

На правах рукописи

САУШКИНА Любовь Николаевна

**ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ
LAMINARIA BONGARDIANA P. ET R., СВЯЗАННЫЕ С РОСТОМ,
РАЗМНОЖЕНИЕМ И УСЛОВИЯМИ ОБИТАНИЯ**

Специальность 03.00.18 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Петропавловск-Камчатский, 2006

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Ламинариевые водоросли, принадлежащие к порядку *Laminariales*, являются важнейшей по экологической значимости группой макрофитобентоса умеренных и холодных вод Мирового океана. Его типовой род *Laminaria* имеет самое высокое видовое разнообразие и большую ценность как объект промысла. В водах Северной Пацифики широко распространена *Laminaria bongardiana*. Восточное побережье Камчатки входит в центральную часть ее ареала.

Несмотря на высокое значение в жизни прибрежных экосистем и ценный с практической точки зрения химический состав (Усов и др., 2001; Аминина, Клочкова, 2002; и др.), информация по этому виду вплоть до конца прошлого века ограничивалась результатами изучения его внутривидовой систематики, распространения и распределения (Блинова, Гусарова, 1971; Петров, 1974; Клочкова, Березовская, 1997; и др.). В последние годы благодаря работам В.А. Березовской (1999), Н.Г. Клочковой и В.А. Березовской (2001), Т.Н. Королевой (2004) и других в ходе изучения *L. bongardiana* были получены данные по продолжительности жизни ее спорофитной генерации, сезонному изменению размеров, массы и содержания сухих веществ. Однако такие важные вопросы биологии развития, как морфогенез, спорогенез и влияние на эти процессы условий обитания, до наших исследований оставались неизученными.

Между тем сведения о возрастных и сезонных изменениях морфологии *L. bongardiana*, ее внутривидовой дифференциации, связанной с процессами развития и размножения, факторами среды, необходимы для понимания внутривидовой и внутривидовой систематики, истории формирования рода, современного распространения его представителей, причин, определяющих границы видовых ареалов.

Данные изучения морфо- и спорогенеза в разных условиях обитания необходимы также для дальнейшего развития морской гидробиологии: оценки экологического состояния прибрежных акваторий, ведения мониторинга на организменном и популяционном уровнях. В связи с возрастающим интересом

к *L. bongardiana* как объекту промысла информация о ее популяционном развитии, кроме того, необходима для разработки научно обоснованных рекомендаций по ее рациональному использованию.

Цель и задачи работы. Целью настоящего исследования было выявление сезонных и возрастных изменений морфологии и стратегии размножения *L. bongardiana* в разных условиях обитания.

Для достижения цели необходимо было решить следующие задачи:

- выявить направления и сезонный ход основных параметров морфологических изменений (размеры пластины и ее рассеченность);
- выявить основные факторы внешней среды, направляющие морфогенез;
- выявить возрастные отличия морфогенеза;
- выявить общую стратегию размножения вида и определить роль разновозрастных групп в размножении популяции;
- определить функциональную роль растений с разным морфотипом в воспроизводстве популяции;
- изучить процессы закладки и последующего созревания сорусов зооспорангиев, динамику этого процесса в пространстве и во времени и изменение стратегии размножения в разных условиях обитания;
- рассмотреть особенности биологии развития вида как следствие его высокой конкурентности.

Научная новизна. Впервые на примере *L. bongardiana* на основе точных измерений показано, что степень рассечения пластины у дигитатных ламинарий – следствие сложного взаимодействия разных факторов: фазы онтогенеза, концентрации биогенов, гидродинамической нагрузки, функциональной роли в микропопуляции. В разных условиях обитания морфогенез всегда направлен на многократное, глубокое рассечение пластин в период активного линейного роста, формирование более цельных пластин на стадии спорообразования и их повторное сильное рассечение в ходе подготовки растений к зимнему покою. Показано, что успех размножения *L. bongardiana* обеспечивается одновременной порционной закладкой генеративной ткани у разновозрастных растений. При

значительной растянутости периода спороношения имеются два его пика – ранне-весенний и летне-осенний. Впервые для северо-пацифического региона на основе расчета коэффициентов фертильности описаны изменения стратегии размножения ламинариевых при воздействии неблагоприятных факторов.

Практическое значение. Результаты исследований позволяют устанавливать оптимальные сроки проведения промысла и рекомендовать нормы изъятия сырья. Они использовались для подготовки ОДУ (объема допустимого улова) *L. bongardiana* в прикамчатских водах. Сведения по развитию растений в неблагоприятной среде могут быть использованы для оценки состояния прибрежных вод во всех районах распространения вида в Северной Пацифике, в том числе в районах, богатых углеводородным сырьем.

Апробация работы. Результаты исследований представлялись на научно-техническом симпозиуме (Санкт-Петербург, 2000), региональных научно-практических конференциях (Петропавловск-Камчатский, 2000, 2006), международной конференции «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем» (Мурманск, 2001), II и V научных конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2001, 2004), научно-технической конференции «Рациональное использование морских биоресурсов» (Петропавловск-Камчатский, 2002), I и II международных конференциях «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (Москва-Голицино, 2002; Архангельск, 2005), докладывались на III и IV научных сессиях Камчатского отделения Российского ботанического общества (КорБО) (2005, 2006), коллоквиумах лаборатории прибрежных экосистем КамчатНИРО и лаборатории альгологии КФ ТИГ ДВО РАН, а также на ежегодных научно-технических конференциях профессорско-преподавательского состава КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский).

Публикации. Материалы диссертации представлены в 12 публикациях.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы, включающего 255 источников, из кото-

рых 104 на иностранном языке. Работа изложена на 151 странице, иллюстрирована 35 рисунками и 11 таблицами.

Благодарности. Автор выражает глубочайшую благодарность научному руководителю – д.б.н. Н.Г. Ключковой за помощь при работе над диссертацией, а также очень признателен сотрудникам лаборатории альгологии КФ ТИГ ДВО РАН к.б.н. Т.Н. Королевой и н.с. А.Э. Кусиди, сотрудникам КамчатГТУ д.г.н. В.А. Березовской, к.б.н. В.Б. Чмыхаловой и коллективу кафедры химии КамчатГТУ за поддержку и помощь.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Литературный обзор. Ламинариевые водоросли чрезвычайно распространены в холодных и умеренных водах Мирового океана и являются объектом изучения в самых разных направлениях (Марковцев, Крупнова, 1987; Возжинская, Камнев, 1994; Ключкова, Бонк, 2003; Groham, Wilcor, 2000; Kawai, Sasaki, 2000; Cho et al., 2002). В главе 1 дается обзор публикаций, касающихся таксономического состава флоры порядка Laminariales, а также объема и распространения дальневосточных родов. Показано, что флора каждого из районов Мирового океана включает определенную композицию видов рода *Laminaria*. При этом доминирует вид, имеющий более высокий репродукционный потенциал, более раннее размножение или более оптимальные условия для прохождения критических стадий жизненного цикла.

В связи с этим отдельно рассматриваются публикации, содержащие сведения о процессах воспроизводства представителей порядка Laminariales и о факторах среды, влияющих на онтогенез ламинариевых водорослей. При анализе работ, содержащих сведения о *L. bongardiana*, сделан вывод, что интерпретировать данные о распространении изучаемого нами вида, темпах его линейного роста, накоплении сухих веществ и так далее без сведений о его размножении достаточно сложно.

Показано, что такие вопросы биологии развития, как размножение, адаптивные стратегии воспроизводства и морфогенеза, до начала наших исследова-

ний оставались неизученными не только для *L. bongardiana*, но и для многих других видов рода. В то же время, сведения по функциональной морфологической дифференциации растений в популяции, экологической пластичности вида и протеканию у его представителей процесса спороношения необходимы для определения устойчивости фитоценозов с доминированием *L. bongardiana* и прогнозирования изменений, происходящих в них под воздействием промысла и неблагоприятных экологических факторов.

Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследования. В данной главе приведена физико-географическая характеристика района исследования, который находится у юго-восточного побережья Камчатки в Авачинском заливе. Показано влияние на гидрологический режим Авачинского залива климатических условий тихоокеанского побережья Камчатки.

Подробно описана геоморфология, гидрология, гидрохимия, современное экологическое состояние и характер загрязнения Авачинской губы, в разных местах которой был собран основной изученный материал. Показано, что наиболее загрязненным районом является ее внутренняя часть. На основе литературных и собственных данных подробно рассмотрены многолетние сезонные изменения температуры воздуха и воды, солености, концентрации основных биогенных элементов, гидродинамические характеристики районов исследования.

Глава 3. Материал и методы. Исследования, послужившие основой для написания данной диссертационной работы, были проведены автором с 1999 по 2006 годы. Вся камеральная обработка собранных проб, статистическая обработка полученных данных, анализ исходной информации, построение графиков, диаграмм, таблиц, рисунки выполнены автором самостоятельно.

Сбор проб водорослей производили в различных районах Авачинского залива: у о. Старичкова и в б. Авачинская губа. В Авачинской губе водоросли собирали во внутренней ее части – в б. Сероглазка, в горле губы – на участке побережья между м. Вилкова и м. Жукова, на выходе из губы – б. Безымянная. Указанные районы отличаются по таким экологическим показателям, как прибойность, температура, соленость, содержание биогенных веществ и другим

параметрам, а также, что очень важно, по степени антропогенного загрязнения. Общее количество измеренных образцов составило более 5 тыс.

Собранные растения делили на возрастные группы. В каждой группе у растений определяли длину черешка и пластины, максимальную ее ширину и число лопастей. В ходе измерения площади растения устанавливали координаты точек, в которых начинались разрывы пластины. Далее на каждом шаге длины, равном 10 см, определяли ширину пластины и количество лопастей. Затем для каждого растения рассчитывали площадь фотосинтетической поверхности.

У фертильных растений на обеих сторонах пластины определяли локализацию и форму спороносных участков, общую площадь генеративной ткани, а также вычисляли коэффициент фертильности. Данные, полученные в ходе морфометрической обработки каждого растения, заносили в таблицы установленного образца. За весь период исследований было составлено 5 380 таблиц. Всю статистическую обработку данных проводили с помощью компьютерной программы «Microsoft Excel-2000». Полученные результаты позволили схематически изобразить среднестатистический облик растений определенного возраста в каждом из районов исследования и проследить его помесечные изменения.

Кроме схематического изображения среднестатистического габитуса растений, по разработанной нами методике с отдельных, наиболее типичных растений с помощью шаблонов делали точные копии в масштабе 1:10. На уменьшенную копию пластины наносили копии сорусов зооспорангиев. Для классификации основных типов сорусов зооспорангиев нами было проведено специальное исследование, направленное на изучение их разнообразия. Для этого части пластины со спороносными пятнами фотографировались и зарисовывались. За период исследования было выполнено 185 рисунков, из них 97 – точных копий растений и 88 – фертильных участков.

Глава 4. Морфогенез и формообразование у *Laminaria bongardiana*. Рассмотрены морфологические различия в строении пластин и черешков ламинариевых водорослей различных родов. Показано, что среди большого количества северо-пацифических дигитатных видов наибольшей морфологической изменчивостью характеризуется *L. bongardiana* (рис. 1).



Рис. 1. Морфологическое разнообразие слоевищ *Laminaria bongardiana*:

а – глубокорассеченное с вытянутой пластиной и длинным черешком; б – глубокорассеченное с редуцированным черешком; в – нерассеченное с длинным черешком; г – глубокорассеченное с широкой короткой пластиной и укороченным черешком

Во внутренней части Авачинской губы, характеризующейся наиболее низким уровнем прибойности и самым высоким уровнем содержания биогенных элементов, в мае – июне у растений *L. bongardiana* происходит активный линейный рост, который сопровождается их интенсивным глубоким рассечением. Это позволяет растениям увеличивать объем жизненного пространства, из которого они потребляют необходимые питательные вещества. В отдельных случаях количество лопастей на одной пластине достигает 26 штук. С июня по июль длина пластины и ее ширина уменьшаются у растений обоих возрастов. Одновременно те и другие, теряя боковые лопасти, приобретают большую целостность (рис. 2, II, а, б).

В августе стратегия развития *L. bongardiana* направлена не только на эффективное потребление биогенов, но и на сохранение целостности участков пластины. В этом месяце растения становятся фертильными, а в сентябре уже большая их часть имеет сорусы зооспорангиев. В октябре и ноябре интенсивность спороношения снижается, пластины, высыпавшие зооспоры, сильно разрушаются. Вместе с тем однолетние растения интенсивно накапливают ассимилированные вещества в нижней части пластины, поскольку в следующем вегетационном сезоне у них именно здесь начнутся цитокинетические процессы. Двулетние растения после завершения спороношения постепенно разрушаются.

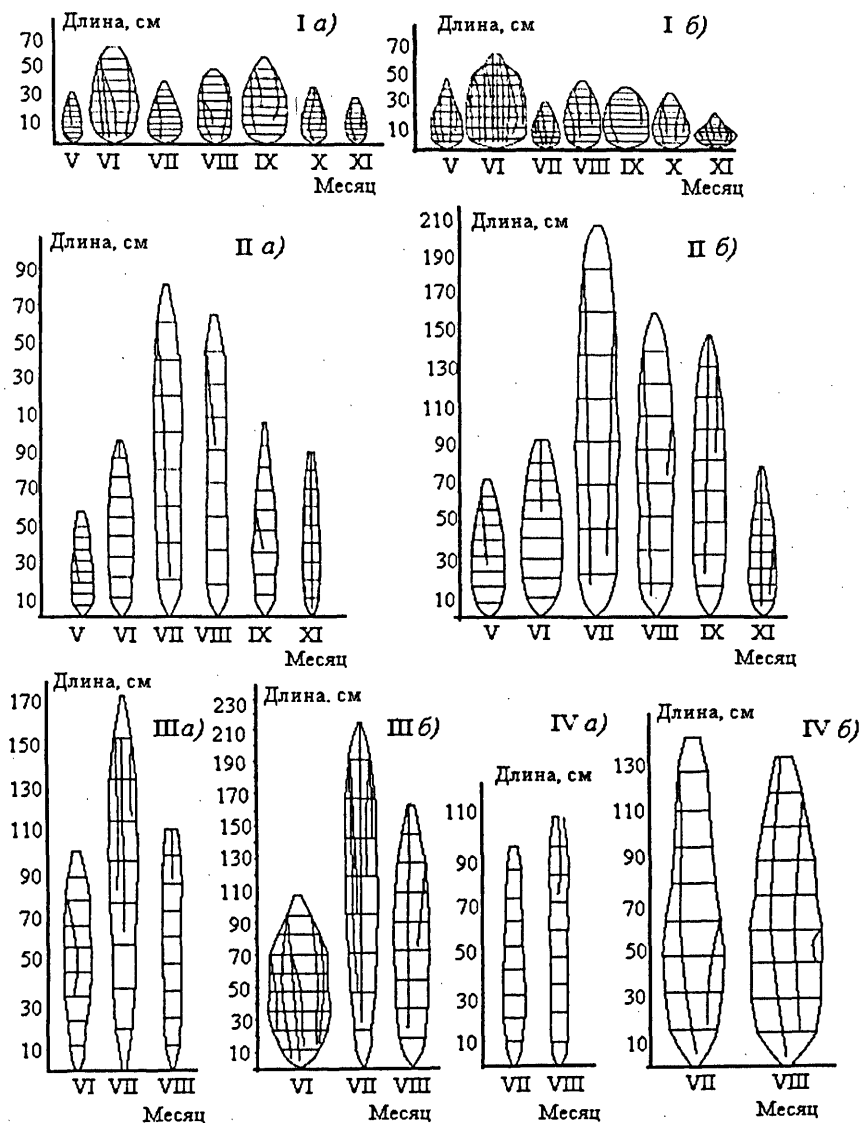


Рис. 2. Помесячное изменение размеров и формы пластин однолетних (а) и двулетних (б) растений *Laminaria bongardiana*, растущих: I – во внутренней части Авачинской губы; II – в горле Авачинской губы; III – в б. Безымянная; IV – у о. Старичкова

Особенностью морфологии растений во внутренней части Авачинской губы является то, что они как на первом, так и на втором году жизни имеют относительно широкую и короткую пластину. Она у них практически всегда рассечена на разное количество хорошо выраженных лопастей. Наибольшая рассеченность растений совпадает с повышением в прибрежных водах биогенных элементов. Разновозрастные растения практически не отличаются размерами пластин. Это, судя по всему, является следствием адаптации микропопуляции к неблагоприятным условиям произрастания.

В горле Авачинской губы антропогенное загрязнение менее выражено, и этот район является сильноприбойным. Первой особенностью растений, обитающих в этом районе, является то, что типовую форму пластины *L. bongardiana* можно охарактеризовать как узко-вытянутую (рис. 2, II, а, б).

Второй особенностью является меньшая рассеченность растения по пластине. На выходе из Авачинской губы максимальное количество лопастей достигает 9. Разорванность пластины у однолеток возрастает в июле и ноябре, а максимальная ее рассеченность наблюдается в июле в верхней трети и достигает в отдельных случаях 7 лопастей. У двулетних растений максимальная рассеченность пластины характерна главным образом для июля и сентября, но наиболее глубокие разрывы пластины мы наблюдаем в июле и ноябре — в этот период у большинства растений они разорваны до самой нижней трети.

Третьей особенностью растений из горла Авачинской губы является то, что представители второго года жизни имеют большие размерные характеристики, чем однолетние. Это указывает на то, что здесь их развитие соответствует норме и морфогенез протекает сходно с таковым у растений из ненарушенных местообитаний.

Помесячная динамика растений из горла и внутренней части губы имеет как сходство, так и различия. Так, в обоих районах с мая по июнь наблюдается активный рост, а в августе и последующие месяцы длина растений уменьшается. С июня по август ход ростовых процессов в этих районах различен.

Морфогенез *L. bongardiana* в чистых водах Авачинского залива изучали в б. Безымянная и у о. Старичкова. В б. Безымянная, прилегающей к горлу Авачинской губы постоянное волнение, обычное для открытых берегов Авачинского залива, образует сложное сочетание турбулентных и ламинарных потоков небольшой скорости. Анализ данных по изменению размеров и формы пластин *L. bongardiana* в ней показывает, что общий контур пластины у них сопоставим с таковым у растений из горла Авачинской губы. Но по глубине расчленения и количеству лопастей у пластин растения из б. Безымянная больше напоминают растения из внутренней части Авачинской губы. Особенно это характерно для двулетних представителей популяции (рис. 2, III, а, б).

У о. Старичкова растения первого года жизни в условиях постоянного прибоя имеют небольшую ширину (рис. 2, IV, а), и к августу она остается практически неизменной. У растений этого возраста пластины сохраняют целостность и форму, которую можно квалифицировать как зауженную. Ширина двулетних растений в июле и августе достаточно велика (рис. 2, IV, б). Самые широкие пластины ламинария Бонгарда имеет в июле у о. Старичкова.

При всех различиях в течении морфогенеза необходимо отметить, что на форму и габитус пластины оказывают влияние не только условия обитания, но и фазы онтогенеза. Период активного линейного роста в зависимости от сочетания факторов среды и, главным образом, температурных изменений в разных районах побережья сдвигается, но независимо от условий обитания в период активного линейного роста растения приобретают самую высокую степень расчлененности. Она тем выше, чем меньше выражено волновое воздействие. В период закладки и созревания спор растения приобретают менее расчлененную форму. Поздней осенью степень расчлененности растений возрастает.

В антропогенных условиях обитания опережающее развитие имеют растения первого года жизни, которые по размерным характеристикам становятся сопоставимы с двулетними. В природной среде, неподверженной антропогенному влиянию, размерно-возрастные различия хорошо выражены. При этом растения первого года жизни всегда меньше растений второго года жизни.

Глава 5. Особенности морфологии фертильных растений. В данной главе рассмотрены особенности спороношения у изучаемого вида и особенности морфологии растений, вступивших в размножение, для того, чтобы определить, отличаются ли они от среднестатистических одновозрастных растений, насколько ламинарии Бонгарда свойствен феномен морфологической дифференциации растений в микропопуляциях и каким образом он проявляется в разных условиях обитания. При сравнении морфологии растений в среднем по выборке и морфологии фертильных растений первые будут обозначены как СС, а вторые как СФ.

Во внутренней части Авачинской губы растения обеих возрастных групп становятся фертильными в августе. Однолетние растения, вступающие в размножение, имеют более крупные слоевища, чем остальные, особенно в начальном периоде. Они продолжают свой рост и размножение и в зимнее время, не имея ярко выраженного периода покоя. Изменение длины СС и СФ растений первого года жизни приведены на рис. 3, а.

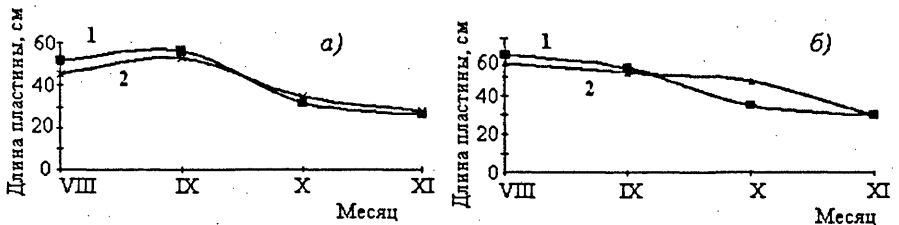


Рис. 3 Изменение средней длины пластины фертильных растений (1) и растений *Laminaria bongardiana* во всей выборке (2) во внутренней части Авачинской губы: а – однолетние растения; б – двухлетние растения

Часть однолетних растений уходит в зиму в стерильном состоянии, а в следующем вегетационном сезоне они, достигнув самых крупных размеров, первыми вступят в размножение. Это является одним из важных моментов дифференцированного морфогенетического развития представителей микропопуляции, и сам этот процесс направлен на подготовку отдельных растений к

раннему спорообразованию. Процесс фертилизации у части первогодних растений к началу зимы не заканчивается, а притормаживается. При наступлении благоприятных условий процесс созревания зооспор возобновляется и в апреле — мае завершается.

У растений второго года жизни во внутренней части Авачинской губы размножение протекает несколько иначе, и у них несколько иной морфогенез. Двулетние растения, первыми вступающие в размножение, в августе более длинные (рис. 3, б), широкие и рассеченные. К сентябрю их длина уменьшается, но происходит существенное увеличение ширины пластины по сравнению с СС растением в этот же период. Число же лопастей в среднем у них становится равным. В следующем месяце наблюдается резкое уменьшение длины СФ растения. Это приводит к существенной разнице между длиной фертильных и стерильных растений. Отличаются между собой представители сравниваемых групп также шириной и общим обликом, что объясняется высокой скоростью деградации отспороносивших участков пластин фертильных растений. В ноябре в изученных выборках стерильные растения отсутствовали, поэтому форма и размеры ноябрьских СФ и СС двулетних растений уравнились. После завершения спороношения в осенне-зимний период второгодние растения погибают.

Появление отчетливых признаков фертилизации у однолетних растений в горле Авачинской губы в разные годы отмечалось нами в первой декаде августа. В этом месяце СС и СФ растения почти не отличались обликом и размерами. Степень рассеченности и глубина разрывов пластин в обоих случаях были небольшими. В целом габитус растений значительно отличается от такового у растений из внутренней части Авачинской губы. В следующем месяце длина СФ растения значительно увеличивается по сравнению с длиной СС растения (рис. 4, а), а ширина пластины при этом остается почти такой же. Однако в сентябре у СФ растения она глубоко разрывается на две части. В ноябре у первогодок фертильные растения заметно крупнее стерильных. В обоих случаях разрывы на пластине очень глубокие.

Двулетние растения из горла Авачинской губы вступают в стадию фертилизации в июле — на 20–30 дней раньше, чем первогодние. В этот период в са-

мом начале процесса размножения СФ растений разных возрастов почти не отличаются от СС растений длиной и шириной (рис. 4, б), но имеют менее разорванные пластины.

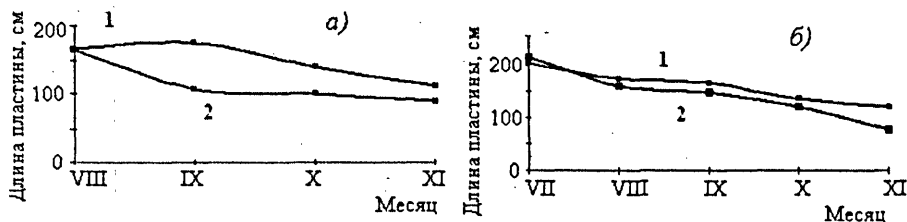


Рис. 4. Изменение средней длины пластины фертильных растений (1) и растений *Laminaria bongardiana* во всей выборке (2) в горле Авачинской губы: а – однолетние растения; б – двулетние растения

В августе длина и ширина СФ растений по сравнению с длиной СС растений увеличивается. Число разрывов на пластине в обоих случаях равно двум. К сентябрю активность спороношения микропуляции резко возрастает. В этом месяце СФ растения становятся заметно шире и хорошо отличаются от СС растений. Отличительной особенностью растений второго года жизни в этом месяце является появление большого числа глубоких лопастей. Такое же заметное увеличение количества глубоких разрывов пластин у второгодних представителей ламинарии из внутренней части Авачинской губы наблюдалось на месяц позже – в октябре.

К ноябрю все растения микропуляции заметно уменьшаются в длину, но наиболее крупными среди них являются фертильные растения. Ноябрьские СФ растения шире СС растений и остаются по-прежнему более рассеченным. Причины, приводящие к формированию такой морфологии, рассмотрены в главе 4. Здесь стоит лишь отметить, что чрезмерное, но столь необходимое для жизни в подобных условиях обитания рассечение растений позже приведет к их полному разрушению и гибели зимой.

При сравнении двулетних и однолетних растений из горла Авачинской губы необходимо отметить, что морфогенез однолетних как бы повторяет мор-

фогенез двулетних с задержкой на 20–25 дней. В группе второгодних растений к раннему воспроизводству предназначены только определенные растения.

На открытых участках Авачинского залива растения обеих возрастных групп вступают в размножение уже в начале июня. Сравнение морфологии однолетних СС и СФ растений отчетливо показывает, что в июне и июле фертильными становятся растения с меньшей длиной и меньшей рассеченностью пластины. Это растягивает период спороношения популяции за счет того, что в размножение начинают вступать морфологически недоразвитые растения с небольшой фотосинтетической поверхностью.

К августу, когда начинается пик массового спороношения, средняя длина пластин фертильных растений становится намного больше средней длины стерильных растений. В этот период в размножение вступают растения, которые в июне – июле активно увеличивали свою длину. Во время активного роста накопление пластических веществ, необходимых для формирования спорогенной ткани, шло, безусловно, медленнее, зато за счет развития большой площади фотосинтетической и ассимиляционной поверхностей у них позднее наблюдалось ускоренное развитие генеративной ткани.

На втором году жизни, в июне, СФ растения имеют чуть большую длину и ширину, чем СС растения, но гораздо меньшую рассеченность. В июле и августе СФ растения по-прежнему остаются более крупными как в длину, так и в ширину. Следовательно, второгодние фертильные растения в чистом месте на всех стадиях онтогенеза превышают по размерам первогодние растения и имеют другие показатели степени рассеченности пластин.

Результаты исследований показали, что в микропопуляции из чистого места обитания уровень воспроизводства всегда выше у растений второго года жизни. Его пик у первогодних растений приходится на август, у второгодних – на июнь – июль. Первыми в размножение вступают растения, имеющие определенный тип морфологии. В чистых водах среди первогодок это не самые крупные, наименее рассеченные растения, а среди второгодок – самые крупные. В загрязненном районе таких резких различий среди растений разных возрастов

нет, зато в самом загрязненном районе стратегия популяции изменяется, и в обеих возрастных группах раньше готовы к спорогенезу более крупные особи.

Глава 6. Динамика процесса спорообразования у *L. bongardiana* и влияние на него условий обитания растений. В данной главе рассматриваются особенности развития сорусов спорангиев, выхода зооспор и основные факторы, оказывающие влияние на формирование генеративной ткани. Показано, что определенная форма сорусов зооспорангиев и их локализация у ламинариевых водорослей – достаточно постоянные признаки, которые хорошо дополняют описание таксонов и нередко используются при их определении.

При изучении формы сорусов зооспорангиев было установлено, что у образцов, принадлежащих к разным формам вида и к разным возрастным группам, в разные периоды вегетации она бывает чрезвычайно разнообразна. Нами было выделено несколько основных форм сорусов зооспорангиев: линейные, пятнистые, иероглифические, точечные и различные их сочетания (рис. 5). Их форма, локализация и площадь, судя по нашим наблюдениям, зависят не только от степени зрелости фертильной ткани, морфологии растения, но и от условий его произрастания.

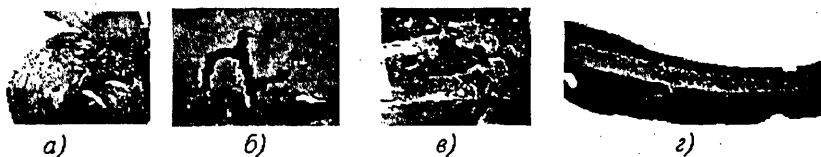


Рис. 5. Форма сорусов зооспорангиев: а – точечная, б – иероглифическая; в – пятнистая, г – линейная

У растений *L. bongardiana* обоих возрастов из внутренней части Авачинской губы в августе фертильная ткань начинается формироваться в нижней трети пластины, в сентябре она захватывает почти всю пластину (табл. 1). В октябре зооспорангии, заложенные в предыдущем месяце, передвигаются выше и, созревая, выбрасывают зооспоры. В нижней части пластин однолетних расте-

ний в это время идут процессы накопления пластических веществ, необходимых для формирования новой порции сорусов спорангиев, которые появляются у растений в ноябре. В стрессовых условиях обитания у растения формируются преимущественно односторонние сорусы. Двусторонние сорусы зооспорангиев встречаются только в сентябре у двулетних растений.

Таблица 1 – Число фертильных растений, имеющих спороносную ткань на данном участке пластины, от общего числа фертильных растений во внутренней части Авачинской губы, %

Месяц	Возраст, год	Участки длины пластины								
		Низ			Середина			Верх		
		1/9	2/9	3/9	4/9	5/9	6/9	7/9	8/9	9/9
VIII	1	50	67	83	33	0	0	0	0	0
	2	67	100	83	33	11	0	0	0	0
IX	1	20	40	70	90	100	60	30	0	0
	2	33	33	56	44 (11)	78 (11)	67 (11)	56	22	22
X	1	0	0	17	0	50	67	33	33	17
	2	0	0	47	100	100	18	0	0	0
XI	1	25	63	75	63	63	50	13	13	0
	2	0	100	100	100	100	0	0	0	0

Примечание: В скобках указан процент фертильных растений, имеющих сорусы спорангиев на дорзальной стороне.

В горле Авачинской губы двулетние растения более активны в выполнении репродуктивной функции. Это выражается в том, что они вступают в размножение раньше и многие из них формируют двусторонние сорусы зооспорангиев. Иную стратегию распределения спороносной ткани по поверхности пластины демонстрируют растения, произрастающие на открытых, относительно чистых участках побережья. Так, двусторонние сорусы зооспорангиев у них появляются на месяц раньше, чем у растений в горле Авачинской губы, и на два месяца раньше, чем у растений в ее внутренней части. Число случаев находде-

ния на разных участках длины двусторонних сорусов выше, особенно при сравнении с данными, полученными для района, характеризующегося сильным антропогенным загрязнением.

Проведенное исследование показывает, что у двулетней *L. bongardiana* во внутренней части и горле Авачинской губы небольшие участки сорусов спорангиев на поверхности пластины встречаются и в мае месяце. Они локализованы в это время в верхней, прошлогодней ее части. Это указывает на то, что у *L. bongardiana* кроме летне-осеннего периода репродуктивного состояния есть и весенний, который к июню завершается. Между этими периодами имеется пауза, и летне-осенний период более продолжительный.

В естественной среде волны репродуктивного состояния у разновозрастных растений, формирующих заросли, из-за их одновременного созревания значительно перекрываются. В условиях сильного загрязнения весенний пик размножения выражен слабо, осенний происходит в более сжатые сроки, и одновременно у представителей разных возрастных групп. В менее загрязненном и более прибойном месте весенний пик репродуктивного состояния выражен лучше. Осенняя волна спороношения более растянута во времени.

Активная закладка сорусов спорангиев в летне-осенний период спороношения у представителей обеих возрастных групп во внутренней части Авачинской губы начинается в августе. В горле Авачинской губы двулетние вступают в размножение в июле, на месяц раньше однолетних. В этих районах у растений обеих возрастных групп закладка фертильной ткани происходит постепенно, так как в обработанных выборках всегда есть такие растения, у которых площадь фертильной ткани достигает значительных размеров, и такие, у которых эта площадь в этот же период совсем незначительна. Неравномерная закладка зооспорангиев, безусловно, приводит к неравномерному их созреванию и порционному высеванию зооспор. Это в свою очередь, способствует успеху воспроизводства вида при любых изменениях климата, гидрологического и гидрохимического режимов.

Сравнивая площади сорусов спорангиев можно судить об интенсивности размножения и вкладе в воспроизводство представителей разновозрастных

групп. Анализ полученных данных (рис. 6) показывает, что двулетние растения *L. bongardiana* в горле Авачинской губы находятся на пике репродуктивного состояния в сентябре, а однолетние – в ноябре. Максимум площади сорусов зооспорангиев у растений из внутренней части Авачинской губы приходится на сентябрь.

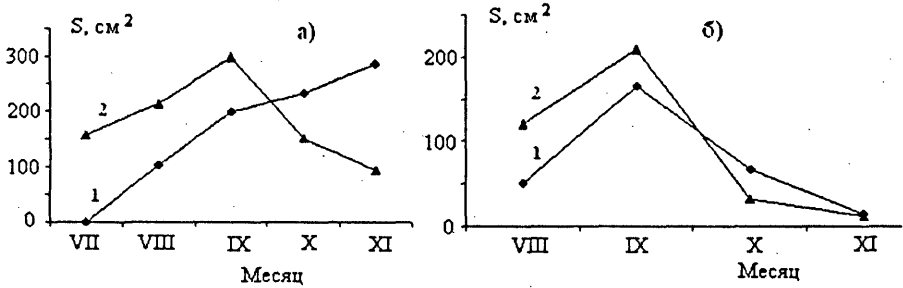


Рис. 6. Изменение средней площади спороносной ткани (S) у однолетних (1) и двулетних растений (2): а – в горле Авачинской губы; б – во внутренней ее части

Растениям, обитающим в открытых водах Авачинского залива, также свойствен большой размах колебаний площади фертильной ткани в каждом месяце. Процессы дозакладки фертильной ткани происходят особенно активно в июле у растений второго года жизни, а в августе – у растений первого года жизни. Группой, которая наиболее активно размножается и дает максимальную споровую продукцию, являются двулетние растения. Можно предполагать, что в этом районе у ламинарии максимумы размножения разновозрастных групп приходятся на разное время.

Для сопоставления процессов спорообразования с морфогенетическими процессами, протекающими в каждом из районов исследования, рассчитывали коэффициенты фертильности, которые показывают способность растения выполнять основную биоценотическую (создание первичной продукции) и популяционную (обеспечение высокого уровня воспроизводства) нагрузку (табл. 2). Об успехе первой функции можно судить по величине всей площади пластины, об успехе второй – по величине фертильной площади.

Таблица 2 – Коэффициент фертильности *Laminaria bongardiana*

Место сбора материала	Возраст, год	Месяц						
		V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Внутренняя часть б. Авачинская губа	1	0	0	0	2,4	4,6	9,9	2,4
	2	1,9	0	0	4,0	6,4	3,2	2,4
Горло б. Авачинская губа	1	0	0	0	2,9	3,3	–	12,2
	2	5,6	0	2,7	3,9	6,9	–	4,1
Открытый участок Авачинского залива (б. Безымянная)	1	–	0,72	0,45	3,9	–	–	–
	2	–	1,85	1,76	5,0	–	–	–

Поскольку ростовые процессы, как и процессы спорогенеза, требуют больших энергетических затрат, то они не могут постоянно протекать с одинаковой активностью и одинаковой эффективностью у растений, характеризующихся разным физиологическим состоянием. Приведенные в работе данные показывают, что время формирования максимальной фотосинтетической поверхности (площади) пластины и время, в которое пластины имеют максимальное покрытие сорусами зооспорангиев, разное.

ВЫВОДЫ

1. Полиморфизм *Laminaria bongardiana* выражается в изменчивости абсолютных показателей и соотношений длины и ширины пластины, а также степени ее рассеченности, определяемой количеством лопастей и глубиной разры-

вов. В любых условиях обитания в период активного линейного роста растения бывают многократно и глубоко рассеченными, на стадии спорообразования и в начале спороношения их морфогенетическое развитие направлено на формирование цельной пластины. Вновь она становится сильно рассеченной в ходе подготовки к зимнему покою.

2. Движение лопастей глубоко рассеченной пластины увеличивает объем жизненного пространства, из которого водоросли потребляют необходимые питательные вещества. Период, в течение которого растения имеют наибольшую рассеченность, совпадает с периодом повышения в прибрежных водах Авачинского залива концентрации биогенов, формирования большой площади фотосинтетической поверхности и активного накопления пластических веществ. Высокая целостность растений в период спорообразования обеспечивает лучшие возможности внутритканевого транспорта ассимилятов к отдельным местам, в которых происходит спорогенез.

3. При общих описанных выше тенденциях сезонного изменения морфологии у растений второго года жизни в ненарушенной среде слоевища во все сезоны года являются более крупными и более рассеченными, чем у растений первого года жизни. При этом для представителей старшей возрастной группы характерно опережающее развитие. Смена фаз онтогенеза наступает у них на 20–30 дней раньше, чем у более младших растений.

4. В районе, не испытывающем антропогенного загрязнения и не подверженном мощным ламинарным потокам, размножение начинается на 1–2 месяца раньше, чем в загрязненных районах. В слабозагрязненном районе первыми в размножение вступают двулетние растения. В популяции, испытывающей стрессовое воздействие среды и не подверженной сильной гидродинамической нагрузке, представители разных возрастных групп вступают в размножение практически одновременно.

5. Возрастные группы в микропопуляциях *L. bongardiana* представляют собой смесь растений разного морфологического облика. Эта дифференциация имеет функциональный характер и благоприятствует успеху воспроизводства.

Первыми в размножение вступают растения, имеющие определенный тип морфологии. В чистых водах среди первогодок это не самые крупные, наименее рассеченные растения, а среди второгодок – самые крупные. В загрязненном районе таких резких различий среди растений разных возрастов, вступающих в размножение, нет. Зато в самом грязном районе стратегия размножения популяции изменяется, и в обеих возрастных группах раньше готовы к спорогенезу более крупные особи.

6. Закладка сорусов зооспорангиев происходит в нижней трети пластины, вначале обычно на одной ее поверхности. По мере роста пластины фертильная ткань передвигается вверх и постепенно созревает, одновременно изменяются очертания сорусов зооспорангиев. В стрессовых условиях обитания у растения формируются преимущественно односторонние сорусы.

7. Особенностью размножения *L. bongardiana* является наличие в течение вегетационного сезона двух репродуктивных периодов – весеннего и летне-осеннего. Второй из периодов является более продолжительным по времени и более значимым для воспроизводства популяции.

8. В чистых аэрируемых водах между двумя волнами репродуктивного состояния пауза фактически отсутствует, и пики спороношения у разновозрастных растений разнесены во времени, что еще больше растягивает период активного воспроизводства. В менее загрязненных районах весенний пик репродуктивного состояния выражен очень слабо. В условиях сильного антропогенного загрязнения весенний пик размножения практически не выражен. Между периодами спорообразования у растений, испытывающих антропогенную нагрузку, имеется пауза. В самых неблагоприятных условиях она наиболее длительная. Здесь осеннее спороношение происходит в сжатые сроки одновременно у растений обеих возрастных групп. И все морфогенетическое и физиологическое развитие растений направлено на поддержание функции воспроизводства.

9. Высокая функциональная морфологическая дифференциация растений в популяции, экологическая пластичность, растянутый во времени благодаря наличию сезонных и возрастных волн спороношения период размножения

обеспечивает массовое развитие *L. bongardiana* у юго-восточного побережья Камчатки и ее высокую конкурентоспособность.

Список работ по теме диссертации

1. Саушкина Л.Н. Особенности размножения массового промыслового вида камчатских ламинариевых водорослей: Тез. докл. науч.-техн. симпозиума «Современные средства воспроизводства и использование водных биоресурсов». – СПб.: Гипрорыбфлот, 2000. – Т. 1. – С. 55–57.
2. Саушкина Л.Н. Сравнительное разнообразие флоры порядка *Laminariales* в водах Камчатско-Командорского региона: Материалы региональной науч.-практ. конф., Петропавловск-Камчатский, 11–12 апр. 2000 г. – Петропавловск-Камчатский: Госкомкамчатэкология, 2000. – С. 44–46.
3. Саушкина Л.Н. Методические аспекты изучения динамики спороношения *Laminaria bongardiana* у берегов Камчатки: Тез. докл. междунар. конф. «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем», Мурманск, 2–28 апр. 2001 г. – Мурманск: Апатиты, 2001. – С. 207–209.
4. Ключкова Н.Г., Саушкина Л.Н. Распространение и биоразнообразие ламинариевых водорослей: Материалы II науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», Петропавловск-Камчатский, 9–10 апр. 2001 г. – Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001. – С. 48–50.
5. Саушкина Л.Н. Особенности спороношения камчатской бурой водоросли *Laminaria bongardiana* в антропогенной среде: Материалы I междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки», Москва-Голицино, 26–30 авг., 2002 г. – М.: ВНИРО, 2002. – С. 35.
6. Саушкина Л.Н. Изучение развития спороносной ткани и процесса созревания зооспор у *Laminaria bongardiana*: Материалы науч.-техн. конф. «Рациональное использование морских биоресурсов». – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2002. – С. 38–42.
7. Ключкова Н.Г., Саушкина Л.Н. Морфогенез бурой водоросли *Laminaria bongardiana* и его изменение под воздействием факторов среды обитания // Вестник КамчатГТУ. – 2004. – Вып. 3. – С. 50–57.

8. Саушкина Л.Н. Сезонные изменения фотосинтетической поверхности слоевища ламинарии Бонгарда как адаптация к гидрохимическим и гидродинамическим факторам: Материалы V науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», Петропавловск-Камчатский, 22–24 нояб. 2004 г. – Петропавловск-Камчатский: КФ ТИГ ДВО РАН, 2004. – С. 237–240.

9. Саушкина Л.Н., Клочкова Н.Г. Морфология фертильных растений *Laminaria bongardiana* в разных экологических условиях: Материалы II междунар. конф. «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки», Архангельск, 5–7 окт. 2005 г. – Москва: ВНИРО, 2005. – С. 92–97.

10. Саушкина Л.Н. Факторы, влияющие на ранние стадии развития представителей порядка Laminariales: Материалы науч.-техн. конф. ППС, Петропавловск-Камчатский, 26–28 апр. 2005 г. – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2006. – С. 113–116.

11. Саушкина Л.Н. Развитие сорусов зооспорангиев и выход зооспор у камчатской бурой водоросли *Laminaria bongardiana*: Материалы региональной научн.-практ. конф., Петропавловск-Камчатский, 17–19 мая 2006 г. – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2006. – С. 59–62.

12. Саушкина Л.Н., Клочкова Н.Г. Сезонные изменения морфологии бурой водоросли *Laminaria bongardiana* и рекомендации к ее промыслу // Изв. вузов. Сев.-Кавк. регион. Техн. науки. – 2006. – Прил. № 8. – С. 107–112.

Саушкина Любовь Николаевна

**ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ
LAMINARIA BONGARDIANA P. ET R., СВЯЗАННЫЕ С РОСТОМ,
РАЗМНОЖЕНИЕМ И УСЛОВИЯМИ ОБИТАНИЯ**

*Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук*

В авторской редакции
Технический редактор Е.Е. Бабух
Набор текста, верстка Л.Н. Саушкина
Оригинал-макет Е.Е. Бабух

Подписано в печать 14.11.2006 г.
Формат 61*86/16. Печать офсетная. Гарнитура Times New Roman
Авт. л. 1,15. Уч.-изд. л. 1,31. Усл. печ. л. 1,69
Тираж 120 экз. Заказ № 726

Издательство
Камчатского государственного технического университета

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

