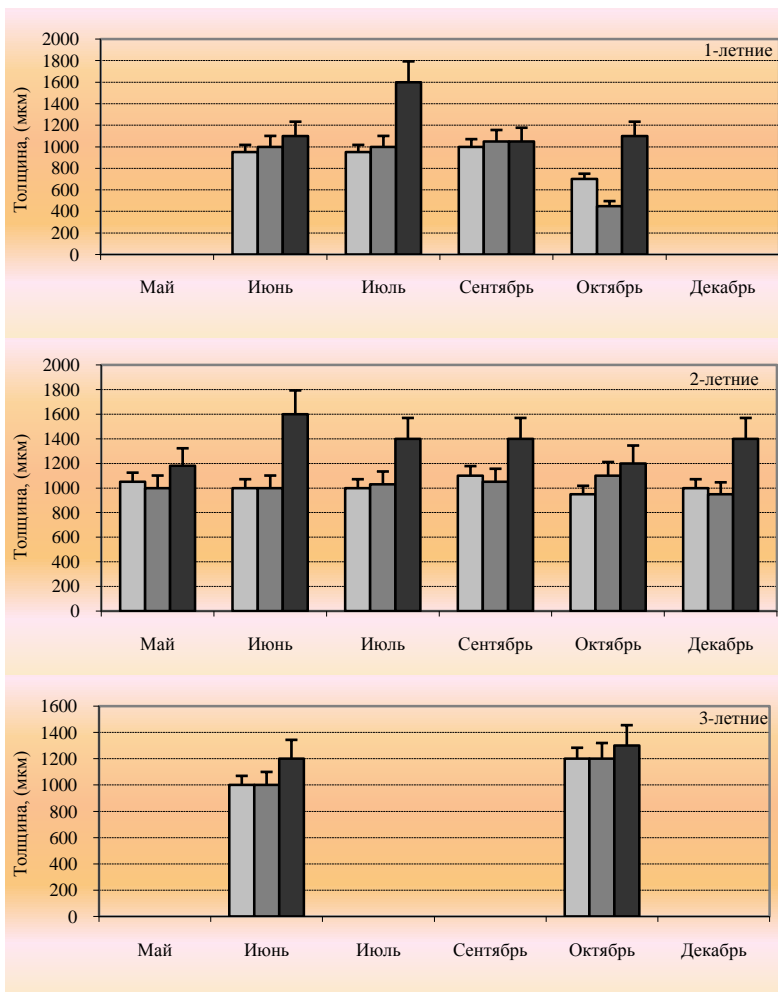


Рис. 22. Средняя толщина пластин разновозрастных представителей *Saccharina bongardiana* в горле Авачинской губы в разные периоды вегетации. Условные обозначения см. на рис. 21



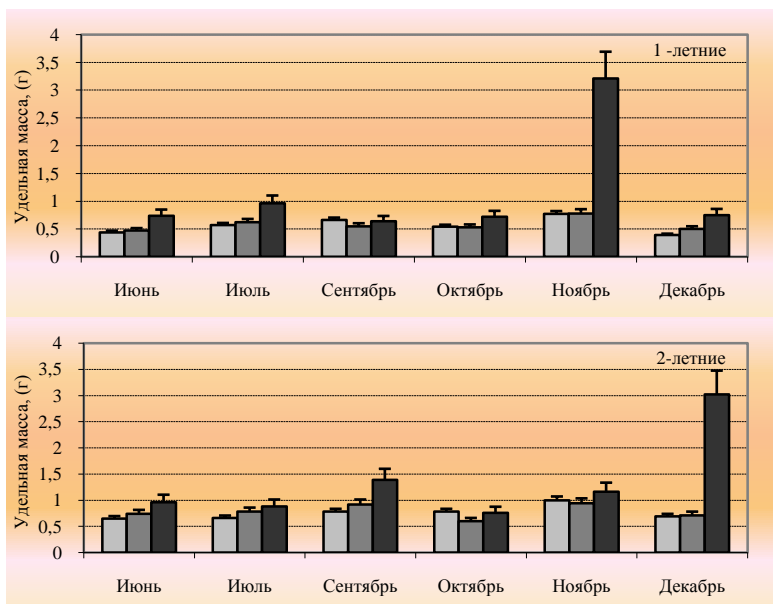


Рис. 23. Средняя удельная масса пластин разновозрастных представителей *Saccharina bongardiana* во внутренней части Авачинской губы в разные периоды вегетации. Условные обозначения см. на рис. 21

Сравнение сезонных и помесячных изменений толщины и удельной массы в целом у представителей разных возрастных генераций показывает, что самые заметные перепады значений наблюдаются у однолетних растений и наиболее выражены они в ноябре, а у двухлетних – в декабре. Это говорит об их разном развитии.

Что касается изменений этих показателей в пределах пластины, то они несопоставимы как у растений разных возрастных групп, так и в каждой из них в разные месяцы (рис. 23 и 24). Такие резкие различия можно объяснить разным ходом процессов перераспределения в пластине продуктов ассимиляции.

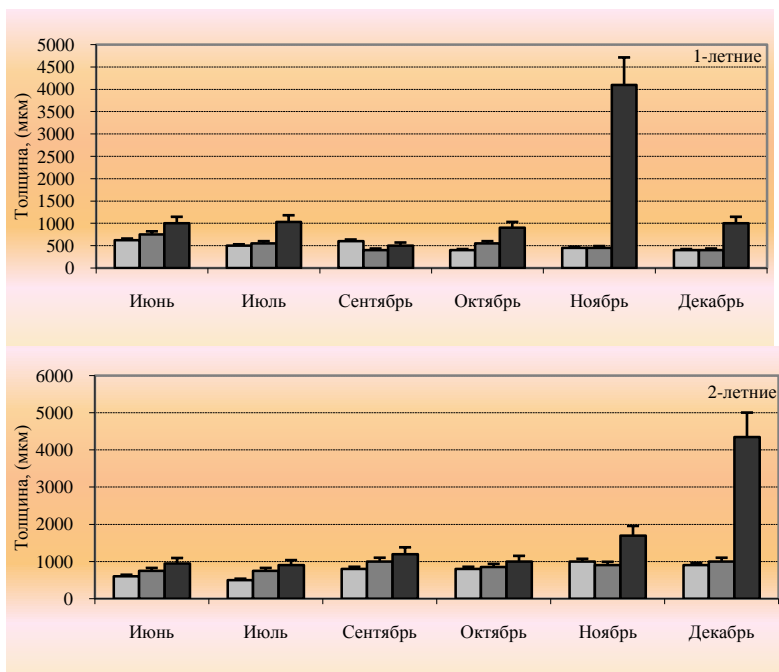


Рис. 24. Средняя толщина пластин разновозрастных представителей *Saccharina bongardiana* во внутренней части Авачинской губы в разные периоды вегетации. Условные обозначения см. на рис. 21

Обращает на себя внимание то, что помесячные изменения удельной массы вдоль пластин растений разных возрастов оказываются синхронными в том случае, если сравнивать их значения у однолетних растений с июня по ноябрь, а у двухлетних – с июля по декабрь. Это еще раз с очевидностью указывает на то, что однолетние растения во внутренней части Авачинской губы в условиях сильного загрязнения развиваются иным образом, чем в ее горле. Для сравнительного изучения особенностей развития пластин сахарины в разных по уровню загрязнения районах были выбраны двухлетние растения. У них сопоставлялись изменения средних значений удельной массы и толщины в разных частях пластины (табл. 5).

**Изменения абсолютных значений удельной массы и толщины  
в разных частях пластины двухлетних растений *Saccharina bongardiana*  
в районах с различными экологическими условиями**

Часть пластины	Район	Июнь		Июль		Сентябрь		Октябрь		Декабрь	
		Масса, г/см <sup>2</sup>	Толщина, мкм	Масса, г/см <sup>2</sup>	Толщина, мкм	Масса, г/см <sup>2</sup>	Толщина, мкм	Масса, г/см <sup>2</sup>	Толщина, мкм	Масса, г/см <sup>2</sup>	Толщина, мкм
Верхняя	Внутренняя часть	0,65	600	0,66	500	0,78	800	0,78	800	0,69	900
	Горло	0,98	1000	0,98	1000	0,95	1100	0,83	950	1,06	1000
Средняя	Внутренняя часть	0,74	750	0,78	750	0,92	1000	0,6	850	0,71	1000
	Горло	1,1	1000	1,03	1030	1,02	1050	0,94	1100	0,98	950
Нижняя	Внутренняя часть	0,96	950	0,88	900	1,39	1200	0,76	1000	3,02	4350
	Горло	1,59	1600	1,34	1400	1,23	1400	1,16	1200	0,89	1400

В табл. 6 приводятся относительные значения изученных показателей. Из данных, приведенных в табл. 5, видно, что растения из горла Авачинской губы во все периоды развития имеют большую удельную массу и толщину разных

частей пластины, чем растения из внутренней части губы. И только в декабре значения этих показателей у последних резко возрастают и становятся больше, чем у первых, по крайней мере в нижней части пластины.

Таблица 6

**Изменения относительных значений удельной массы и толщины в разных частях пластин двухлетних растений *Saccharina bongardiana* в районах с различными экологическими условиями**

Часть пластины	Район	Июнь		Июль		Сентябрь		Октябрь		Декабрь	
		Масса, %	Толщина, %	Масса, %	Толщина, %	Масса, %	Толщина, %	Масса, %	Толщина, %	Масса, %	Толщина, %
Верхняя	Внутренняя часть	40,9	37,5	41,5	31,3	49,1	50	49,1	50	43,4	56,3
	Горло	61,6	62,5	61,6	62,5	59,7	68,8	52,2	59,4	66,7	62,5
Средняя	Внутренняя часть	46,5	46,9	49,1	46,9	57,9	62,5	37,7	53,1	44,7	62,5
	Горло	69,2	62,5	64,8	64,4	64,2	65,6	59,1	68,8	61,6	59,4
Нижняя	Внутренняя часть	60,4	59,4	55,3	56,3	87,4	75	47,8	62,5	189,9	271,9
	Горло	100	100	84,3	87,5	77,4	87,5	72,9	75	55,9	87,5

В табл. 6 за 100% приняты максимальные за весь период исследования значения толщины и удельной массы, которые характерны для растений из горла Авачинской губы. Анализ данных этой таблицы показывает, что у растений из горла губы наблюдается уменьшение показателей от июня к декабрю. Удельная масса уменьшается от 100% до 55,9%, а толщина – от 100% до 87, 5%.

У растений из внутренней части губы при скачкообразных изменениях обоих показателей наблюдается обратный процесс – увеличение удельной массы от 60,4% до 189, 9% и толщины от 59,4% до 271,9%. Это показывает, что в разной среде при двухлетнем и трехлетнем циклах развития формирование внутренних тканей у одновозрастных представителей *S. bongardiana* принципиально отличается.

## **5. Распределение пластических веществ по пластине *S. bongardiana* как показатель ее физиологического состояния**

Изменение толщины пластины *S. bongardiana* во времени (по сезонам года) и пространстве (по частям пластины) было рассмотрено выше. Показано, что эта характеристика у данного вида подвержена значительным колебаниям. Аналогичная картина наблюдается и у других ламинариевых. Так, у *L. saccharina* в Баренцевом море, судя по данным Е.И. Блиновой и В.М. Хромова (1981), толщина пластин колеблется от 0,85 до 2,17 мм и увеличивается от весны к осени. У представителей сахалинской популяции *L. japonica* наибольший ее прирост наблюдается весной. В летние месяцы он уменьшается, а в осенние, напротив, вновь увеличивается. Максимальные значения толщины приходятся на конец лета – начало осени и составляют 4-4,5 мм (Бондарчук, 1966, 1967).

Что касается изменений этой характеристики по участкам пластины, то к настоящему времени и по этому вопросу имеются некоторые сведения. Известно, например, что у *L. japonica* из залива Петра Великого в конце лета – начале осени наибольшие значения толщины имеет нижняя часть

пластины. Она может достигать 6000 мкм, тогда как толщина в средней части в то же самое время составляет только 1011 мкм (Камнев и др., 2000). Японские исследователи в своей работе показали, что распределение толщины вдоль пластины у представителей этого же вида у побережья о. Хоккайдо не имеет строгой последовательности (Kirihara et al., 1989). В мае у ламинарии японской самой тонкой является нижняя часть пластины, а уже через месяц таковой становится ее средняя часть. Иногда, как показывают эти исследователи, значения толщины в разных частях пластины *L. japonica* практически не отличаются.

Установленное нами неравномерное пространственное распределение по пластине *S. 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. Так, у зрелых растений эти вещества могут концентрироваться в местах формирования спорогенной ткани.

Спороносные пятна возникают во множестве в основном в средней части пластины. В это время они имеют преимущественно вытянуто-овальную форму, что косвенно указывает на передвижение пластических веществ в основном вдоль пластины. Исследования показывают, что в этот период толщина пластины в местах формирования сорусов всегда больше, чем между ними. Такую неравномерность можно объяснить скорее перетоком пластических веществ к этим участкам, чем различиями в фотосинтетической активности разных близлежащих участков.

В период интенсивного линейного роста неравномерность толщины разных частей пластины наблюдается за счет активного использования ассимилированных веществ меристематическими тканями, расположенными в нижней трети пластины. В период подготовки к зимнему покою пластиче-

ские вещества здесь, напротив, активно запасаются. У разных видов ламинариевых водорослей зонами наиболее интенсивного фотосинтеза являются либо краевые, либо срединная части пластины. Чаще это срединная полоса, где в разные периоды развития растений концентрируются органические вещества. В то же время именно отсюда наблюдается их наибольший отток в зону роста (Камнев, 1989), а также к месту формирования сорусов спорангиев.

В местах скопления пластические вещества активно используются для процессов клеточного деления и формирования зооспор. Последние, как известно, после выхода из зооспорангиев некоторое время ведут активный пелагический образ жизни (Макаров, 1987а), расходуя при этом большое количество энергии и нуждаясь в большом количестве запасных веществ (Воскобойников, Камнев, 1991).

Исследователями R.G. Buggeln, D.S. Fensom, C.J. Emerson (1985) было показано, что у гигантской ламинариевой водоросли *Macrocystis pyrifera* продукты фотосинтеза передвигаются по пластине очень неравномерно, и такое движение можно назвать пульсацией. Неравномерность передвижения ассимилятов, судя по данным В.G. Parker (1965, 1966), С.S. Lobban (1978), J.M. Kain (1979) и других исследователей, свойственна и другим видам ламинариевых водорослей. В ходе проведения исследований мы обнаружили, что на фоне так называемых пульсирующих коротких волн имеют место хорошо выраженные пульсирующие волны большой длины, образующиеся вдоль всей пластины благодаря неравномерному распределению пластических веществ.

Изучение пространственных различий толщины и удельной массы вдоль пластины *S. bongardiana* мы проводили с помощью измерения высечек, взятых через каждые 5 см вдоль центральной и краевой частей пластины. Для отбора высечек брали растения из каждой возрастной группы в разные периоды вегетации: в фазе активного роста, закладки сорусов спорангиев, их полной зрелости и подготовки растений к зимнему покою, причем брали наиболее типичные образцы. У взятых высечек определяли среднюю

толщину и массу. Подобным измерениям подвергались растения из Второго Курильского пролива в летне-осенний сезон и из горла и внутренней части Авачинской губы. В двух последних районах такие исследования проводили ежемесячно с мая по октябрь включительно.

Анализ полученных данных показал, что 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 этих волн в каждом из районов были отмечены у двухлетних растений. При этом самую высокую частоту и амплитуду они имели в начале спороношения.

Объяснить возрастные особенности изменения у растений этих характеристик можно, вероятно, следующим образом. У однолеток стратегия развития слоевища направлена, в основном, на увеличение размерных показателей пластины за счет ее интенсивного линейного роста. Процессы клеточного деления в пластинах идут с меньшими энергетическими затратами, чем процессы спорообразования, и внутренние ресурсы при этом расходуются не столь интенсивно, как при спорогенезе.

Поэтому у однолетних растений перепады значений удельной массы и толщины выражены меньше, чем у двухлетних. Последние имеют более высокую физиологическую активность и кроме активного роста, приводящего к увеличению размеров фотосинтетической поверхности пластины, несут значительную нагрузку по воспроизводству популяции и производят гораздо большее количество зооспор. Это требует оптимального использования и оперативного перераспределения по пластине ассимилированных веществ и выражается в перепадах значений изучаемых показателей. Таким образом, характер пульсирующей волны, т. е. ее амплитуда и частота, косвенно характеризует физиологическое состояние растений.

Далее для характеристики состояния популяций ламинарии в чистом, слабо- и сильнозагрязненных районах мы



использовали этот косвенный показатель и провели с его помощью сравнение физиологического состояния двухлетних начавших спороношение растений, собранных в указанных выше районах. Графическое изображение пульсирующих волн, отражающих изменения вдоль пластин значений удельной массы и толщины, обусловленные неравномерным распределением пластических веществ, показаны на рис. 25 и 26.

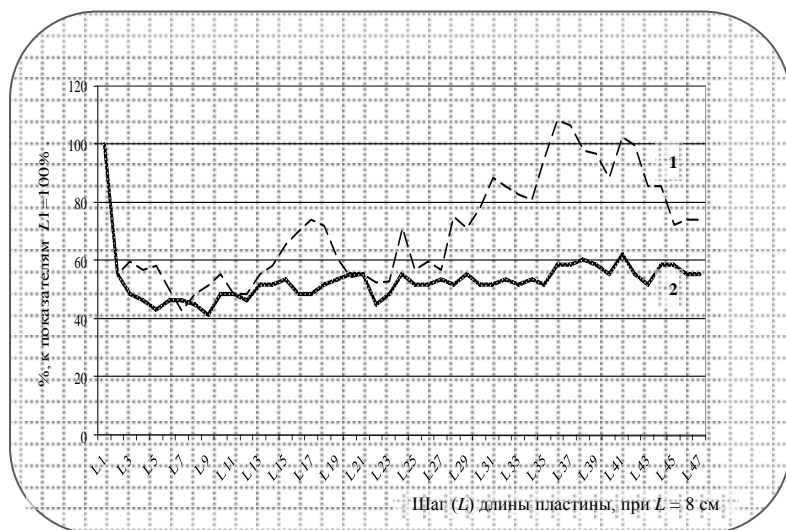


Рис. 25. Особенности пространственного распределения удельной массы (1) и толщины (2) по пластине двухлетней *Saccharina bongardiana* во Втором Курильском проливе в начале спороношения

Как видно из этих рисунков, изменения толщины и удельной массы вдоль пластины у растений из разных мест обитания происходят неодинаково и в каждом из районов имеют свои особенности. Так, в слабозагрязненном горле Авачинской губы (рис. 26, а) по сравнению с чистым Вторым Курильским проливом (рис. 25) кривая распределения пластических веществ вдоль пластины выглядит практически сглаженной. В то же время у растений из сильнозагрязненно-

го района, расположенного во внутренней части губы, она имеет не множество, а только несколько выраженных очень резко спадов и подъемов (рис. 26, б).

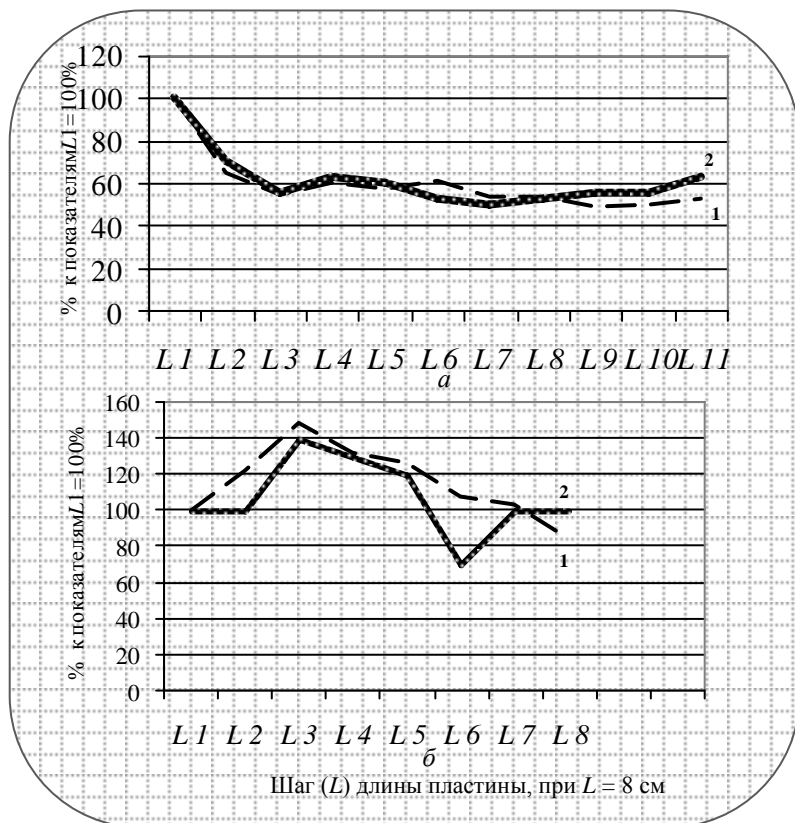


Рис. 26. Особенности пространственного распределения удельной массы (1) и толщины (2) по пластине двухслойной *Saccharina bongardiana* в горле (а) и во внутренней части губы в начале спороношения (б).

Анализ приведенных данных показывает, кроме того, что в разных местах обитания более сглаженными у *S. bongardiana* являются волны, отражающие изменения либо толщины, либо удельной массы. Так, во внутренней части губы менее выражены изменения удельной массы, а во Втором Куриль-

ском 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 (рис. 25). В большинстве случаев они находятся в хорошо выраженной противофазе. Продольными каналами, по которым ассимилированные вещества передвигаются вдоль пластины, являются ситовидные элементы медуллярной ткани, и, вероятно, слизистые каналы, пронизывающие слой подкоровых клеток. Наличие таких каналов у *S. bongardiana*, как уже указывалось, весьма обычное явление.

Логично предполагать, что масса пластины в определенной ее части может увеличиваться не только в результате увеличения объема внутренних тканей, но и за счет повышения концентрации растворенных веществ во внутри- и межклеточной жидкости, обусловленного их поступлением к этому месту. Одним из таких веществ, например, может быть низкомолекулярный шестиатомный спирт маннит, который является первичным продуктом фотосинтеза бурых водорослей (Камнев, 1989).

Так как процессы транспорта по пластине ассимилированных веществ требуют значительных затрат энергии, то можно предполагать, что растение, у которого наблюдается хорошо выраженная пульсирующая волна, находится в активном физиологическом состоянии. У видов рода *Laminaria* оно сопровождается перестройкой и развитием внутренних тканей (Камнев, Мессинева, 2002).

В слабозагрязненном районе пульсирующие волны изменений удельной массы и толщины по пластине *S. bongardiana* иные. Они не имеют высокой амплитуды. Изменения изучаемых нами показателей происходят более плавно, и в результате, как это показано на рис. 26, а, обе волны сближены. Вместе с тем, подъемы и спады этих волн образуют несколько слабовыраженных 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. Известно, что движение ассимилированных веществ вдоль пластины происходит с определенной затратой энергии (South, Whittick, 1987). Сводя к минимуму процессы перераспределения вдоль пластины ассимилятов, водоросли скорее всего экономят внутренние энергоресурсы, необходимые на их транспорт.

Представители *S. bongardiana* из горла Авачинской губы внешне, как указывалось выше, 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 (Клочкова, Березовская, 2000; Березовская, 2002). Вместе с тем, зарегистрированная нами пониженная транспортная функция внутренних проводящих тканей у ее представителей в горле Авачинской губы свидетельствует о депрессивном состоянии этой микропопуляции (Королёва, 2004а).

В сильнозагрязненном районе пульсирующие волны изменений удельной массы и толщины по пластине *S. bongardiana* имеют совершенно другие очертания (рис. 26, 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 свидетельствует 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 *S. 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 (Королёва, 2004а). 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, принадлежащих зауженной форме вида, сорусы спорангиев развиваются обычно по краям пластины (Королёва, 2004а).

Сравнительный анализ особенностей изменения вдоль пластин показателей удельной массы и толщины у разновозрастных растений *S. bongardiana* из разных районов исследования 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 (Клочкова, Трофимова, 2000, 2001).

Чтобы интерпретировать все эти изменения, необходимо было использовать некий единый показатель, отражающий внутреннее состояние пластины. В качестве такового была выбрана плотность. Для расчета плотности использовали данные по размерам и массе высечек у растений, собранных

в тех же разных по уровню загрязнения районах побережья (Королёва, 2004а).

Данные по изменению этого показателя вдоль пластин двухлетних ламинарий во Втором Курильском проливе представлены на рис. 27, в горле и во внутренней части Авачинской губы – на рис. 28. 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.

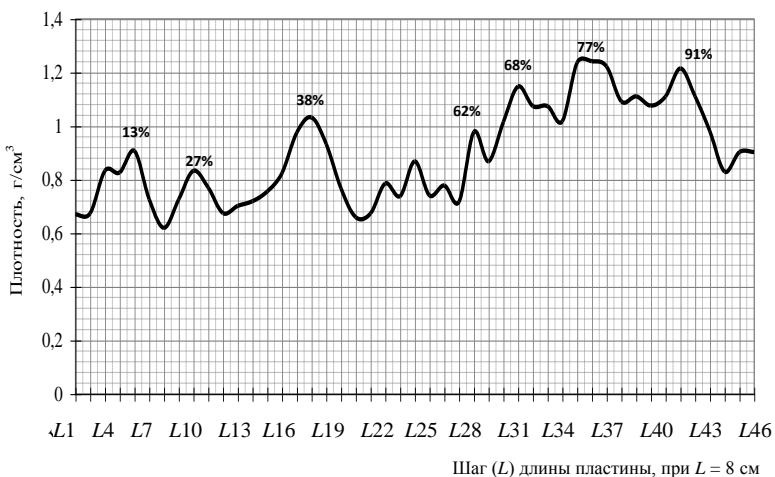
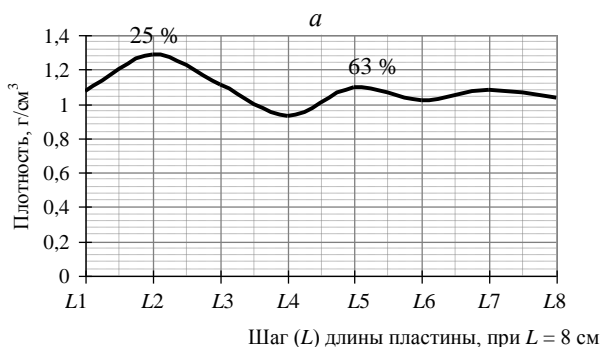
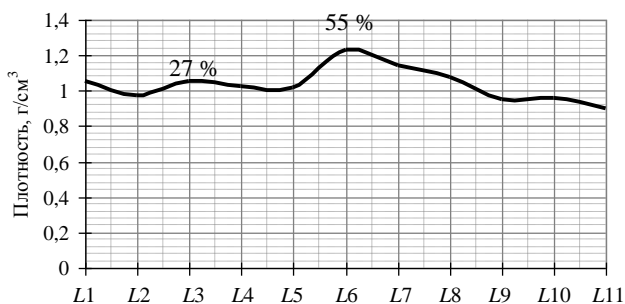


Рис. 27. Особенности пространственного распределения плотности по пластине двухлетней *Saccharina bongardiana* во Втором Курильском проливе в начале спороношения. Цифры на графике указывают расстояние от основания пластины до данного пика плотности, выраженное в % к ее длине

На соответствующем рисунке особо выделяются 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  $0,62 \text{ г/см}^3$ .



б

Рис. 28. Особенности пространственного распределения плотности по пластине двухлетней *Saccharina bongardiana* в горле (а) и во внутренней части (б) Авачинской губы в начале спороношения. Цифры на графике указывают то же, что на рис. 27

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.

Во внутренней части Авачинской губы картина изменений плотности вдоль пластины иная. Самое высокое значение этого показателя  $1,28 \text{ г/см}^3$  характерно для нижней части пластины, а самое низкое  $0,92 \text{ г/см}^3$  – 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 больший – 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 *S. 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> (Королёва, 2004а, 2004б).

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.





## **6. Возрастные особенности в сезонной динамике общего химического состава пластин *S. bongardiana* в разных экологических условиях и стратегия развития ее популяций**

### **6.1. Общие сведения о химическом составе видов рода *Laminaria***

Основным компонентом клеток является вода, и на ее долю может приходиться до 90% сырой массы. Она является средой и субстратом для биохимических реакций и, благодаря высокой подвижности молекул воды, с ее током в слоевище поступают и переносятся по нему растворенные питательные вещества и газы (Камнев, 1989). В состав пластических веществ ламинариевых водорослей входят органические и минеральные компоненты, растворенные или связанные с водой. От содержания внутриклеточных элементов питания зависят состояние и удельная скорость роста водорослей (Силкин, Хайлов, 1988). Поэтому количество сухого вещества в тканях является одним из наилучших показателей зрелости растений и их физиологического состояния.

В растительных клетках вода, как и другие элементы питания, может находиться в свободном и связанном состоянии. Из общего ее количества на свободную часть, являющуюся наиболее подвижной фракцией, приходится 85–90%, а на связанную – 10–15%, и она менее подвижна. Свободная вода связана с полисахаридами, органическими кислотами и другими растворенными в ней веществами, а связанная взаимодействует с биополимерами и влияет на их свойства (Камнев, 1989).

Сухое вещество ламинариевых по своему составу отличается от сухого вещества наземных растений более высоким содержанием минеральных солей. Они необходимы для поддержания клеточного и тканевого осмотического давления и образования буферных систем организма. Кроме того, они служат переносчиками электронов в окислительно-восстановительных реакциях и входят в состав важных органических соединений. Органические вещества включают в себя комплекс углеводов, азотсодержащие вещества, липиды, витамины и др.

Основная доля в органических веществах ламинариевых приходится на углеводы, большую часть из которых составляют полисахариды, до 55% от сухого вещества (Клочкова, Березовская, 1997). Специфическим полисахаридом бурых водорослей, относящимся к структурным углеводам, является альгиновая кислота. Ее содержание у них может достигать 40% (Кизеветтер и др., 1967; Подкорытова, 1973; др). У некоторых представителей рода *Laminaria* ее количество превышает 50% от сухой массы (Клочкова, Березовская, 1997).

Полимерные цепи альгиновой кислоты состоят из полиманнуриновых (ММ-) и полигулуриновых (GG-) блоков, в которые могут быть включены чередующиеся остатки D- маннуриновой и L- гулуриновой кислот (MG- участки). Предполагается, что различия в мономерном составе альгинатов связаны с функцией тканей и обеспечивают гибкость, эластичность или жесткость пластины, прочность органов прикрепления. Наибольшей гибкостью отличаются участки слоевища, в которых преобладают альгинаты, обогащенные ММ- блоками и гетерогенными участками (MG-). Жесткость тканям придают клетки, содержащие альгинаты, в которых преобладают GG- блоки (Аминина, Подкорытова, 1995).

Кроме полисахаридов в состав органических веществ ламинариевых водорослей входит шестиатомный спирт – маннит. Он является обязательным продуктом фотосинтеза и играет роль запасного вещества. Синтезированный маннит легко проходит через мембраны и оказывается в цитоплазме, где может накапливаться в вакуолях или транспортироваться по слоевищу к зонам потребления. В период максимальной фотосинтетической активности его содержание у представителей рода *Laminaria* может достигать 28% от массы сухого вещества (Усов, Клочкова, 1994; Клочкова, Березовская, 1997).

Количество воды, минеральных и органических веществ в тканях ламинариевых водорослей зависит от района произрастания, экологических условий, видовой принадлежности и физиологического состояния растений. Кроме этого, содержание воды и сухого вещества изменяется как во времени, так и в пространстве (в пределах одного слоевища). Например, у культивируемой *L. japonica* количество воды в тканях

с апреля по июль уменьшается от 83,5 до 80,5%, а в августе увеличивается до 81,5%. В это же время содержание сухого вещества у нее сначала возрастает от 16,5 до 19,5%, а затем снижается до 18,5% (Подкорытова и др., 1986). У природной популяции того же вида по мере роста пластины обводненность тканей увеличивается и процентное содержание сухого вещества снижается. Наибольшее количество воды отмечается в тканях срединной зоны пластины, а сухого вещества – в краевых (Камнев, 1999).

По мере роста ламинарии японской количество органических веществ в пластине становится бóльшим, чем минеральных. При замедлении и прекращении этих процессов органических веществ, напротив, становится меньше, а минеральных – больше (Камнев, 1999). По данным Н.М. Аминой (1995) у культивируемой в Приморье *L. japonica* изменения в содержании минеральных и органических веществ зависят как от условий произрастания, так и от сезонов года. В зимне-весенний период у ламинарии постепенно увеличивается доля минеральных веществ, а органических уменьшается. В летне-осенний период содержание минеральных веществ у нее понижается, а органических – возрастает. Максимальное содержание альгиновой кислоты приходится на август-сентябрь и составляет 30–37%, а маннита – на август – октябрь и составляет 15–17% (Амина, 1995). Сезонная изменчивость проявляется и в качественном преобразовании мономерного состава альгиновой кислоты. Например, с апреля по август отношение маннуроновой кислоты к гулууроновой у культивируемой *L. japonica* уменьшается от 3,47 до 0,92 (Подкорытова и др., 1986).

Сезонные изменения химического состава ламинарии японской характерны, кроме того, и для отдельных частей слоевища. При этом для пластинчатой части отмечается большая вариабельность, а для черешковой – стабильность. Мономерный состав альгиновой кислоты меняется в зависимости от части слоевища. Так, например, в альгинатах ризоидов гулууроновой кислоты больше, чем в альгинатах пластины (Амина, 1995). Интересно отметить, что у представителей этого вида наибольшее количество углеводов содержится в прекративших

рост тканях, так как именно в месте их расположения отмечается наиболее высокий уровень фотосинтеза.

При этом в пластинчатой части слоевища количество маннита по направлению к краям снижается. Содержание альгинатов с возрастом увеличивается даже в разрушающейся части пластины. В краевой зоне их количество выше по сравнению с базальной. В поперечном направлении по пластине *L. japonica* минимальные значения соотношения маннуроносовой и гулууроносовой кислот характерны также для краевых зон. От соотношения этих кислот во многом зависит прочность гелей, образованных альгинатами, поэтому по изменению этого показателя можно судить об адаптации растений к механическому волновому воздействию (Камнев, 1999).

Химический состав ламинарий, как говорилось выше, сильно изменяется в зависимости от видовой принадлежности. Так, у островов Малой Курильской гряды, в период с июля по сентябрь общий химический состав слоевищ у представителей разных видов рода *Laminaria* был разным. У *L. cichorioides* содержание воды изменялось от 77,9 до 83,9% и сухого вещества – от 16,1 до 22,1%. У *L. japonica* – от 83,3 до 88,5% и от 11,5 до 16,7% , а у *L. angustata* от 85,5 до 87,8% и от 12,2 до 14,5% соответственно (Бухрякова, Леванидов, 1969). Эти же авторы показали, что содержание альгинатов и маннита тоже изменяется от вида к виду. В целом в изученных ими ламинариях содержание маннита возрастает к лету и достигает 18%, а затем до начала спороношения остается практически постоянным. Количество альгинатов у них колеблется от минимального их содержания у *L. japonica* (22,2%) до максимального у *L. angustata* (29,2%) (Бухрякова, Леванидов, 1969).

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 (Королёва), 2000б). Макси-

мальное 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* (200 мг/г). По сравнению с другими видами она имеет наиболее толстую пластину и самую большую продолжительность жизни, предположительно пять и более лет. Содержание сухих веществ у *L. yezoensis* и *L. bongardiana* в это время достигает только 150 мг/г и 120 мг/г соответственно (Трофимова, 2000а, 2000б).

Содержание маннита в ламинариях, произрастающих у камчатского побережья, составляет около 20% от сухой массы, а количество альгиновых кислот – от 15 до 40% (Клочкова, Березовская, 1997). Кроме того, у них, как и у других ламинарий, наблюдаются количественные изменения в химическом составе в пределах одного слоевища. Например, у *L. longipes* альгинатов в пластине содержится 27% от сухой массы, а в черешке – 23,7%. У *L. bongardiana* в пластине они составляют 28,7 %, а в черешке – 29,8 % от сухой массы, а у *L. dentigera* – 26,8 и 23,2% соответственно (Усов и др., 2001).

## **6.2. Результаты изучения общего химического состава *S. bongardiana***

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. При этом мы полагали, что сравнение результатов изучения одно-возрастных растений из географических отдаленных районов позволит понять особенности их развития в географических

районах с разными климатическими и гидрологическими условиями. Полный цикл сравнительных сезонных исследований по данному вопросу удалось провести только в Авачинском заливе. В остальных районах изучение общего химического состава было проведено только в одном из сезонов года: в конце весны в заливе Корфа и в конце лета во Втором Курильском проливе. Полученные данные рассматриваются ниже.

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 (рис. 29).

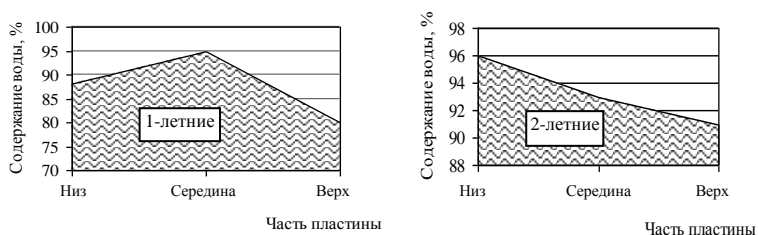


Рис. 29. Распределение воды в разновозрастных пластинах *Saccharina bongardiana* во Втором Курильском проливе в августе

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 растений в конце лета направлена в основном на рост пластин, а двухлетних – на развитие спороносной ткани.

По данным изучения общего химического состава *S. bongardiana* из залива Корфа можно сказать, что у однолетних и двухлетних растений 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 (рис. 30).

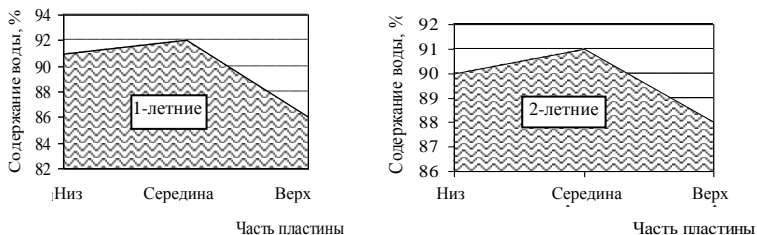


Рис. 30. Распределение воды в разновозрастных пластинах *Saccharina bongardiana* в заливе Корфа в мае

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.

Данные по сезонному изменению средних показателей обводненности тканей разновозрастных пластин изучаемого нами вида в б. Вилючинской представлены на рис. 31.

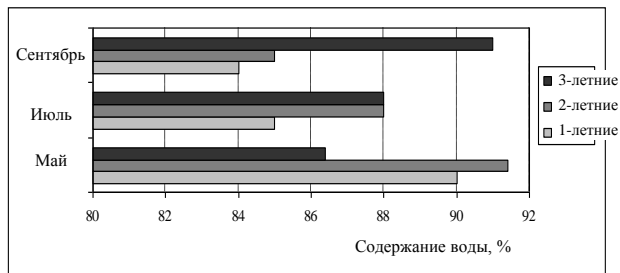


Рис. 31. Распределение воды в разновозрастных пластинах *Saccharina bongardiana* в разные периоды развития в бухте Вилючинской

Из рис. 31 видно, что содержание воды 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. Как мы рассматривали ранее, в это время стратегия развития растений в б. Вилючинской направлена на активный рост, и более всего он проявляется у двухлетних водорослей. 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%. Эти данные подтверждают приведенные выше, о том, что 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 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 *S. bongardiana* происходит активное спороношение, и поэтому водоросли в это время нуждаются в большом количестве ассимилированных веществ. Развитие растений в этот период направлено на успешную реализацию воспроизводства популяции, что требует накопления в пластинах продуктов фотосинтеза. Как следствие этого, содержание воды у однолеток и двухлеток значительно снижается.

Трехлетки к этому времени практически заканчивают свою вегетацию. Пластины этого возраста к концу своей жизни интенсивно теряют пластические вещества, что увеличивает обводненность их тканей. Возможно, она возникает не



только за счет выхода колоссального количества зооспор, но также и за счет экскреции. Этим повышается содержание в составе РОВ видоспецифических органических соединений, которые могут использоваться молодыми представителями популяции как питательные вещества при их органотрофном питании.

Сезонное распределение воды в пластинах *Sacharina bongardiana* из горла Авачинской губы представлено на рис. 32. В этом районе, как и в б. Вилючинской, наибольшая обводненность тканей отмечается в мае. Причем у однолетних и двухлетних растений она одинаковая и равна 89%.

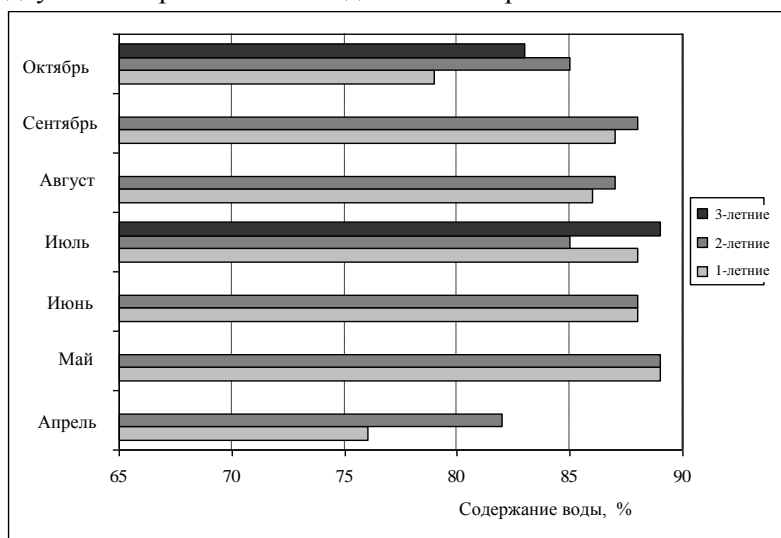


Рис. 32. Распределение воды в разновозрастных пластинах *Sacharina bongardiana* в горле Авачинской губы в разные периоды развития

В это время, как рассматривалось выше, они имеют небольшую длину и массу пластин, а также низкую физиологическую активность по сравнению с растениями 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 однолет-

них 88%, а у двухлетних 85%. Трехлетние пластины в это время обводнены до 89%. В этот период, как говорилось выше, 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 *S. 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 приспосабливаясь к условиям окружающей среды.

Для растений из внутренней части Авачинской губы распределение воды в разновозрастных пластинах *S. bongardiana* по сезонам показано ниже (рис. 33). Динамика их обводненности здесь резко отличается от других районов исследования. Из рисунка видно, что в течение всего периода исследования содержание воды у этих растений мало отличается как по возрастам, так и по сезонам и колеблется в пределах 82–87%. Исключение составляют майские однолетние растения, обводненность которых достигает 70%.

Другой особенностью распределения воды в пластинах Сахарины Бонгарда в этом районе является то, что у них прослеживаются два пика максимальной обводненности, в то время, как в б. Вилючинской и в горле Авачинской губы однолетние и двухлетние сахарины 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 *S. 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 имеют-

ся, но маскируются в ходе адаптивных приспособлений к стрессовым условиям обитания.

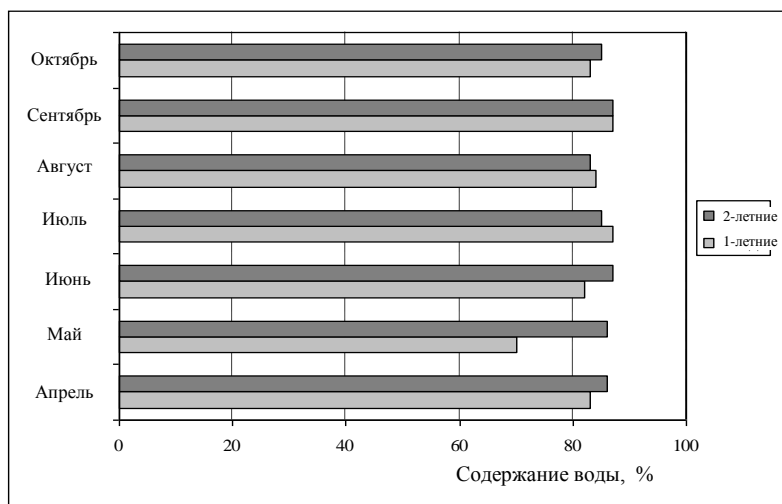


Рис. 33. Распределение воды в разновозрастных пластинах *Saccharina bongardiana* во внутренней части Авачинской губы в разные периоды развития

Таким образом, можно сказать, что стратегия сезонного изменения содержания воды в пластинах *S. bongardiana* в разных экологических условиях имеет свои особенности (Королёва, 2003б, 2004а). 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.

Далее рассмотрим, как у *S. bongardiana* изменяется содержание сухого вещества по разным частям пластины в за-

висимости от возраста и условий произрастания. На рис. 34 представлены данные по распределению сухого вещества в растениях из разных районов Авачинского залива.

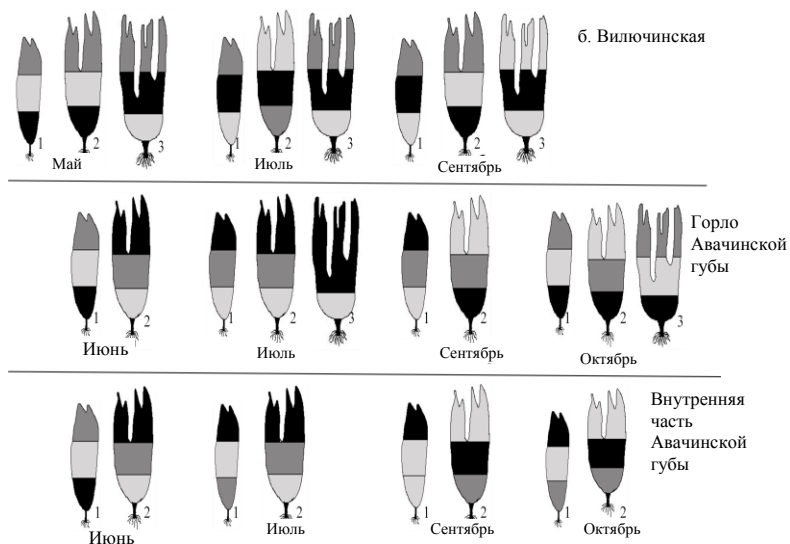


Рис. 34. Распределение сухого вещества у однолетних(1), двухлетних(2) и трехлетних(3) *Saccharina bongardiana* в разных районах исследования.

Условные обозначения: количество сухого вещества для конкретного растения:  
 ■ – максимальное, ■ – среднее, □ – минимальное

В б. Вилючинской в мае максимальное содержание сухого вещества у однолетних и двухлетних растений отмечается в нижней части пластины, а у трехлетних – в средней. При этом минимальное значение этого показателя наблюдается у первых в средней трети пластины, а у последних в нижней. Перепады значений между частями пластины наиболее сильно выражены у двухлетних водорослей.

Так, содержание сухого вещества в нижней трети превышает среднее значение этого показателя на 3,8%, а в верхней становится меньше на 2%. Поскольку в это время у од-

нолеток и двухлеток выражен активный линейный рост, зерв запасных веществ в нижней зоне обеспечивает непрерывный процесс клеточного деления в базальной части пластины. У трехлеток в это время не отмечается столь активного роста, и вся стратегия их вегетации направлена на сохранение резерва пластических веществ в зоне, где происходит закладка новых спор.

В июле максимальное количество сухого вещества у представителей всех возрастных групп содержится в середине пластины. Минимальное их количество у однолеток отмечается в нижней трети, а у двухлеток – в верхней. Перепады значений изучаемого показателя вдоль пластины проявляются у первых слабо, а у вторых достаточно сильно и наиболее сильно выражены в верхней и средней ее частях. У пластин трехлетних растений распределение максимального и минимального количества сухого вещества по сравнению с маем не изменяется, однако перепады абсолютных значений становятся более резкими. Так, в нижней трети пластины разница между средним значением этого показателя становится меньше на 4%, а в средней – больше на 5%.

Такое распределение ассимилированных веществ в пластинах хорошо сопоставляется с данными, рассмотренными выше, посвященными рассмотрению особенностей биологии развития *S. bongardiana*. Они еще раз подтверждают, что в летний период скорость роста у представителей всех возрастов снижается и развитие растений направлено в основном на созревание тканей и подготовку растений к спороношению.

В сентябре у однолеток, как видно из рис. 34, распределение вдоль пластины сухого вещества остается прежним. У двухлеток пластические вещества скапливаются в верхней и нижней третях, а минимальное содержание сухого вещества отмечается уже в средней части пластины. Однако перепады значений данного показателя в это время у них слабо выражены. Эти растения участвуют в спороношении и несут заметную нагрузку по воспроизводству популяции.

У трехлетних водорослей, как говорилось выше, рост пластин затухает достаточно рано. Значительная часть поверхности их слоевищ в это время бывает покрыта сорусами

спорангиев, и растения этой возрастной группы выполняют основную нагрузку по воспроизводству. В этот период, по сравнению с весенним и летним, среднее содержание сухого вещества у них значительно уменьшается, и перепады значений изучаемого показателя слабо выражены.

В горле Авачинской губы, где у растений наблюдается снижение физиологической активности, распределение сухого вещества в пластинах происходит иначе. В начале лета максимальное количество ассимилятов у однолеток содержится в нижней трети пластины, а у двухлеток – в верхней ее части. Перепады значений этого показателя у представителей обеих групп выражены слабо.

В середине лета у двухлетних водорослей распределение запасных веществ в пластине практически не изменяется, а у однолетних оно становится иным. Максимальное количество пластических веществ у них сосредотачивается в верхней трети пластины, а минимальное – в нижней. При этом среднее содержание сухого вещества по сравнению с началом лета остается неизменным. У трехлеток в это время максимальное количество запасных веществ содержится в верхней и средней частях пластины, а минимальное – в нижней.

В начале осени перепады значений в содержании сухого вещества между разными частями пластин однолетних и двухлетних растений слабо выражены, и их среднее содержание и распределение вполне сопоставимы с таковыми у растений из б. Вилучинской. В середине осени максимальная концентрация сухих веществ у водорослей всех возрастов наблюдается в нижней части пластины.

У однолеток, как видно из рис. 34, минимальной по значению изучаемого показателя становится средняя часть пластины. Содержание сухого вещества становится на 3% меньше, чем среднее значение этого показателя. Вместе с тем следует отметить, что в это время по сравнению с другими периодами развития растения из горла Авачинской губы имеют самое высокое среднее содержание сухого вещества (21%). Оно является наибольшим и по сравнению с таковым у растений из других районов исследования. Объяснить это можно тем, что в стрессовых условиях у водорослей наблю-

дается сильная ингибиция размеров, изменяется метаболизм, и, готовясь к относительному зимнему покою, они могут создать необходимый резерв запасных веществ путем наращивания толщины пластины.

У двухлеток в осенний период минимальное количество сухого вещества отмечается в верхней трети пластины, и перепады его содержания в разных частях пластины проявляются слабо. У трехлеток к середине осени среднее содержание сухого вещества возрастает на 4%. При этом перепады значений этого показателя так же, как и у двухлетних растений, выражены слабо.

Данные по изменению содержания сухого вещества в различных частях пластины в разные месяцы года у водорослей из внутренней части Авачинской губы представлены на том же рис. 34. Как отмечалось выше, продолжительность жизни *S. bongardiana* здесь сокращается до двух лет.

В июне и в июле максимальное и минимальное содержание сухого вещества, его распределение по частям пластины и средние значения этого показателя сопоставимы с таковыми у растений из горла губы. Исключение составляют однолетки в июне. У них в это время среднее количество сухих веществ больше на 6%, чем у одновозрастных представителей из горла Авачинской губы.

Перепады значений этого показателя по частям пластины у них более резкие и по сравнению со средним для пластины показателем составляют 4% для нижней части и 3,5% для средней. Приведенные данные косвенно свидетельствуют о том, что в стрессовых условиях обитания однолетние растения в этот период находятся в более активном физиологическом состоянии, чем двухлетние.

В сентябре у однолетних и двухлетних растений среднее содержание запасных веществ выравнивается и достигает 13%. У первых максимальное их скопление отмечается в верхней трети пластины, и перепады значений этого показателя по ее частям практически не заметны. У вторых максимальная концентрация ассимилятов наблюдается в средней части пластины, и перепады ее значений по пластине более резкие. Так, в верхней трети их содержится на 8% меньше,

а в средней на 4,8% больше, по сравнению со средним значением. В октябре пространственное распределение сухих веществ сопоставимо с таковым в сентябре, но их среднее содержание на 4% у однолетних и на 2% у двухлетних возрастает.

Приведенные для этого района данные показывают, что во внутренней части Авачинской губы распределение сухого вещества, как по частям пластин, так и по сезонам года, резко отличается от таковых в других районах исследования. Эти изменения – еще одно свидетельство адаптационных перестроек у Сахарины Бонгарда, вызванных антропогенным загрязнением.

Более наглядно изменения содержания сухого вещества в разных частях пластины у растений разных возрастов из разных мест обитания показаны в табл. 7. 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.

Таблица 7

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

Месяцы	Район исследований	Возраст растений								
		1-летние			2-летние			3-летние		
		Часть пластины			Часть пластины			Часть пластины		
		низ	сере- дина	верх	низ	сере- дина	верх	низ	сере- дина	верх
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
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	–	–	–



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
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	–	–	–

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 *S. bongardiana* из чистых местообитаний. Самые большие они у однолеток с о. Парамушир и у двухлеток из б. Вилючинской. 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 на рис. 34 и в табл. 7 данные показывают, что различные части пластин *S. 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.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Материалы, представленные в данной монографии, дают возможность понять важнейшие особенности биологии развития изучаемого вида и ее нарушения в неблагоприятной среде, в частности в антропогенной. До начала наших исследований *S. bongardiana* не подвергалась специальному изучению и сведения о ней ограничивались данными о ее географическом распространении и распределении по глубинам. Имелась также информация по формообразованию, в объеме, достаточном для внутривидовой таксономической дифференциации этого сложного полиморфного вида. Исходя из данных изучения возрастной изменчивости *S. bongardiana*, еще до начала наших исследований было сделано предположение, что у восточной Камчатки она вегетирует три года (Клочкова, Березовская, 1997). Что касается воздействия антропогенного загрязнения, то эти исследования ограничивались главным образом изучением его влияния на тератологическую изменчивость этого вида (Клочкова, Березовская, 2001; Березовская, 2002; др.).

Проведенное нами исследование дает возможность представить важнейшие аспекты развития *S. bongardiana* более глубоко и детально. Выше, в специальных разделах, были

рассмотрены особенности сезонного линейного роста и накопления массы водорослей в разных точках ареала и разных условиях загрязнения, обсуждены вопросы, касающиеся скорости роста и накопления массы пластин, динамики этого процесса. Отдельно мы просмотрели, как у разновозрастных представителей данного вида в разных условиях обитания изменяются абсолютные и относительные значения толщины и удельной массы и каким образом это отражает распределение по пластине пластических веществ, как меняются показатели плотности внутренних тканей пластин и какие при этом происходят сезонные изменения общего химического состава.

Суммируя полученные данные, биологию развития *S. bongardiana* можно представить следующим образом.

Прежде всего, было обнаружено, что данному виду свойственна не столь значительная географическая изменчивость. Во всех районах исследования встречаются все известные формы вида. Они описаны в нашей работе. Однако в разных точках ареала в зависимости от условий произрастания могут доминировать одна или несколько форм вида. Возрастная изменчивость, морфогенез и формообразование вида во многом определяются направлением линейного роста пластин и особенностями изменения толщины. В отличие от всех известных для видов рода *Laminaria* случаев толщина пластины *S. bongardiana* постепенно увеличивается от центральной продольной оси к ее краевым частям.

Максимальная продолжительность жизни *S. bongardiana*, судя по данным изучения морфологической изменчивости, анатомического строения и общего химического состава, составляет три года. Более всего в этом убеждают данные изучения сезонного изменения в содержании сухого вещества у разновозрастных представителей вида. Они показывают, что самые взрослые растения к концу осени имеют самую большую за весь период вегетации обводненность внутренних тканей пластины и с оставшимся запасом сухих веществ перезимовать в условиях продолжительного периода низкой освещенности не могут. Вместе с более молодыми представителями популяции они уходят под зиму, какое-то короткое время еще продолжают вегетацию, но в ранневесеннее время уже не встречаются.

Под воздействием определенных природных факторов продолжительность жизни *S. bongardiana* может сокращаться до двух лет. Это обнаружено на Командорских островах и во Втором Курильском проливе, где популяцию формируют главным образом растения первого и второго годов жизни. При этом в первом районе в ее зарослях крайне редко встречаются и трехлетние растения, во втором они полностью отсутствуют.

Особенностью сезонного развития изученного вида является наличие у него двух хорошо выраженных периодов интенсивного роста, происходящих в первую и во вторую половину года. Первый сопряжен с сильным увеличением длины, а второй – в основном массы. В зимний период у *S. bongardiana* не наблюдается остановки развития. Этим она резко отличается от других представителей рода, в том числе произрастающих у Камчатки. У последних в начале весеннего периода интенсивного линейного роста отчетливо представлена граница между старой и новой частями, и прошлогодняя часть пластины быстро сбрасывается. У *S. bongardiana* прошлогодняя пластина еще длительное время сохраняет функциональную активность. Благодаря этому изучаемый вид характеризуется очень растянутым периодом спороношения. К середине лета у *S. bongardiana* наблюдается заметная приостановка роста, и в определенный момент разрушение ее пластин доминирует над их приростом.

Сезонное развитие растений разного возраста имеет характерные особенности. Они выражаются, прежде всего, в несовпадении времени наступления некоторых фенологических фаз. Запаздывание в развитии разновозрастных генераций может достигать одного месяца, в связи с чем позже начинается и их размножение. У представителей разных возрастных групп наблюдаются разные скорости роста и накопления массы пластин, разные соотношения их прироста и разрушения. Это связано с разной функциональной ролью разновозрастных групп в общей стратегии развития, размножения, сохранения и расширения пространственных границ популяции.

Полученные данные позволяют говорить о том, что развитие однолетних растений в первую очередь направлено на достижение как можно большей площади фотосинтетической поверхности за счет более длительного по времени линейного роста. К концу осени у них формируется резерв запасных веществ для успешной зимовки. В связи с необходимостью накопления этих веществ размножение у однолетних растений начинается достаточно поздно и протекает не очень интенсивно. Двухлетние растения более интенсивно увеличивают площадь фотосинтетической поверхности, толщину пластин за счет частичного сохранения и функциональной активности прошлогодней части пластины. Накопленного за вегетационный период количества пластических веществ оказывается достаточно как для создания на зиму резерва запасных веществ, так и для активного воспроизводства. Развитие трехлетних растений с момента, когда новые пластины достигли зрелости до конца вегетации, целиком направлено на выполнение репродуктивной функции, и перед отмиранием представители этой возрастной группы теряют практически все сухие вещества.

При изучении биологии развития водорослей, и в частности ламинариевых, был использован такой показатель, как плотность ткани, и его перераспределение по пластине (Королёва, 2004а). С его помощью оказалось возможным определение физиологической активности растений. Было показано, что она меняется в зависимости от фенологической фазы и состояния среды обитания. Однако во всех точках ареала максимальные значения плотности различаются лишь на сотые доли и для изучаемого вида не превышают  $1,3 \text{ г/см}^3$ . Формирование сорусов спорангиев наступает у него только при достижении соответствующих значений.

В неблагоприятных условиях обитания биология развития *S. bongardiana* изменяется, и чем сильнее стрессовое воздействие среды, тем значительнее эти изменения. В слабозагрязненном районе изменяется структура популяции. Трехлетние растения становятся редкими. У представителей других возрастных групп меняется стратегия развития. При этом наиболее сильные изменения отмечаются у растений

самой младшей и старшей возрастных групп. В условиях слабого загрязнения у них наблюдается некоторая ингибция размеров пластин.

В условиях слабого хронического загрязнения стратегия развития *S. bongardiana* направлена на максимальное сохранение площади фотосинтетической поверхности пластины за счет недоразвития внутренних тканей и, следовательно, уменьшения ее толщины и удельной массы. Несмотря на сохранение у таких растений размеров, характер пульсирующей волны, отражающей перераспределение по пластине ассимилированных веществ, свидетельствует о снижении их физиологической активности.

При сильном комплексном загрязнении стратегия развития вида коренным образом изменяется. Спорофитная генерация в популяции полностью переходит на двухлетний цикл развития, и так же, как в других условиях обитания, в течение года она имеет два периода интенсивного роста. Однако в отличие от растений из чистых местообитаний они выражены слабо и маскируются процессами сильного разрушения пластин в период их активного линейного роста (Королёва, 2004а). Судить о наличии таких периодов можно по изменению у них общего химического состава и наличию в определенные моменты развития двух пиков максимальной обводненности. Эти пики приходятся на первую и вторую половины года и сопровождаются активным клеточным делением и высокой обводненностью тканей в новообразованных участках пластины. Следует отметить, что у растений из других местообитаний имеется только один весенне-летний пик максимальной обводненности.

У растений наблюдается сильная ингибция линейных размеров, при этом значения скорости роста и накопления массы пластин в условиях сильного загрязнения больше, чем при слабом. Перепады значений удельной толщины у них исключительно резкие, и формирование внутренних тканей принципиально отличается от такового у *S. bongardiana* из других районов произрастания. Такие перепады, на первый взгляд, создают иллюзию высокой физиологической активности. Сопоставление всех данных изучения растения из та-

кой среды показывает, что она проявляется в ущерб другим функциям организма: росту и накоплению массы пластин, нормальному, видоспецифическому пространственному распределению толщины, удельной массы и плотности (Королёва, 2004а, 2004б). Все адаптационные анатомо-морфологические, физиологические и биохимические перестройки в организме растений, произрастающих в стрессовых условиях, направлены на достижение необходимой для формирования соросов спорангиев плотности тканей. Это приводит к ингибции размеров пластин, появлению аномально толстых участков пластины и другим изменениям морфофизиологического состояния.

Результаты исследований позволяют сформулировать следующее:

– В прикамчатских водах в районах с разными физико-географическими и экологическими условиями *S. bongardia* 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.

– 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.

– Максимальную скорость роста и накопления массы имеют двухлетние растения. В весенний и раннелетний 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 растений больше, чем у двухлетних.

– 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.

– Неодинаковая функциональная активность разных участков пластины, обусловленная перераспределением пластических веществ, выражается в изменениях толщины и массы отдельных ее участков. Наиболее заметные колебания этих показателей в пластинах водорослей каждого из районов исследования были отмечены у двухлетних растений в начальный период спорообразования.

– В период активного роста пластины *S. 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 *S. bongardiana* является ее постепенное увеличение от центральной продольной оси к краевым частям, что обусловлено стоком пластических веществ и разрастанием внутренних тканей.

– 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 *S. 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  $1,28 \text{ г/см}^3$ .

– К стрессовым условиям обитания растения адаптируются путем значительных морфофизиологических 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 адаптации-



онные перестройки у самых молодых и самых старых растений. В слабозагрязненной среде в популяции резко сокращается доля трехлетних растений.

– В условиях сильного хронического загрязнения *S. 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 роста 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 *S. bongardiana* выражены слабо и регистрируются в основном по пикам максимальной обводненности пластин.



## Литература

Аминина Н.М. Особенности метаболизма ламинарии японской культивируемой // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1995. – 22 с.

Аминина Н.М., Подкорытова А.В. Альгинаты: состав, свойства, применение // Изв. Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра, 1995. – Т. 118. – С. 130–137.

Березовская В.А. Гидрохимический режим Авачинской губы // Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. – Ростов на/Д, 1988. – 25 с.

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

Березовская В.А. Накопление тяжелых металлов *Laminaria bongardiana* P. et Rupr. (Phaeophyta) в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка, Россия) // Альгология, 1999б. – Т. 9, № 2. – С. 16.

Березовская В.А. Изменение морфологических характеристик у *Laminaria bongardiana* под влиянием загрязнения // Тез. докл. конф. «Проблемы сохранения и рац. использ. биоресурсов Камчатки». – Петропавловск-Камчатский: Госкомэкология, 1999в. – С. 44–45.

Березовская В.А. Накопление свинца бурой водорослью *Laminaria bongardiana* в Авачинской губе // Материалы конф. проф.-препод. состава и аспирантов 1999–2000 гг. Тр. КамчатГТУ. – Петропавловск-Камчатский: КГТУ, 2001. – Вып. 13. – С. 7–11.

Березовская В.А. Макрофитобентос как показатель состояния среды в прибрежных водах Камчатки // Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. – Владивосток, 2002. – 49 с.

Березовская В.А., Клочкова Н.Г. Накопление тяжелых металлов водорослями. Возможности использования *Laminaria bongardiana* для оценки техногенного загрязнения // Тез. докл. науч.-техн. конф. проф.-препод. состава ПКВМУ. – Петропавловск-Камчатский, 1995. – С. 72–73.

Березовская В.А., Чмыхалова В.Б. Видовое разнообразие сообщества *Fucus evanescens* (*Phaeophyta*), его продукционные характеристики и размерно-возрастная структура поселений в Авачинской губе // Материалы II науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». – Петропавловск-Камчатский, 2001. – С. 26–28.

Блинова Е.И. Распределение и количественные показатели промысловых водорослей сублиторали Мурмана (Баренцево море) // Растительные ресурсы, 1965. – Т. 1. – Вып. 4. – С. 583–589.

Блинова Е.И. Морские водоросли северо-восточной части Охотского моря // Новости сист. низш. раст. – Л., 1968а. – С. 33–38.

Блинова Е.И. Видовой состав и вертикальное распределение морских водорослей в Пенжинской губе (Охотское море) // Океанология, 1968б. – Т. 8. – Вып. 2. – С. 279–286.

Блинова Е.И. Прирост и разрушение слоевищ сахаристой ламинарии – *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. // Сб. науч. трудов. М.: ВНИРО, 1981. – С. 18–27.

Блинова Е.И., Хромов М.В. Рост и развитие сахаристой ламинарии – *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. в Дальнеземецкой губе Баренцева моря // В сб.: Промысловые водоросли и их использование. – М.: ВНИРО, 1981. – С. 112.

Бондарчук Л.Л. Рост спорофита японской ламинарии в заливе Анива Охотского моря // Тез. докл. симп. молодых ученых «Вопросы морской биологии». – Киев, 1966. – С. 16–19.

Бондарчук Л.Л. Изучение биологии ламинарии японской в заливе Анива // Аннотации научных работ, выполненных ТИНРО в 1965. – Владивосток, 1967. – С. 4–6.

Бухрякова Л.К., Леванидов И.Т. Химический состав ламинариевых Сахалино-Курильского региона // Растительные ресурсы. – Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1969. – Т. 5. – С. 183–187.

Виноградова К.Л., Клочкова Н.Г., Перестенко Л.П. Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части Берингова моря // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. – М.: Наука, 1978. – С. 150–155.

*Возжинская В.Б.* Биология (сезонное развитие и продукция) ламинарии Белого моря // Тр. ВНИРО, 1977. – Т. 124. – С. 37–45.

*Возжинская В.Б.* Донные макрофиты Белого моря. – М.: Наука, 1986. – 190 с.

*Возжинская В.Б., Блинова Е.И.* Материалы по распределению и составу водорослей Камчатки (Охотское море) // Тр. ИОАН СССР, 1970. – Т. 88. – С. 298–307.

*Возжинская В.Б., Камнев А.Н.* Эколого-биологические основы культивирования и использование морских водорослей. – М.: Наука, 1994. – 202 с.

*Возжинская В.Б., Ярцева И.А., Соловьева О.Л.* К продуктивности донной флоры в тепловодных районах дальневосточных морей // Гидробиол. биогеогр. шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. – Л.: Наука, 1974. – С. 128–129.

*Воскобойников Г.М., Камнев А.Н.* Морфофункциональные изменения хлоропластов в онтогенезе водорослей // СПб.: Наука, 1991. – 96 с.

*Гайл Г.И.* Промысловые водоросли Сахалина и Курильской гряды. – Владивосток: ТИ Гайл Г.И. Цикл развития и динамика зарослей японской ламинарии. Тр. ДВ ФАН СССР. Т. 1, бот. серия, 1935. НРО, 1949. – 66 с.

*Галанин Д.А.* Сообщества беспозвоночных и водорослей макрофитов прибрежной зоны Охотского и Берингова морей (на примере Тауйской губы и Анадырского залива) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1999. – 20 с.

*Гапочка Л.Д.* Об адаптации водорослей. – М.: Изд-во МГУ, 1981. – 80 с.

*Гринталь А.Р.* Зависимость фотосинтеза *Laminaria saccharina* от интенсивности освещения и температуры // Вопросы морской биологии. – Киев, 1969. – С. 32–33.

*Гринталь А.Р.* Влияние температуры на интенсивность фотосинтеза *Laminaria saccharina* (L.) Lamour // Ботанический журнал, 1973. – Т. 58, № 9. – С. 1361–1367.

*Гринталь А.Р.* Зависимость интенсивности дыхания *Laminaria saccharina* (L.) Lamour от температуры // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по морской альгологии – макрофитобентосу. – М., 1974. – С. 38–40.

*Гусарова И.С.* Новый род и вид ламинариевых водорослей с Курильских островов // *Новости сист. низш. раст.* – Л., 1972. – Т. 9. – С. 39–44.

*Гусарова И.С.* Сублиторальная растительность и ее сезонная динамика в одной из бухт северо-западной части Японского моря // *Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья.* – Владивосток: АН СССР, ИБМ, 1984. – С. 12–27.

*Гусарова И.С., Семкин Б.И.* Сравнительный анализ флор макрофитов некоторых районов северной части Тихого океана с использованием теоретико-графовых методов // *Ботанический журнал*, 1986. – Т. 71, № 6. – С. 781–789.

*Гусарова И.С., Суховеева М.В., Жмакин А.Ф.* Водоросли-макрофиты // *Гидрометеорология и гидрохимия морей. Охотское море. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности.* – СПб.: Гидрометеоздат, 1993. – Т. 11. – Вып. 2. – С. 145–155.

*Гутник (Калугина) А.А.* Макрофитобентос Черного моря // *Автореф. дис. ... докт. биол. наук.* – Севастополь, 1974. – 48 с.

*Долгачева В.С.* Влияние прибойности на распределение водорослей Кандалакшского залива // *Тр. Кандалакш. запovedника.* – Мурманск, 1975. – Вып. 9. – С. 235–248.

*Евсеева Н.В.* Состояние ресурсов бурых водорослей островов Малой Курильской гряды и последствия их интенсивного промысла // *Растительные ресурсы*, 1992. – Т. 28. – Вып. 4. – С. 98–103.

*Евсеева Н.В.* Состояние зарослей и ресурсы промысловых водорослей в прибрежье островов Малой Курильской гряды // *Растительные ресурсы*, 1997. – Вып. 4. – С. 98–104.

*Зинова А.Д., Перестенко Л.П.* Список водорослей литорали Курильских островов // *Растительный и животный мир литорали Курильских островов.* – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 332–338.

*Зинова А.Д., Возжинская В.Б., Гусарова И.С.* Фитогеографический состав и характеристика донной альгофлоры Охотского моря // *Донная флора и продукция краевых морей СССР.* – М.: Наука, 1980. – С. 4–29.

*Зинова А.Д.* Определитель бурых водорослей северных морей СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1953.

Зинова Е.С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2, 1954а. Вып. 9. – С. 365–400.

Иванюшина Е.А., Жигадлова Г.Г. Биология *Laminaria bongardiana* на литорали о-ва Беринга (Командорские о-ва) // Биол. моря. – 1994. – Т. 20, № 5. – С. 374–380.

Калугина-Гутник А.А. Макрофитобентос Черного моря. – Киев: Наукова думка, 1975. – 248 с.

Камнев А.Н. Структура и функции бурых водорослей. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 198 с.

Камнев А.Н. Возрастная морфофизиология бурых водорослей (на примере представителей порядков фукусовых и ламинариевых) // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 1999. – 74 с.

Камнев А.Н., Мессинева Е.М. Теоретическое и прикладное значение возрастной морфофизиологии водорослей // Тез. докл. I Междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». – М., 2002. – С. 23–24.

Особенности возрастных изменений структурных и функционально-биохимических характеристик пластины бурой водоросли *Laminaria japonica* Aresch / А.Н. Камнев, И.Б. Савельев, М.И. Билан, А.И. Усов // Вестн. моск. ун-та. Сер. 16. Биология – 2000. – № 2. – С. 29–37.

Кизеветтер И.В., Грюнер В.С., Евтушенко В.А. Переработка морских водорослей и других промысловых водных растений // М.: Пищ. пром-ть, 1967. – 407 с.

Киреева М.С., Щапова Т.Ф. Темпы роста, возраст и спороношение *Laminaria saccharina* и *Laminaria digitata* Кольского залива // Тр. ВНИРО, 1938. Т. 7. – С. 24–29.

Клочкова Н.Г. Влияние загрязнения на видовой состав водорослей-макрофитов некоторых районов Татарского пролива // Тез. докл. науч.-практ. конф. «Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курил». – Южно-Сахалинск: СахТИНРО, 1984. – С. 153–155.

Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования // Дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1986. – 252 с.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – 154 с.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Антропогенная трансформация морской бентосной растительности в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) // Тез. докл. Всерос. съезда «Растения в умеренном климате». – Владивосток: Дальнаука, 1998а. – С. 129–131.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Изменения сублиторальных ассоциаций водорослей в Авачинской губе // В сб.: Эколого-экономические проблемы рационального природопользования Камчатки. – Петропавловск-Камчатский: КГАРФ, 1998б. – Вып. 4. – С. 33–38.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Изменение стратегии жизненного цикла *Luminaries bongardiana* в неблагоприятных условиях // Тез. докл. науч.-техн. симпозиума «Современные средства воспроизводства и использ. водных биоресурсов». – СПб., 2000. – Т. 1. – С. 60–63.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 208 с.

Клочкова Н.Г., Королёва Т.Н. Видовой состав морских водорослей-макрофитов острова Парамушир (Северные Курилы) // Альгология. 2003. – Т. 13, № 1. – С. 34–42.

Клочкова Н.Г., Королёва Т.Н. Особенности морфолого-анатомической организации и вегетации *Laminaria bongardiana* (Phaeophyta) и других представителей рода *Laminaria* // Материалы II науч. сессии Камчатского отделения Всероссийского ботанического общества. – Петропавловск-Камчатский, 2004. – С. 40–55.

Клочкова Н.Г., Трофимова Т.Н. Воспроизводство массовых ламинариевых водорослей в водах Камчатки // Годовой отчет о НИР. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2000. – 37 с. (рукопись)

Клочкова Н.Г., Трофимова 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.

Коренников С.П., Макаров В.Н., Регистров В.Г. Распределение и запасы промысловой сублиторальной растительности на некоторых участках Приморского берега Белого моря // Материалы рыбохоз. исслед. северного бассейна. – Мурманск, 1971. – Вып. 28. – С.132–142.

Королёва 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.

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

Королёва Т.Н. Сезонная динамика содержания воды и сухого вещества у бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. // Материалы науч.-технич. конф. «Ресурсы и средства рациональной эксплуатации прибрежных акваторий Камчатки». – Петропавловск-Камчатский, 2003б. – С. 35–39.

Королёва Т.Н. Развитие бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. в прикамчатских водах // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Москва, 2004а. – 25 с.

Королёва Т.Н. Экологическая изменчивость плотности внутренних тканей камчатской бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. // Тез. докл. II Междунар. науч. конф. «Биотехнология – охране окружающей среды». – Москва, 2004б. – С. 39.

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

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



Кукк Х.А. Донная растительность Финского залива у берегов СССР // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тарту, 1980. – 16 с.

Кусиди А.Э. Биология развития некоторых видов рода *Laminaria* в прикамчатских водах // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2007. – 24 с.

Лавровская Н.Ф. Влияние загрязнения морских прибрежных вод на развитие марикультуры // Обзорная информация. – М., 1978. – Вып. 5. – 21 с.

Макаров В.Н. Биологические особенности беломорской *Laminaria saccharina* (L.) Lam. как объекта марикультуры // Тез. докл. 2 Всес. съезда океанологов. Вып. 6, ч. 1. – Севастополь, 1982. – С. 173–174.

Макаров В.Н. Поведение зооспор и ранние стадии развития *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. Белого и Баренцева морей // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1987а. – 20 с.

Макаров В.Н. Рост беломорской ламинарии сахаристой в условиях бикультуры ламинария – мидия // В сб.: Промысловые водоросли и их использование. – М.: ВНИРО, 1987б. – С. 10–20.

Макаров М.В. Влияние ультрафиолетовой радиации на рост и размножение доминантных видов водорослей-макрофитов Баренцева моря // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1999. – 22 с.

Макаров В.Н., Шошина Е.В. Динамика и стратегия сезонного роста *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. в Баренцевом море // Биол. моря. – 1996. – Т. 22, № 4. – С. 238–248.

Михайлова Т.А. Развитие ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб, 2000. – 20 с.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. – Л.: Наука, 1980. – 232 с.

Пельтихина Т.С. Ламинариевые водоросли Баренцева моря и их рациональное использование // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Мурманск, 2000. – 24 с.

Петров Ю.Е. Систематика некоторых дальневосточных видов *Laminaria* Lamour. // Новости сист. низш. раст. – Л., 1972. – Т. 9. – С. 47–58.

Петров Ю.Е. Род *Alaria* в морях СССР // Новости сист. низш. раст. – Л., 1973. – Т. 10. – С. 49–59.

*Петров Ю.Е.* Обзорный ключ порядков Laminariales и Fucales морей СССР // Новости сист. низш. раст. – Л., 1974. – Т. 11. – С. 153–169.

*Петров Ю.Е.* Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Л., 1975. – 53 с.

*Петров Ю.Е.* Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta) // Жизнь растений. Т. 3. Водоросли, лишайники. – М.: Просвещение, 1977. – С. 143–191.

*Петров Ю.Е.* Эволюция циклов развития у водорослей. (Комаровские чтения, XXXV). – Л.: Наука, 1986. – 61 с.

*Подкорытова А.В.* О составе и физико-химических свойствах альгиновой кислоты и альгинатов бурых водорослей // Исслед. по технол. рыб. продуктов. – Владивосток: ТИНРО, 1973. – Вып. 4. – С. 86–89.

*Подкорытова А.В., Амина Н.М., Симоконь М.В.* Сезонная динамика взаимодействия минеральных элементов с альгиновой кислотой в ламинарии японской // В сб.: Исследования по технологии гидробионтов дальневосточных морей. – Владивосток: ТИНРО, 1986. – С. 84–91.

*Прохорова С.А.* Действие нефтепродуктов на фотосинтез бурой водоросли *Fucus vesiculosus* L. // Биологические науки, 1982. – № 6. – С. 69–72.

*Сарочан В.Ф.* Биология японской ламинарии у юго-западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО, 1963. – Т. 49. – С. 115–135.

*Сарочан В.Ф.* Биология, экология, распределение и запасы ламинарии японской (*Laminaria japonica* Agesch.) и некоторых других видов ламинарий у берегов Южного Сахалина и Малой Курильской гряды // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1969. – 26 с.

*Силкин В.А., Хайлов К.М.* Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. – Л.: Наука, 1988. – 230 с.

*Титлянов Э.А., Колмаков П.В., Коробейников Л.С.* Дневные изменения скорости видимого и потенциального фотосинтеза в течение года у некоторых бентических водорослей Японского моря // Экологич. аспекты фотосинтеза морских макроводорослей. – Владивосток, 1978. – С. 136–149.

Трофимова Т.Н. Особенности роста и развития камчатских промысловых водорослей *Laminaria bongardiana* P. et R. и *Laminaria yezoensis* Miyabe // Тез. докл. науч.-техн. симпозиума «Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов». – СПб., 2000а. – С. 65–68.

Трофимова Т.Н. Сравнительная характеристика накопления сухих веществ у разных представителей камчатских видов рода *Laminaria* в летний период // Тез. докл. II науч.-практ. конф. «Проблемы охраны и рац. использ. биоресурсов Камчатки». – Петропавловск-Камчатский, 2000б. – С. 99–100.

Трофимова 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.

Трофимова 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.

Трофимова 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.

Усов А.И., Клочкова Н.Г. Бурые водоросли Камчатки как источник маннита // Биоорганическая химия. – 1994. – Т. 20, № 11. – С. 1236–1241.

Усов А.И., Смирнова Г.П., Клочкова Н.Г. Полисахаридный состав некоторых бурых водорослей Камчатки // Биоорганическая химия. – 2001. – Т. 27, № 6. – С. 444–448.

Хайлов К.М. Прижизненное выделение органических веществ морскими макрофитами и экологические условия прибрежной зоны // Тр. Мурм. морского биол. института. – 1964. – Вып. 5(9). – С. 49–56.

Хайлов К.М., Парчевский В.П. Иерархическая регуляция структуры и функций морских растений. – Киев: Наукова думка, 1983. – 254 с.

Морские макрофиты в градиенте бытового эвтрофирования / К.М. Хайлов, А.В. Празукин, С.Д. Завалко, М.А. Измestyева, Д.Д. Рындина // Водные ресурсы. – 1984. – № 5. – С. 88–103.

*Христофорова Н.К.* Биоиндикация и мониторинг загрязнения морских вод тяжелыми металлами. – Л.: Наука, Ленинградское отделение, 1989. – 192 с.

*Христофорова Н.К., Богданова Н.Н., Толстова Л.М.* Металлы в составе тихоокеанских саргассовых водорослей в связи с проблемой мониторинга загрязнения вод // Океанология, 1983. – Т. XXIII. – С. 270–274.

Физиологическая характеристика некоторых фукоидов Белого и Японского морей / И.А. Ярцева, В.Б. Возжинская, О.Л. Соловьева, К.М. Каминер // Тр. ВНИРО. – 1977. – Т. 74. – С. 77–80.

*Яценко С.Ю., Репин К.П.* Влияние степени прибойности на силу прикрепления макрофитов к субстрату // Тез. докл. Всес. конф. «Экология и биология продуктивности Баренцева моря». – Мурманск, 1986. – С. 163–164.

*Abbott I.A., Hollenberg C.J.* Marine algae of California. – Stanford, 1976. – 827 p.

*Anderson M., Robin Cardinal Andre, Larochele Jaeques.* An alternate growth pattern for *Laminaria longicuris* // J. Phycol., 1981. – Vol. 17, № 4. – P. 405–411.

*Baik K.K., Pyen C.K.* Study on growth of *Laminaria japonica* Aresch. in the coastal area of Kang Won Do // Bull. Fish. Res. Dev. Agency, 1973. – Vol. 11. – P. 79–92. (In Korean)

*Berezovskaya V.A., Klochkova N.G.* Pollution of the Avacha bay and changes in its hydro-chemical properties and macrophytobenthos. XVth International Seaweed Symposium. Abstracts, Programs and Directory. – Cebu City, Philippines, 1998. – P. 75.

Molecular phylogeny of Laminariales (Phaeophyceae) inferred from small subunit ribosomal DNA sequences / S.M. Boo, W.J. Lee, H.S. Yoon, A. Kato, H. Kawai // Phycol. Res., 1999. – Vol. 47. – P. 109–114.

*Buggeln R.G.* Photoassimilate translocation in brown algae // Prog. Phycol. Res., 1983. – Vol. 2. – P. 283–332.

*Buggeln R.G., Fensom D.S., Emerson C.J.* Translocation of <sup>11</sup>C- photoassimilate in the blade of *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyciae) // J. Phycol., 1985. – Vol. 21. – P. 35–40.

Costa da Braga A., Yoneshigue-Valentin Y. Growth of *Laminaria abyssalis* (Phaeophyta) at different nitrate concentrations // *Phycologia*, 1994. – Vol. 33, № 4. – P. 271–274.

Chapman A.R.O., Graigie J.S. Seasonal growth in *Laminaria longicuris*: relation with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen // *Mar. Biol.*, 1977. – Vol. 40. – P. 197–205.

Chapman V.J., Chapman D.J. The algae // 2<sup>nd</sup> edn MacMillan. – London, 1973. – P. 220–230.

Davison J.R. Adaptation of photosynthesis in *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) to changes in growth temperature // *J. Phycol.*, 1987. – Vol. 23. – P. 273–283.

Dring M.J. The biology of marine plants. – London: Edward Arnold, 1982. – 199 p.

Druehl L.D. The pattern of Laminariales distribution in the Northeast Pacific // *J. Phycol.*, 1970. – Vol. 9. – P. 237–247.

Druehl L.D., Cabot E.C., Lloyd K.E. Seasonal growth of *Laminaria groenlandica* as a function of plant age // *Canadian Journal of Botany*, 1987. – Vol. 65. – P. 1599–1600.

Dunton K.H. Growth of dark exposed *Laminaria saccharina* (L.) Lam. and *Laminaria solidungula* J. Ag. (Laminariales, Phaeophyta) in the Alaskan Beaufort Sea // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1985. – Vol. 94. – P. 181–189.

Dunton K.H., Jodwalis C.M. Photosynthetic performance of *Laminaria solidungula* measured in situ in the Alaskan High Arctic // *Marine Biology*, 1988. – Vol. 98. – P. 277–285.

Egan B., Yarish C. Productivity and life history of *Laminaria longicuris* at its southern limit in the western Atlantic Ocean // *Marine Ecology*, 1990. – Vol. 67, № 1. – P. 263–273.

Egan B., Vlasto A., Yarish C. Seasonal acclimation to temperature and light in *Laminaria longicuris* de la Pyl. (Phaeophyta) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1989. – Vol. 129. – P. 1–16.

Genetics of morphology and growth in *Laminaria* from the North Atlantic Ocean – implications for biogeography / B. Egan, Z. Garcia-Ezquivel, B.H. Brinkhuis, C. Yarish // In: Garbary D., South G.R. – New York: Springer-Verlag, 1990. – P. 147–171.

Fries L. Axenic tissue cultures from the sporophytes of *Laminaria digitata* and *Laminaria hyperborea* (Phaeophyta) // *J. Phycol.*, 1980. – Vol. 16. – P. 475–477.

*Fritsch F.E.* The structure and reproduction of the algae // Cambridge, 1945. – 936 p.

*Gagne J.A., Mann K.H., Chapman A.R.O.* Seasonal patterns of growth and storage in *Laminaria longicruris* in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water // Mar. Biol., 1982. – Vol. 69. – P. 91–101.

*Gerard V.A., Du Bois K.R.* Temperature adaptation in a southern boundary of the kelp *Laminaria saccharina* // Mar Biol., 1988. – Vol. 97. – P. 575–580.

*Graham L.E., Wilcor I.W.* Algae. Prentice hall. upper. saddle river, NJ, 07485. – USA: University of Wisconsin, 2000. – 640 p.

*Gomez I., Lüning K.* Constant short-day treatment of outdoor-cultivated *Laminaria digitata* prevents summer drop in growth rate// Eur. J. Phycol., 2001. – Vol. 36. – P. 391–395.

*Hatcher B.G., Chapman A.R.O., Mann K.H.* An annual carbon budget for the kelp *Laminaria longicruris* // Mar. Biol., 1977. – Vol. 44. – P. 85–96.

*Hsiao S.I., Druehl L.D.* Environmental control of gametogenesis in *Laminaria saccharina* // Can. J. Bot., 1971. – Vol. 49. – P. 1503–1508.

*Johnson C.S., Jones R.G., Hunt R.T.* A seasonal carbon budget for a laminarian population in a Scottish sea loch // Helgol. Wiss. Meeresunters., 1977. – Vol. 30. – P. 527–545.

*Kain J.M.* The biology of *Laminaria hyperborea*. VII. Reproduction of the sporophyte // Mar. Biol. U. K., 1975. – Vol. 55. – P. 567–582.

*Kain J.M.* The biology of *Laminaria hyperborea*. X. The effect of depth on some populations// J. mar. biol. Ass. U. K., 1977. Vol. 57. – P. 587–607.

*Kain J.M.* A view of the genus *Laminaria* // Oceogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1979. – Vol. 17. – P. 101–161.

*Kain (Jones) J.M., Holt T.J., Dawes C.P.* European Laminariales and their cultivation // In.: Economically important plants of the Atlantic: their biology and cultivation. – Connecticut: Sea Grant, 1990. – P. 95–112.

*Kawai H.* An illustrated atlas of the life history of algae. – Uchida Rokakuho publishing, Tokio, 1993. – Vol. 2. – 250 p. (In Japanese).

*Kawai H., Sasaki H.* Molecular phylogeny of the brown algal genera *Akkesiphycus* and *Halosiphon* (Laminariales), resulting in the circumscription of the new families Akkesiphycaceae and Halosiphonaceae // *Phycologia*, 2000. – Vol. 39. – P. 416–428.

*Kawashima S.* Laminariacean algae of Japan. – Muroran, 1993. – 230 p. (In Japanese)

*Kirihara S., Notoya M., Aruga Y.* Cultivation of *Laminaria japonica* at Hachinohe, Aomori Prefecture, Japan // *The Korean Journal of Phycology*, 1989. – Vol. 4(2). – P. 199–206.

*Kirihara S., Notoya M., Aruga Y.* Suitable time for outplanting seedlings of *Laminaria japonica* Aresch. (Laminariales, Phaeophyta) in coastal areas of Aomori Prefecture, Japan // *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1993. – Vol. 59, № 3. – P. 425–430.

*Klochkova N.G.* An annotated bibliography of marine macroalgae of the northwest coast of the Bering Sea and southeast Kamchatka. First Revision of Flora // *Algae*. Formerly the *Korean Journal of Phycol.*, 1998. – Vol. 9, № 5. – 90 p.

*Klochkova N.G.* The order *Laminariales* (Phaeophyceae) from the Far Eastern Seas of Russia // *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. 45.

*Klochkova N.G., Berezovskaya V.A.* Influence of antropogenic pollution on macrophytobentos of the Avacha bay (Southeast Kamchatka, Russia) // *Abs. pap. Scheduled for the 54<sup>th</sup> Annual Meeting of the Phycology Soc. of America*. San-Diego, California, USA. *Phycology*, 2000. – Vol. 36, № 3. – P. 37.

*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.

*Kremer B.P.* Carbon metabolism // In: *The biology of Seaweeds* (eds. Lobban C.S., Wynne M.J.), Oxford, 1981. – P. 493–533.

*Lee R.E.* *Phycology*. Second edition. – London: Cambridge, Univ. Press, 1989. – 645 p.

*Lindstrom S.C.* An annotated bibliography of the benthic marine algae of Alaska // *Alaska department of Fish and Game*, 1977. – 172 p.

Lobban C.S. The growth and death of the *Macrocystis porophyte* (Phaeophyceae, Laminariales) // Phycologia, 1978, Vol. 17. – P. 196–212.

Lüning K. Circadian growth rhythm in juvenile sporophytes of Laminariales (Phaeophyta) // J. Phycol., 1994. – Vol. 30. – P. 193–199.

Makarov M.V., Voskoboynikov G.M. The influence of ultraviolet-B radiation on spore release and growth of the kelp *Laminaria saccharina* // Botanica Marina, 2001. – Vol. 44. – P. 89–94.

Nagai M. Marine algae of the Kurile islands. I // J. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ., 1940. – Vol. 46. – Pt. 1. – P. 1–137.

Nakahara H. Alternation of generation of some Brown algae in Unialgal and Axenic Cultures. Scien. Pap. Inst. Of Algae. Res. Fac. Sci. Hokkaido University, 1984. – Vol. 7, № 2. – 292 p.

Notoya M., Nagashima M., Aruga Y. Influence of Light Intensity and Temperature on Callus Development in Young Sporophytes of Four Species of Laminariales (Phaeophyta) / The Korean Journal of Phycology, 1992. – Vol. 4(1). – P. 101–107.

Parke M. Studies of the British Laminariaceae I. Growth in *Laminaria saccharina* (L.) Lam. // J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1948. – Vol. 27. – P. 651–709.

Parker B.C. Translocation in the giant kelp *Macrocystis*. I Rates, direction quantity of  $^{14}\text{C}$  label products and fluorescein // J. Phycol., 1965. – Vol. 1. – P. 41–46.

Parker B.C. Translocation in *Macrocystis*. III Composition of sieve tube exudates and endentification of the major  $^{14}\text{C}$  label and products // J. Phycol., 1966. – Vol. 2. – P. 38–41.

Sakanishi Y., Yokohama Y., Aruga Y. Seasonal changes in photosynthetic capacity of *Laminaria longissima* Miyabe (Phaeophyta) // Jpn. J. Phycol., 1990. – Vol. 38. – P. 147–153.

Sakanishi Y., Yokohama Y., Aruga Y. Photosynthetic capacity of various parts of the blade of *Laminaria longissima* Miyabe (Phaeophyta) // Jpn. J. Phycol. (Sôru), 1991. – Vol. 39. – P. 239–243.

Sanbonsuga Y., Hasegawa Y. Studies on Laminariales in culture // Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., 1967. – Vol. 32. – P. 41–48.

South G.R., Whittick A. Introduction to phycology. – Blackwell Scientific Publications, Oxford-London-Edinburgh-Boston-Polo Alto-Melbourne, 1987. – 341 p.



Setchell W.A., Gardner N. The marine algae of the Pacific coast of North America. Part III. Melanophyceae // Univ. of Calif. Publ. Bot., 1925. – № 8. – P. 383 – 898.

Schaffelke B., Peters A.F., Reusch T.B.H. Factors influencing depth distribution of soft bottom inhabiting *Laminaria saccharins* (L.) Lamour. in Kiel Bay, western Baltic // Hydrobiologia, 1996. – Vol. 326–327. – P. 117–123.

Schmitz K. Translocation // In: The biology of Seaweeds (eds. Lobban C.S., Wynne M.J.), Oxford, 1981. – P. 534–558.

Schmitz K., Strivastava L.M. On the fine structure of seave tubes and the physiology of assimilate transport in *Alaria marginata* // Can. J. Bot., 1975. – Vol. 53. – P. 861–876.

Sjötun K., Fredriksen S. Growth allocation in *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyta) in relation to age and wave exposure // Marine Ecology Progress series, 1995. – Vol. 126. – P. 213–222.

Ecological studies of the kelp *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie in Norway / K. Sjötun, S. Fredriksen, J. Rueness, T.E. Lein // In: Ecology of fjord and coastal waters (Skjoldal H. R., Hopkins C., Erikstad K.E., Leinaas H.P.), 1995. – P. 525–536.

Sjötun K., Fredriksen S., Rueness J. Seasonal growth and carbon and nitrogen content in canopy and first-year plants of *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae) // Phycologia, 1996. – Vol. 35, № 1. – P. 1–8.

Sjötun K., Fredriksen S., Rueness J. Effect of canopy biomass and wave exposure on growth in *Laminaria hyperborea* (Laminariaceae: Phaeophyta) // J. Phycol. – United Kingdom, 1998. – Vol. 33. – P. 337–343.

Population studies of *Laminaria hyperborea* from its northern range of distribution in Norway / K. Sjötun, S. Fredriksen, T.E. Lein, J. Rueness // Hydrobiologia, 1993. – Vol. 260/261. – P. 215–221.

Growth of transplanted *Laminaria japonica* Aresch. in Tokyo Bay far from its natural habitat / K.C. Torkko, T. Ioriya, Y. Aruga, K. Iwamoto // Jap. J. Phycol. (Sôru), 1987. – Vol. 35, № 1. – P. 10–18.

Tseng C.K. Common seaweeds of China. – China, Beijing: Science press, 1983. – 316 p.

Van Patten M.S., Yarish C. Allocation of Blade Surface to Reproduction in *Laminaria longicruris* of Long Island Sound (USA) // *Hydrobiologia*, 1993. – Vol. 0. – P.1–9.

Willenbrink J., Schmitz K., Luning K. Aspects of phloem transport in macrophytes // XII Intern. Bot. Congr.: Abstr., 1975. – Vol. 2. – P. 156.

Wynne M.J. Life history and systematic studies of some Pacific North American Phaeophyceae (brown algae) // *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1969. – Vol. 50. – P. 1–88.

Wynne M.J., Loiseaux S. Recent advances in life history studies of the Phaeophyta // *Phycologia*, 1976. – Vol. 15, № 3/4. – P. 435–452.

Yarish C., Egan B. Biological studies of *Laminaria longicruris* and its aquaculture potential in Long Island Sound // In: Halasi-Kun G.J., Columbia University Seminars on pollution and water resources. – New York: Columbia University press, 1987. – Vol. 20. – P. 189–215.

Yarish C., Egan B. The biology of *Laminaria longicruris* and its potential for mariculture in Long Island Sound // The 2nd Conference on the Aquatic Environment: Problems and Perspectives. Western Connecticut State University, Danbury, CT. 1989. – P. 53–94.

Morphological and physiological bases for *Laminaria* selection protocols in Long Island Sound aquaculture / C. Yarish, B.H. Brinkhuis, B. Egan, Garcia-Ezquivel // In.: Economically important plants of the Atlantic: their biology and cultivation. – Connecticut: Sea Grant, 1990a. – P. 53–94.

Yarish C., Penniman C.A., Egan B. Growth and reproductive responses of *Laminaria longicruris* (Laminariales, Phaeophyta) to nutrient enrichment // *Hydrobiologia*, 1990b. – Vol. 204/205. – P. 505–511.

**Монография**

**Королёва Татьяна Николаевна**

**РАЗВИТИЕ БУРОЙ ВОДРОСЛИ *SACCHARINA BONGARDIANA*  
И АДАПТАЦИЯ К АНТРОПОГЕННОМУ ЗАГРЯЗНЕНИЮ**

Редактор О.В. Ольхина  
Технический редактор О.А. Лыгина  
Набор текста Т.Н. Королёва  
Верстка, оригинал-макет О.А. Лыгина

Подписано в печать 30.09.2010 г.  
Формат 60\*84/16. Печать цифровая. Гарнитура Times New Roman  
Авт. л. 6,02. Уч.-изд. л. 6,22. Усл. печ. л. 7,32  
Тираж 500 экз. Заказ № 102

Издательство  
Камчатского государственного технического университета

Отпечатано участком оперативной полиграфии издательства КамчатГТУ  
683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35