

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

В.Б. Чмыхалова

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ФУКУСА В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ

Издательство



КамчатГТУ

Петропавловск-Камчатский
2010

УДК 582.22
ББК 28.591
Ч75

Рецензенты:

А.Э. Кусиди,
кандидат биологических наук,
ученый секретарь КФ ТИГ ДВО РАН

Т.Н. Королёва,
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник ОНИИ

Чмыхалова Виктория Борисовна

Ч75 Особенности развития фукуса в прикамчатских водах: Монография / В.Б. Чмыхалова. – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2010. – 106 с.

ISBN 978–5–328–00234–9

В монографии приведены данные об особенностях роста, развития и размножения фукусовых водорослей Камчатки. Подробно рассмотрены закономерности процессов роста, накопления массы разновозрастными представителями камчатской водоросли *F. evanescens*.

Показано изменение возрастной структуры популяции, процессов роста и развития у растений в ненарушенной среде обитания и в условиях антропогенной нагрузки.

Фотографии в книге и на обложке выполнены д.б.н., профессором Н.Г. Ключковой.

УДК 582.22
ББК 28.591

ISBN 978–5–328–00234–9

© КамчатГТУ, 2010
© Чмыхалова В.Б., 2010

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Таксономический обзор порядка Fucales и рода <i>Fucus</i>	6
Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследований	12
Глава 3. Общая характеристика организации, развития, воспроизводства вида <i>Fucus evanescens</i> и других представителей рода <i>Fucus</i>	24
Глава 4. Сезонный линейный рост <i>Fucus evanescens</i> в разных условиях обитания	38
Глава 5. Возрастная структура поселений <i>Fucus evanescens</i> в разных условиях обитания	72
Глава 6. Особенности распределения сухого вещества по таллону <i>Fucus evanescens</i> как показатель его физиологического состояния	85
Выводы	94
Литература	97

Введение

Порядок *Fucales* – один из крупнейших порядков бурых водорослей. Представители порядка широко распространены в Мировом океане. К числу его наиболее массовых родов относится род *Fucus*. Интерес к фукусовым, и в частности к фукусам, обусловлен их значительными запасами и ценным химическим составом, представленным маннитом, ламинараном, альгиновой кислотой, фуцином, фукоиданами, органическим азотом, небольшим количеством липидов, минеральными веществами, в том числе йодом, селеном. Благодаря этому их используют в различных областях медицины в качестве цитостатиков, иммуностимуляторов, радиопротекторов и др. Из них изготавливают лечебно-профилактические препараты, положительно влияющие на обмен веществ, нормализацию состояния тиреоидной, кроветворной, иммунной систем и оказывающие выраженное противоопухолевое действие. Разные представители фукусовых используют также в пищевой и других отраслях промышленности, в сельском хозяйстве (Tseng, 1983).

Для более полного использования в промышленности необходимы данные, характеризующие процессы роста, развития, химический состав представителей порядка.

В умеренных водах Северного полушария род *Fucus* играет исключительную экологическую и продукционную роль. В прикамчатских водах встречается единственный его представитель *Fucus evanescens* Ag. В литоральной зоне шельфа он почти повсеместно образует плотные заросли с большой биомассой. В связи с этим он является фонообразующим видом и может активно использоваться промыслом. Для разработки рекомендаций по рациональному использованию сырья в прикамчатских водах необходимы разносторонние данные по биологии развития вида, его химическому составу, без которых невозможна разработка рекомендаций по промыслу и технологиям его переработки.

Среди многих видов камчатских водорослей *F. evanescens* был выбран для изучения не только как потенциально промысловый вид. Благодаря исключительной эврибионтности, хорошо выраженной возрастной, сезонной, географической и экологической изменчивости он привлекателен как модельный объект для изучения ответных реакций организма и популяции на изменение условий обитания в мелководной зоне шельфа и воздействия на условия обитания неблагоприятных факторов.

Камчатские рыбопромысловые районы до сих пор остаются достаточно чистыми. Однако в последние годы на шельфе Камчатки, в частности в Авачинском заливе, появились районы с высоким уровнем антропогенного загрязнения (Березовская, 1988, 2002), и в последние годы здесь планируется разработка нефтяных месторождений. Это, несомненно, требует интенсификации исследований, направленных на разработку методов биомониторинга, позволяющих оценивать степень антропогенного

воздействия на прибрежные экосистемы и ущерб от попадания нефтепродуктов в акваторию по состоянию популяций гидробионтов. Камчатские бурые водоросли, безусловно, должны быть включены в круг этих исследований. *F. evanescens*, как это показали исследования прошлых лет (Клочкова, Березовская, 2001; Березовская, 2002; и др.), исключительно устойчив к антропогенному воздействию. Поэтому его сообщества, популяции могут служить показателем загрязненности среды.

Мы полагаем, что изучение этих вопросов для камчатской популяции фукуса позволит не только заложить научный фундамент для разработки вопросов рационального использования вида, но также даст надежную основу для использования его в качестве объекта биомониторинга состояния литоральных сообществ бентоса.

Исходя из сказанного, целью наших исследований является изучение развития *F. evanescens* в разных условиях обитания, его изменений под воздействием неблагоприятных факторов на организменном и популяционном уровнях для последующего практического использования этого вида в прикамчатских водах.

Для достижения поставленной цели мы решали следующие задачи:

- изучение распространения рода *Fucus*, особенностей биологии развития его представителей, их ответные реакции на факторы среды в других районах Мирового океана для выбора районов проведения регулярных наблюдений;
- изучение особенностей морфогенеза растений на первом году жизни и на этой основе выбор методики определения их возраста, установление продолжительности жизни фукуса у камчатских популяций вида;
- изучение особенностей сезонного линейного роста у разновозрастных представителей популяции в разных условиях обитания и определение воздействия на них загрязнения и основных гидрологических факторов;
- определение сезонной динамики изменения массы у разновозрастных растений, обитающих в разных условиях;
- выявление изменения стратегии размножения вида под воздействием неблагоприятных факторов;
- выявление сезонных изменений и особенностей формирования возрастной структуры популяций, стратегии ее изменения под воздействием неблагоприятных факторов;
- определение функциональной роли разных частей слоевища по содержанию в них пластических веществ, сезонных и возрастных изменений их содержания и причин, влияющих на эти изменения;
- выявление основных направлений адаптивных изменений организма и популяции к стрессовым нагрузкам среды;
- разработка рекомендации по рациональному использованию фукусового сырья в прикамчатских водах.

ГЛАВА 1. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПОРЯДКА FUCALES И РОДА *FUCUS*

Типовым представителем рода *Fucus* является *F. distichus* L. (Linneus, 1753). Он включается в порядок Fucales. Все исследователи, занимавшиеся разработкой систематики высших таксонов и определением филогенетических связей разных порядков бурых водорослей (Phaeophyta), единодушны в том, что порядок Fucales занимает среди них совершенно особое положение. Он единственный среди бурых и других макроводорослей характеризуется моногенетическим циклом развития, в котором отсутствует чередование гаплоидной и диплоидной стадий развития.

В филогенетических схемах разных авторов, как традиционных, разработанных учеными прошлого и позапрошлого веков, так и недавно предложенных (Tan, Druehl, 1996; Graham, Wilcor, 2000), Fucales образует особый класс (рис. 1.1).

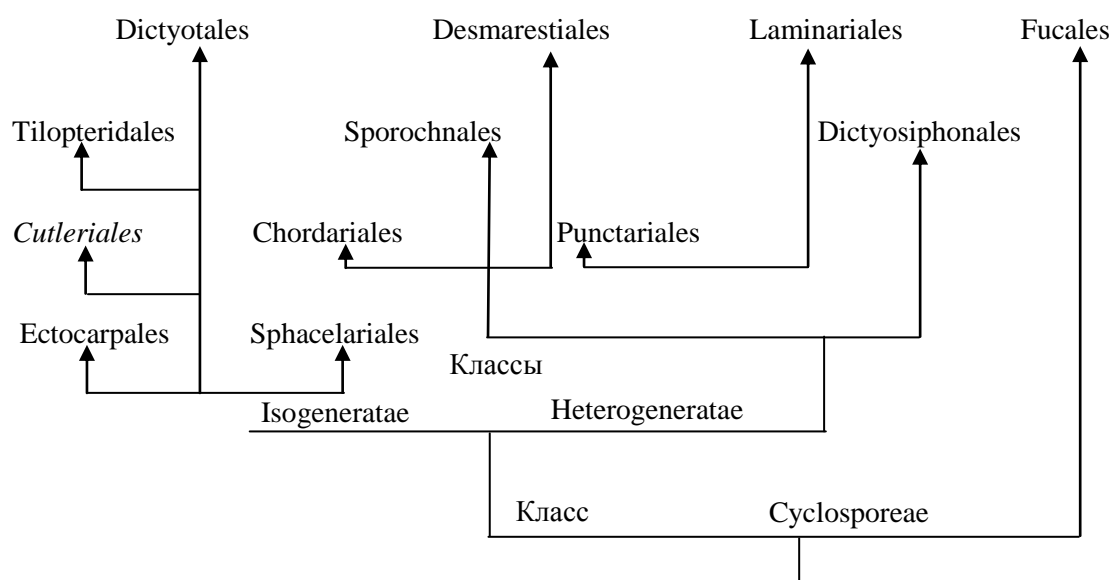


Рис. 1.1. Филогенетическое родство порядков бурых водорослей

У разных авторов для него приводятся разные названия: Cyclosporidae (Tan, Druehl, 1996), Cyclosporeae (Graham, Wilcor, 2000), Cyclosporophyceae (Петров, 1977; Перестенко, 1980; Клочкова, 1996). Весьма обособленное положение циклоспорных водорослей в общей системе Phaeophyta было подтверждено методами молекулярно-генетического анализа, основанного на определении нуклеотидной последовательности в рибосомальных ДНК. В соответствии с полученными результатами местоположение порядка Fucales в филогенетической схеме показано на рис. 1.2.

Таксономический состав порядка Fucales достаточно разнообразный. Он включает шесть семейств и 38 родов, дифференциация которых обычно не вызывает затруднения. Самым многочисленным семейством

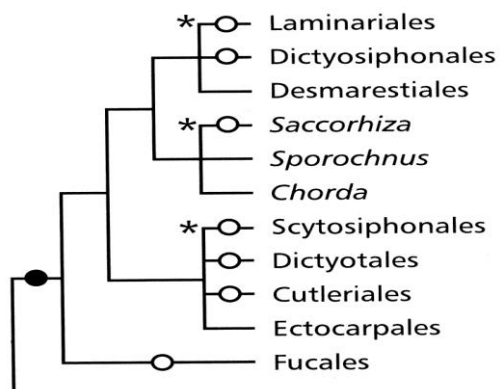


Рис. 1.2. Филогенетическое древо, построенное на основе молекулярно-генетических исследований и показывающее родственные связи бурых водорослей

является Cystoseiraceae (16 родов). Состав семейства Fucaceae менее пестрый, представлен семью родами.

Наибольшее распространение фукусовые водоросли имеют в Южном полушарии. Особенно богата ими альгофлора Новой Зеландии и Австралии, и часть таксонов родового и семейственного уровней являются эндемиками этого района (Clayton, 1984). В Северном полушарии флора порядка относительно богата в тропической и субтропической зонах, к северным широтам она постепенно обедняется таксонами

всех иерархических уровней. В высоко умеренных и арктических широтах, как показывает проведенный нами анализ литературных данных, родовой состав порядка редуцируется до четырех родов: *Ascophyllum*, *Halidrys*, *Cystoseira* и *Fucus*. Систематический состав порядка в полном объеме приведен в табл. 1.1.

Таблица 1.1

Таксономический состав порядка Fucales в водах Мирового океана

Семейства	Роды
Cystoseiraceae	<i>Acrocarpia</i> , <i>Acystis</i> , <i>Bifurcaria</i> , <i>Bifurcariopsis</i> , <i>Carpoglossum</i> , <i>Caulocystis</i> , <i>Coccophora</i> , <i>Cystophora</i> , <i>Cystoseira</i> , <i>Halidrys</i> , <i>Hormophysa</i> , <i>Landsburgia</i> , <i>Myagropsis</i> , <i>Meriodesma</i> , <i>Scaberia</i> , <i>Stolonophora</i>
Fucaceae	<i>Ascophyllum</i> , <i>Fucus</i> , <i>Hesperophycus</i> , <i>Pelvetia</i> , <i>Pelvetiopsis</i> , <i>Xiphophora</i> , <i>Silvetia</i>
Himanthaliaceae	<i>Himanthalia</i>
Hormosiraceae	<i>Hormosira</i>
Sargassaceae	<i>Anthophycus</i> , <i>Carpophyllum</i> , <i>Cladophyllum</i> , <i>Hizikia</i> , <i>Oerstedtia</i> , <i>Sargassum</i> , <i>Turbinaria</i>
Seirococcaceae	<i>Axillariella</i> , <i>Cystosphaera</i> , <i>Marginariella</i> , <i>Phyllospora</i> , <i>Scytothalia</i> , <i>Seirococcus</i>

Северо-западная Пацифика по составу фукусовых водорослей является самым бедным районом Мирового океана. Так, в Беринговом море и у восточной Камчатки встречается только один вид рода *Fucus* *evanescens* (Возжинская, 1965; Толстикова, 1974; Виноградова, 1978; Виноградова и др., 1978; Гусарова, 1987). Флора северных районов Охотского моря включает два вида: *Cystoseira crassipes* и *F. evanescens*. На юге Охотского моря состав порядка обогащается представителями родов *Sargassum*, *Pelvetia*, *Coccophora*. Все эти и другие роды встречаются и в Японском море.

Самыми многочисленными и самыми распространенными в Мировом океане среди фукусовых водорослей являются роды *Cystoseira* и *Sargassum*. Первый только в Средиземном море включает в свой состав 37 видов. Его распространение в России отмечено у берегов Черного моря и на Дальнем Востоке в Японском и Охотском морях (Зинова, 1962; Ковальчук, 1992; Евсева, 1997; Мессинева, 2003; и др.). Местом максимального видового разнообразия второго рода, *Sargassum*, являются субтропические воды Тихого и Атлантического океанов: Желтое море (Петров, 1977), берега Вьетнама (Ле Нгуен Хиеу, 1970), о. Куба (Виноградова, 1975) и многие другие районы. Неприкрепленные формы некоторых представителей рода *Sargassum* у берегов Атлантической Америки, в Саргассовом море, в тропических водах Тихого океана образуют массовые скопления плавающих по поверхности водорослей.

Следует отметить исключительную роль представителей порядка *Fucales* в формировании основной продукции макрофитобентоса. Если в умеренных и особенно высокоумеренных широтах Северного полушария основными продуцентами органики являются ламинариевые водоросли, то в теплых и умеренных водах Северного и в разных широтных зонах Южного полушария эту роль в сообществах донных водорослей играют главным образом фукусовые.

Род *Fucus*, изучению одного из видов которого посвящена настоящая работа, встречается в Арктике и на севере Тихого и Атлантического океанов. По оценкам разных специалистов в него входят не более шести – восьми видов. Различия в определении состава рода вызваны неоднозначным пониманием объема некоторых видов, особенно тех, которые имеют широкие ареалы и демонстрируют большую морфологическую изменчивость. Крайние морфологические формы некоторых полиморфных видов нередко описывались разными учеными в качестве самостоятельных видов, что и приводило к увеличению объема рода.

Говорить о точном видовом составе обсуждаемого рода *Fucus* в настоящее время, по-видимому, рано, поскольку в научной литературе почти одновременно выходят публикации, свидетельствующие о различии точек зрения на валидность некоторых видов, вариететов и форм видов. В одних случаях виды низводятся до форм, в других – формы видов указываются как таксоны видового уровня. Встречаются случаи, когда меняются местами валидные виды и их синонимы. В качестве примера можно привести публикации известных исследователей североамериканской флоры Г.И. Хансен, Р.М. Оклер и С. К. Линдстром. Первая (Hansen, 1980, 1997) считает *F. gardneri* синонимом *F. distichus*, вторые (O' Clair, Lindstrom, 2001) рассматривают *F. distichus* как синоним *F. gardneri*.

Следует упомянуть о том, что в научной литературе в свое время были описаны виды *F. furcatus* Ag. (Agardh, 1820), *F. nitens* Gardn (Gardner, 1922), *F. membranaceus* Gardn (Gardner, 1922), *F. ceranoides* L. (Linnaeus, 1753). Иногда в последующих ревизиях альгофлор районов, где они ранее указывались, их уже не упоминали и относили к синонимам, но позже названия видов, описанных С. Агардом, К. Линнеем, Н.Л. Гарднером, неожиданно вновь появлялись в научной литературе. Так, например, упоминания *F. ceranoides* L. в одних работах встречаются (Powell, 1963; Munda, 1972; Los Petes, 1982), в других работах, вышедших приблизительно в те же сроки и посвященных обзору водорослей тех же районов европейского побережья, этот вид не указывается (Levring, 1977).

Проведенный нами анализ сведений о видах рода *Fucus* позволяет увидеть картину распространения его представителей. Их места обитания в Атлантическом океане за пределами российских морей приведены в табл. 1.2.

Таблица 1.2

Распространение представителей рода *Fucus* в западной Атлантике

Виды	Исландия	Норвегия	Германия	Британия	Франция	Испания	Португалия	Финляндия	Швеция
<i>Fucus spiralis</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Fucus vesiculosus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fucus distichus</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	+
<i>Fucus serratus</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-

Ее анализ показывает, что самым широко распространенным в западной Атлантике видом является *F. vesiculosus*, самым холодноводным видом – *F. distichus*. В приатлантическом секторе Арктики и вдоль арктического российского побережья к указанным выше видам добавляется *F. evanescens*, он единственный встречается в Арктике вплоть до Чукотского моря. Так, у берегов Белого моря он встречается наряду с *F. vesiculosus*, *F. inflatus*, *F. serratus*, *F. distichus*, *Ascophyllum nodosum* (Мейер, 1938; Шошина, 1979; Возжинская и др., 1985; Возжинская и др., 1971; Бек, Потапова, 1986; Михайлова, 2000). У берегов Баренцева моря вместе с ним произрастают *F. vesiculosus*, *F. inflatus*, *F. serratus*, *F. spiralis*, *F. distichus* (Тиховская, 1948; Гринталь, 1965; Перестенко, 1965; Блинова, 1965а, 1965б; Петров, 1965, 1975; и др.). Распространение видов рода в российском секторе Арктики приведено в табл. 1.3.

Таблица 1.3

Распространение рода *Fucus* в российских Арктических водах

Виды	Белое море	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно-Сибирское море	Чукотское море
<i>Fucus spiralis</i>	+	+	–	–	–	–
<i>Fucus vesiculosus</i>	+	+	–	–	–	–
<i>Fucus distichus</i>	+	+	–	–	–	–
<i>Fucus serratus</i>	+	+	–	–	–	–
<i>Fucus evanescens</i>	+	+	+	+	+	+

Из нее видно, что самое широкое распространение среди представителей рода имеет изучаемый нами вид *F. evanescens*. В Тихом океане фукус распространен у Американского и Азиатского побережий. Взгляды на его объем в пацифической части ареала многократно менялись, и трансформация представлений по этому вопросу имеет длительную историю. В начале прошлого века вышла работа Н.Л. Гарднера (Gardner, 1922), посвященная таксономическому обзору рода *Fucus* в американской флоре. В ней приведены описания пяти видов и 48 форм. Большую часть этих форм он описал сам.

При анализе работ, процитированных в табл. 1.4, обнаруживается значительное несовпадение взглядов их авторов. Так, американская исследовательница С.К. Линдстром (Lindstrom, 1977) указывает в своей аннотированной библиографии по водорослям Аляски *F. evanescens*, *F. edentatus*, *F. gardneri* и *F. membranaceus*, в качестве синонимов большинство этих форм уже не упоминалось. Часть видов, описанных Гарднером, поздними авторами была сведена к синонимам атлантических видов или низведена до уровня форм и подвидов (табл. 1.4) *F. distichus*.

Таблица 1.4

Объем рода *Fucus* в водах Северной Америки

Автор, год	Вид	Количество форм
N.L. Gardner, 1922	<i>F. furcatus</i> (Ag.)	13
	<i>F. edentatus</i> (De la Pyl.)	6
	<i>F. nitens</i> (S. and G.)	1
	<i>F. membranaceus</i> (S. and G.)	7
	<i>F. evanescens</i> (Ag.)	21
S.C. Lindstrom, 1977	<i>F. distichus</i> (L.)	1
	<i>F. inflatus</i> (L.)	1
	<i>F. spiralis</i> (L.)	1
H.K. Phinney, 1977	<i>F. distichus</i> (L.)	2
	<i>F. evanescens</i> (Ag.)	3
R.M. O'Clair and S.C. Lindstrom, 2001	<i>F. gardneri</i> Silva	–
G. I. Hansen, 1997	<i>F. distichus</i> (L.)	–

Позднее в совместной публикации с Р.М. О'Клер (O' Clair, Lindstrom, 2001) она указывает *F. distichus* (Linneaus) и *F. evanescens* (Ag.) уже в качестве синонима *F. gardneri* (Sivla). В то же самое время канадский ученый Х.К. Финней (Phinney, 1977) рассматривал *F. furcatus* как синоним *F. distichus*, а *F. Gardneri* как синоним *F. evanescens*.

Представления об объеме рода *Fucus* в азиатской части Пацифики также менялись. Это видно из табл. 1.5. После работ Ю.Е. Петрова (1975, 1977 и др.) общепринятой стала точка зрения о том, что в дальневосточных морях обитает только один весьма полиморфный представитель рода *F. evanescens*.

Таблица 1.5

**Синонимы *Fucus evanescens*, указывавшиеся
в дальневосточных морях России разными исследователями**

Автор	Год опубликования работы	Название вида
Зинова А.Д.	1959, 1970	<i>F. filiformis</i> Gmel.
Возжинская В.Б.	1965	<i>F. filiformis</i> Gmel.
Зинова Е.С.	1930, 1954	<i>F. inflannus</i> Vahl.
Ушаков П.В.	1953	<i>F. inflannus</i> Vahl.
Кусакин О.Г.	1961	<i>F. inflannus</i> Vahl.
Михайлова Т.А.	1959	<i>F. inflannus</i> Vahl.

Трудности в диагностике видов рода определяются тем, что, как выяснилось в ходе цитологических исследований, образцы всех изученных видов имеют одинаковый набор хромосом: 32 в гаплоидных клетках и 64 в диплоидных. Уже одно это предполагает возможность их гибридизации. О наличии межвидовых гибридных форм фукуса писал еще Т.Д. Стомпс (Stomps, 1911). Он полагал, что наилучшим местом их появления являются свободные от гидробионтов и подвергающиеся реколонизации участки каменистого и скалистого дна и участки побережья, расположенные в эстуарных зонах.

Анализируя информацию, собранную нами по роду *Fucus* и виду *F. evanescens*, можно согласиться с мнением Г.Т. Повелла, который, заканчивая свой обзор по данному роду, писал: «...следует признать одну из двух точек зрения: либо исследователи имеют дело с одним весьма полиморфным видом, либо род представлен множеством видов, однако с помощью морфологических методов дифференцировать их достаточно сложно, решение этого вопроса – дело будущего» (Powell, 1963).

В настоящее время, как упоминалось выше, для диагностики водорослей широко используются методы молекулярно-генетического анализа. Однако в цикле этих исследований роду *Fucus* и виду *F. evanescens* до сих пор не уделено должного внимания. Поэтому мы в своей работе придерживаемся мнения Петрова и считаем, что на российском Дальнем Востоке обитает только указанный выше вид.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основными факторами, влияющими на рост и развитие водорослей, являются температура, длина дня, общее количество фотосинтетически активной радиации (ФАР), гидрологический и гидрохимический режим, главным образом концентрация биогенов и ионный состав воды, обуславливающий ее рН и соленость среды. Гидрологический режим складывается из многих составляющих, но для водорослей, как известно, большое значение имеют гидродинамические факторы, такие как прибойность и волнение (Петров, 1975; Хайлов, Парчевский, 1983; South, Wittick, 1987; Bolton, Lüning, 1982; Sjøtun, Fredriksen, 1995; Gerard, Du Bois, 1988; и др.).

Успех жизнедеятельности литоральных водорослей в огромной степени определяется ритмикой и высотой приливов и отливов, ледовым режимом, опреснением прибрежных вод. Большое влияние на вегетацию водорослей в осушной зоне оказывает также уровень жесткого ультрафиолетового излучения (Макаров, 1999). В районах с выраженным антропогенным загрязнением на развитие водорослей большое влияние оказывают также загрязняющие вещества, которые, как известно, в наибольшей степени концентрируются в контактных зонах (вода – воздух, вода – земля), к которым принадлежит и литоральная зона шельфа.

Особенности гидрологии и гидрохимии прибрежных районов в первую очередь определяются климатом, макрорельефом и общей гидрологической обстановкой. С этой точки зрения прикамчатские воды изучены достаточно полно (Богданов, 2000; Мелекесцев, 1966; Кацыка, 1966; Кондратюк, 1974; и др.). Регулярные гидрологические исследования у юго-восточной Камчатки ведутся относительно регулярно с 1931 г. – года образования в Петропавловске-Камчатском Камчатской морской станции Государственного гидрологического института гидрометслужбы (Спасский, 1961). Эти и другие данные были использованы нами при составлении краткой физико-географической характеристики района исследований.

Условия обитания водорослей в Авачинской губе, где был собран основной сезонный материал, описаны более подробно. При этом наряду с литературными данными ниже мы проводим результаты анализа ритмики приливно-отливных колебаний. Для проведения этого анализа мы использовали таблицы приливов и отливов гидрометслужбы за 1999 г. Этот год был выбран в связи с тем, что в ходе своего исследования именно для него мы получили наиболее полные данные. По этим таблицам для шести месяцев года, в течение которых производился сбор материала (май – октябрь), были составлены графики приливно-отливных колебаний, привязанные к определенным датам. Далее на основе выполненных нами расчетов было определено время экспозиции водорослей в воздушной среде.

Периоды осушения и увлажнения водорослей мы выразили в часах и продолжительность солнечного воздействия представили ниже в графической форме. Полученные в ходе этих расчетов данные мы использовали для интерпретации результатов изучения *F. evanescens* и объяснения стратегии его сезонного роста и размножения.

Полуостров Камчатка омывается с западной стороны Охотским морем, с восточной – Беринговым и водами Тихого океана. В Берингово море с юга проникает теплое течение Курасио, образуя Тихоокеанское течение. В северной части Берингова моря оно, смешиваясь с холодными водными массами, охлаждается и, изменяя направление движения, формируют Камчатское течение, несущее свои воды вдоль полуострова в южном направлении. В целом следует отметить, что климат у восточного побережья полуострова теплее, чем у западного. Это обусловлено более частыми циклонами, несущими сравнительно теплый воздух с Тихого океана.

Берега восточной Камчатки относят к типу абразионно-бухтовых. Береговая зона открытых бухт представлена низкими террасами, встречаются фиордовые бухты. Климат восточной Камчатки умеренный, в северной части – холодный. Для этого района характерна летняя повторяемость северных ветров, которая составляет 26–45%. Средние месячные скорости ветра летом достигают 4–7 м/с, зимой – 7–10 м/с. Они вызывают частые волнения, и средняя продолжительность штормов летом обычно составляет 5–7 ч.

Средняя годовая температура воздуха у восточной Камчатки изменяется от –2 до –3°C на севере до 1–3°C на юге. При этом в зимнее время у восточного берега температура воздуха составляет в среднем 7–9°C ниже нуля, а в летнее время – 10–11°C тепла. Холодный период на северо-востоке длится 200–225, на юго-востоке – 160–185 дней. Количество осадков колеблется от 400 на севере до 1200 мм на юге (Кацыка, 1966). Годовое количество осадков составляет 500–1500 мм, число дней с осадками варьирует в пределах 140–210, пасмурных – от 175 до 235.

Общая продолжительность выпадения осадков за год составляет 1500–1650 ч. В холодный период осадки сопровождаются штормовыми ветрами и ураганами. Выпадение осадков связано с облачностью. Количество и характер облачности определяется циркуляционными процессами на юге полуострова и в прилегающих акваториях. Наиболее пасмурным временем года является период с мая по сентябрь. Наибольшее количество ясных дней отмечено в декабре, наименьшее – в июне (Кондратюк, 1974).

Для климата полуострова характерны сильные туманы. По разным данным количество туманных дней составляет 25–35 за год. Наиболее благоприятные условия для их развития создаются в теплый период (с мая по сентябрь). В этот период количество туманных дней составляет пять–шесть за месяц. В зимнее время их намного меньше –

не более одного дня за месяц. Чаще всего туманы образуются при температуре воздуха 4–9°C.

Температура прибрежных вод у восточной Камчатки, как и температура воздуха, характеризуется значительными меридиональными изменениями, и в южной части района в поверхностном слое в зимнее время она составляет 1–3°C. Северная часть района в это время бывает покрыта льдом, и у его кромки температура составляет в среднем –1°C. В период с мая по сентябрь среднемесячная температура поверхностного слоя воды колеблется в пределах 0,5–13,3°C.

Повторяемость волнений в открытой части моря с ноября по март составляет 40–45%. Максимальная высота волн в это время достигает 12 м в высоту и 250–300 м в длину. В апреле – мае интенсивность волнения ослабевает, и ее повторяемость составляет 25–35%. В эти месяцы максимальная высота волн снижается до 8–11 м и составляет в среднем 4 м. С июня по август повторяемость волнений уменьшается до 15–20%. Преобладают волны до 2 м высотой, только в отдельных случаях они достигают 5–7 м. С сентября опять наблюдается усиление волнений. Их повторяемость колеблется от 25 до 35%.

У восточного берега Камчатки возможны высокие приливы. В некоторых районах они достигают 3 м. При этом скорости приливно-отливных течений вблизи берегов и в проливах достигают 1–2 м/с (Максимова, 1966). Наиболее сильное волнение наблюдается в зимнее время.

Авачинский залив, в котором были проведены основные исследования, находится у юго-восточного побережья Камчатки. Его южным входным мысом является м. Поворотный (52°19' с. ш., 158°33' в. д.), а северным – м. Шипунский (53°06' с. ш., 160°02' в. д.). Побережье залива слабо изрезано. Между редкими неглубокими бухтами тянется узкая прерывистая рифовая полоса. Вдоль всего его побережья отмечены большая приглубость дна и резкое падение глубины до 20 м на расстоянии 0,4–0,7 км от береговой кромки. Однако литоральная зона шельфа в этом районе относительно пологая, что наряду с дробностью микро-рельефа способствует образованию обширных фукусовых поселений.

Климат в этом районе мягкий. Теплый период длится с мая по октябрь. Летом в Авачинском заливе преобладают ветры южных направлений, а в остальные сезоны – северных. Для этого района характерны обильные туманы и низкая облачность. Юго-восточный берег Камчатки находится в сфере действия муссонов, во многом формирующих гидродинамический режим прибрежных вод. Летом за счет преобладания относительно слабых морских ветров муссонного характера волна и прибой невелики.

Прибрежные воды залива находятся под заметным влиянием холодного Камчатского течения, но на его гидрологический режим оказывает также воздействие теплое течение Курасио. Ледовый режим

у юго-восточных берегов полуострова менее суровый, чем на севере. Ледовый припай наблюдается здесь с декабря по март.

Основным местом проведения исследований в Авачинском заливе, как уже говорилось выше, были Авачинская губа и б. Вилючинская, расположенные в его центральной части и представляющие собой глубоко врезанные в материк бухты фиордового типа с приглубым дном. На большей части побережья этих бухт развиты жесткие грунты: скалы, глыбово-валунные и каменистые, галечные россыпи. Гидрологический режим акваторий достаточно схож, при этом б. Вилючинская остается относительно чистой.

Авачинская губа – самая крупная бухта камчатского побережья. Ее длина по меридиану составляет 24 км, ширина по параллели 12 км. Общая площадь поверхности водного зеркала в зависимости от фазы прилива – отлива составляет от 230 до 208 км², объем – около 3,8 км³. Средняя глубина губы 18 м, максимальная 28 м. Преобладающими являются глубины 15–25 м; они составляют 70% от всей площади. Мелководье наблюдается только в приустьевых районах рек Авача и Паратунка. Авачинская губа соединена с заливом так называемым горлом. Его длина около 8 км, средняя ширина около 3 км. Глубина в горле меньше, чем в самой губе – от 10 до 16 м (Клочкова, Березовская, 2001).

Берега Авачинской губы имеют горный характер вулканического происхождения с обрывистыми склонами, на северо-западе она ограничена пологой болотистой равниной. По склонам восточного побережья раскинулся г. Петропавловск-Камчатский. Вплотную к берегу подступает гряда сопок: Мишенная, Красная, Сапун-гора, Петровская, Веха-гора и др. (Кондратюк, 1974).

Климатические особенности описываемого района определяются общей климатической ситуацией у юго-восточной Камчатки. Гидрология и гидрохимия губы имеют свои неповторимые особенности в силу своеобразного рельефа и обильного поступления в акваторию пресных вод. Характер течений определяется влиянием приливов и отливов, вследствие чего суммарные течения периодически меняют свою направленность и скорость. Другие факторы (ветер, стонно-нагонные явления) в формировании течений играют подчиненную роль.

Фенологическое развитие фукуса во многом определяется ритмом осушения слоевищ и воздействия на них воздушной среды. Приливы в Авачинской губе имеют неправильный полусуточный характер с продолжительным стоянием полных вод при их небольшом колебании по высоте.

При минимальном склонении Луны наблюдаются две полные и две малые воды в сутки, причем весной и осенью высота двух смежных полных и малых вод практически одинакова, т. е. выполняется правильный полусуточный ход приливов. Зимой и летом наблюдается

большое суточное неравенство высот соседних полных вод, причем амплитуда при этом мала, не превышает 80–85 см (Березовская, 1999).

По мере увеличения склонения Луны быстро растут суточные неравенства в высотах смежных вод, приливы становятся суточными с одной полной и одной малой водой.

Продолжительность стояния малой воды небольшая, а полных вод с незначительными колебаниями по высоте – до 14 ч. Амплитуда прилива при этом наибольшая и достигает 160–180 см. Уменьшение амплитуды прилива при изменении склонения Луны происходит в основном за счет высоты малых вод.

Высота приливов наибольшая в апреле – июне. В июле она уже меньше, чем весной. Разница между сизигийными и квадратурными высотами в весенне-летнее время резко выражена (рис. 2.1).

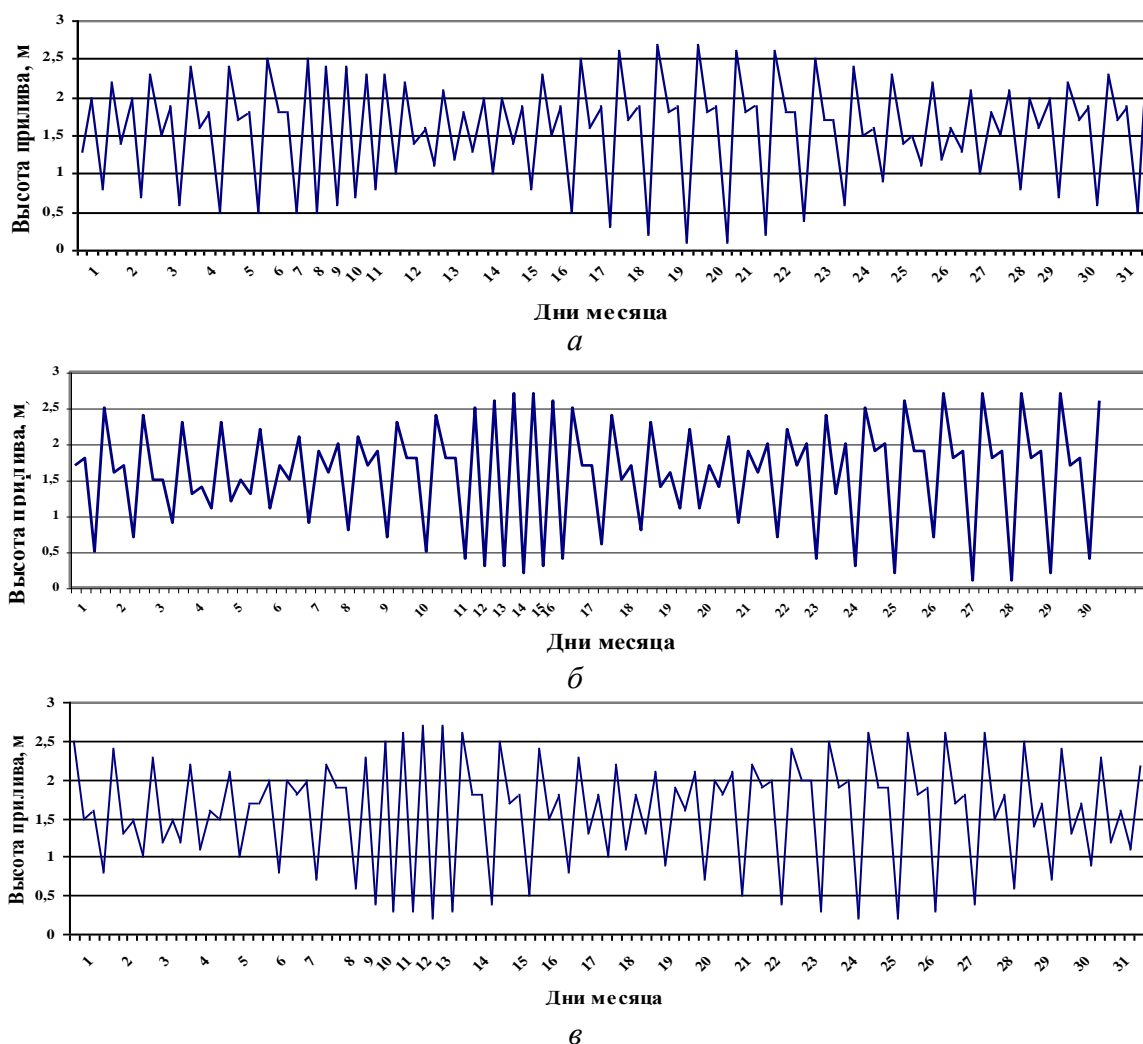
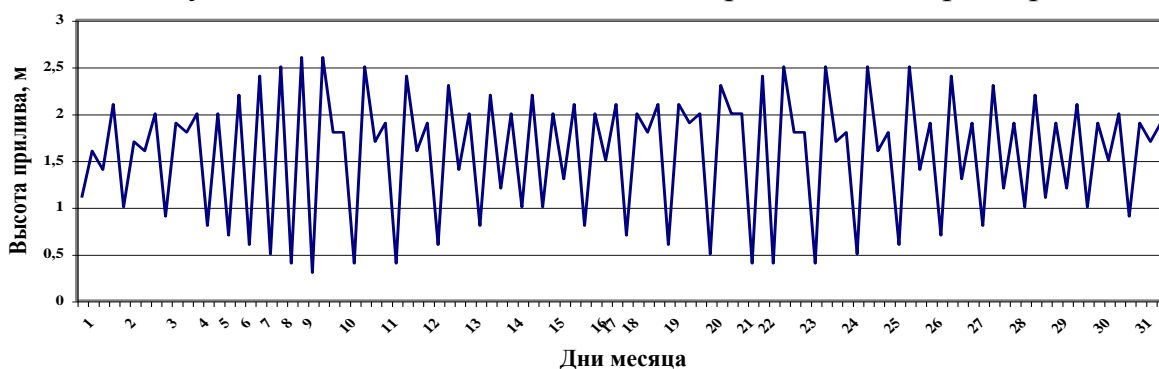


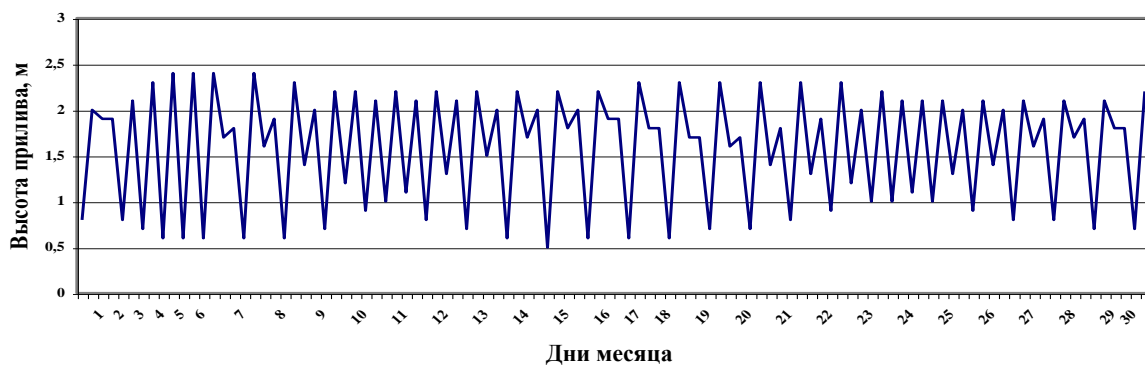
Рис. 2.1. Высота приливо-отливных колебаний в мае (а), июне (б) и июле (в) 1999 года

Почти во все периоды сизигийных циклов максимальные отливы приходятся на утренние и дневные часы и не доходят до нуля глубины только на 20–30 см.

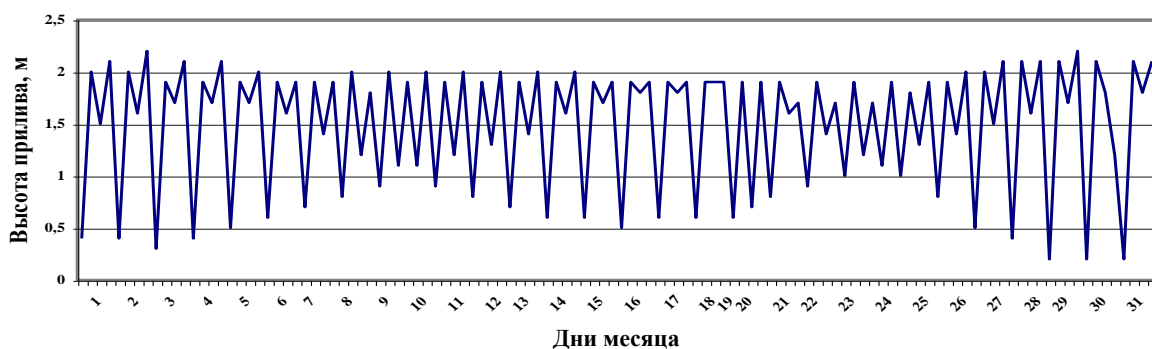
С августа по октябрь ритмика приливно-отливных колебаний становится иной (рис. 2.2) и периоды больших сизигийных отливов перемещаются на послеобеденное и вечернее время, а осенью – на ночные часы. В результате в теплое время года, в период с максимальной длиной дня, литоральная биота испытывает самое сильное иссушение, опресняющее воздействие дождей и туманов и стрессовое воздействие интенсивной ультрафиолетовой радиации. Ритмы приливно-отливных колебаний у восточной Камчатки имеют неправильный характер.



a



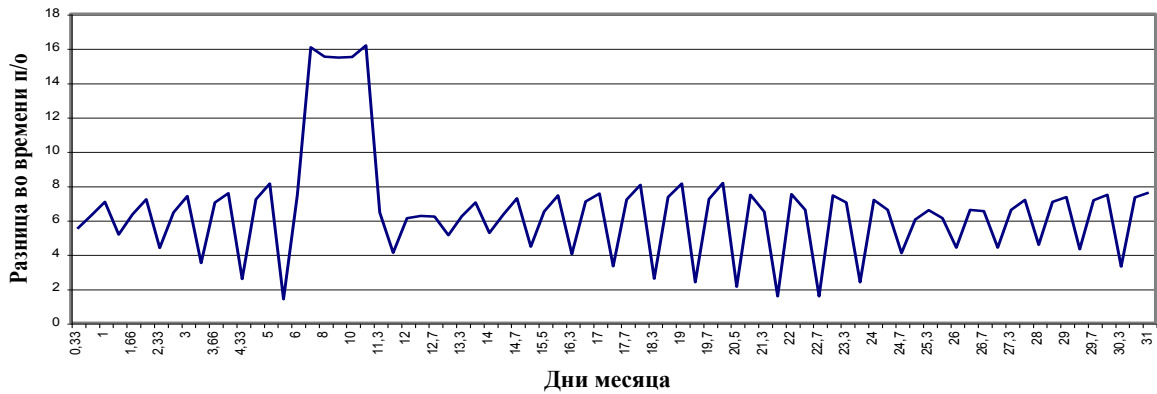
б



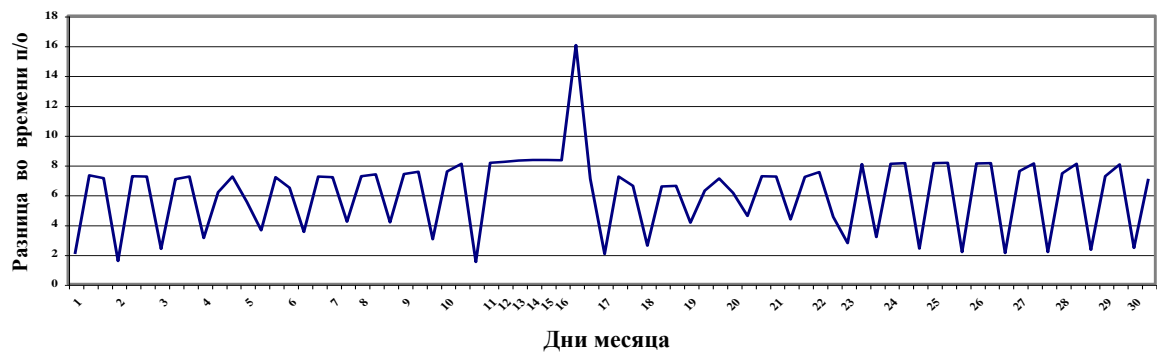
в

Рис. 2.2. Высота приливно-отливных колебаний в августе (а), сентябре (б) и октябре (в) 1999 года

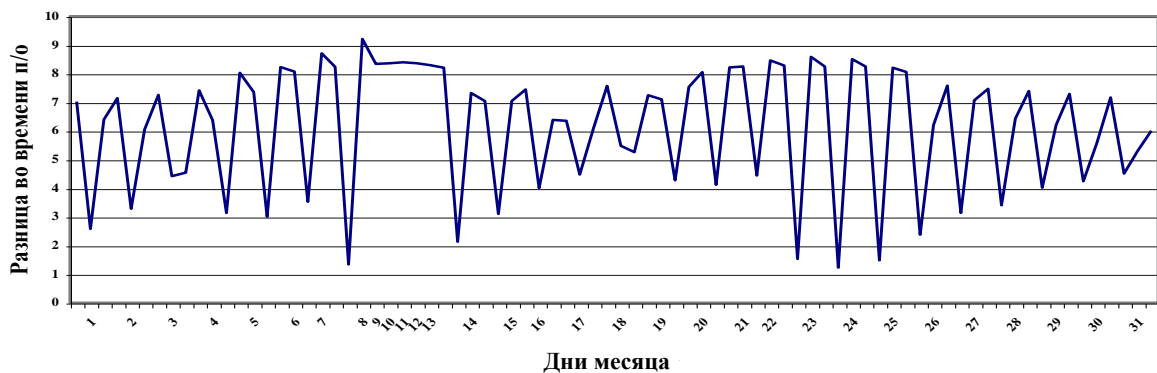
Периоды аритмии (рис. 2.3, 2.4) наблюдаются ежемесячно и имеют разную продолжительность.



а



б



в

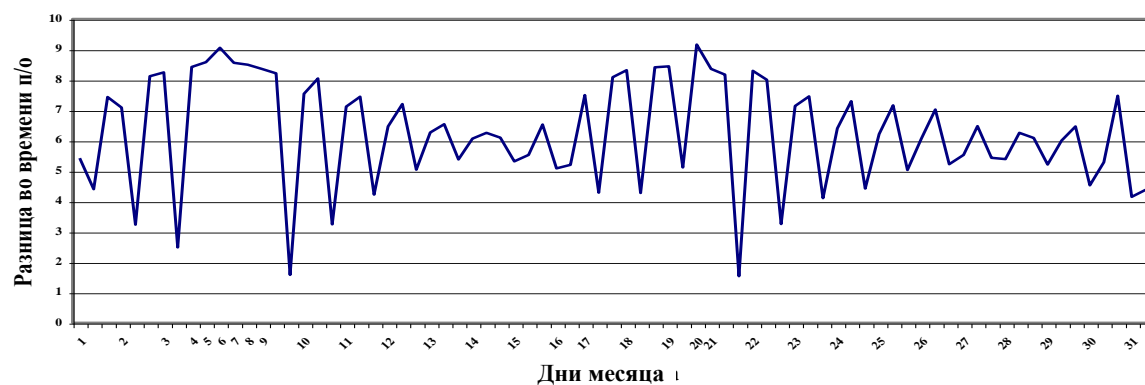
Рис. 2.3. Разница во времени (ч) между приливо-отливными колебаниями (п/о) в мае (а), июне (б) и июле (в) 1999 года

В 1999 г. состояние малой воды в Авачинской губе наблюдалось в первой декаде мая в течение 16 ч, тогда как в среднем этот период занимает 5–6 ч.

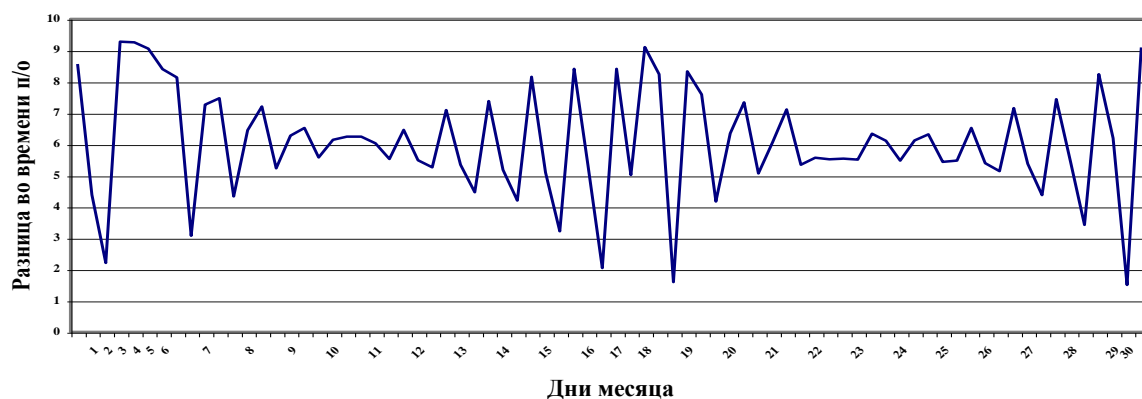
В июне подобная ситуация возникла в середине месяца, и период иссушения литоральной биоты продолжался тоже 16 ч. Время между периодами майского и июньского длительного иссушения составило более 30 дней.

В июле наиболее длительное иссушение продолжалось только около 10 ч, отмечалось в конце первой декады и наступило через

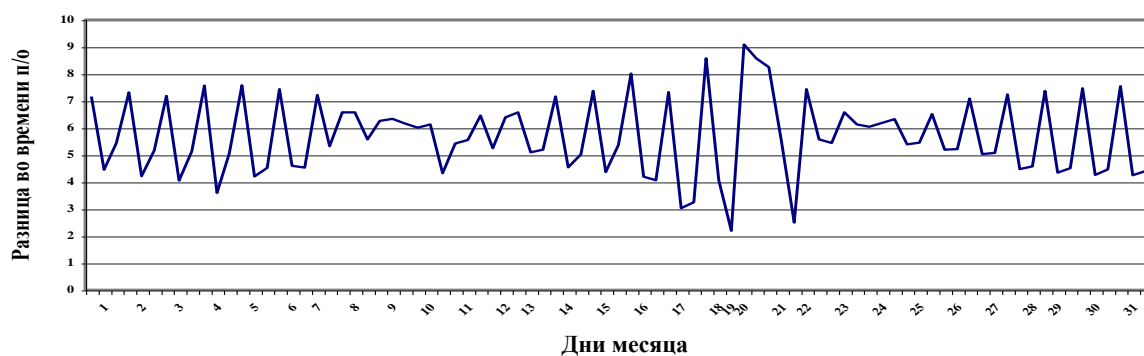
21 день после июньского длительного иссушения. В последующие месяцы периоды длительного иссушения продолжались не более 9–10 ч, но их повторяемость возросла. Как это видно из рис. 2.4, время длительного стояния низкой воды в августе и сентябре наблюдается почти через каждые 10 сут. В октябре оно происходило однажды – 20 числа.



а



б



в

Рис. 2.4. Разница во времени (ч) между приливно-отливными колебаниями (п/о) в августе (а), сентябре (б) и октябре (в) 1999 года

Сопоставление рис. 2.1 и 2.3, как и 2.2 и 2.4, показывает, что периоды длительного иссушения приходятся на циклы сизигийных отливов.

Ритмика приливов тесно связана и обуславливает температурный режим прибрежных вод. В Авачинской губе наибольшая температура

воды в поверхностном слое наблюдается в июле – августе и составляет 11–13°C. С сентября начинается его постепенное охлаждение, и минимума, минусовой температуры 1–2°C, вода достигает в феврале (Березовская, 2001).

Припайный лед в губе в разные годы появляется с ноября по декабрь. Сплошной ледовый покров образуется лишь местами и существует до начала апреля. Позже приливными течениями с возрастающей амплитудой колебаний его нижние слои льда размываются, а верхние тают и крошатся. В мае ледовый припай полностью исчезает. Таким образом, в холодную половину года литоральная зона четыре – пять месяцев бывает покрыта ледовым панцирем.

Гидрохимический режим оказывает не менее значимое влияние на жизнедеятельность морских организмов (Хайлов, 1964). Развитие водорослей во многом определяется содержанием в воде органических и минеральных веществ. Оно в губе неодинаково в разные сезоны года и на разной глубине. Важнейшими из биогенных веществ для макрофитов являются нитратный азот и минеральный фосфор. Их содержание в водоемах непостоянно и определяется процессами поступления и потребления, что, безусловно, оказывает непосредственное влияние на рост и развитие фукусов.

Содержание нитратного азота в воде Авачинской губы колеблется в очень широких пределах – от 18,50 мкг-атом/л до аналитического нуля. Максимальные его концентрации наблюдаются в основном в поверхностном слое внутренней части губы. На глубине 10 м она падает, а у самого дна вновь увеличивается. Максимальные ее значения в поверхностном слое воды Авачинской губы наблюдаются весной и поздней осенью. Таким образом, концентрация нитратного азота в Авачинском заливе резко повышается два раза в год – в июне и в конце осени.

С протеканием биологических процессов тесно связан круговорот в воде минерального фосфора. Его концентрация в поверхностном слое воды составляет 0,16–4 мкг-атом/л. В соответствии с данными В.А. Березовской (1999) в весенне-летнее время его концентрация в акватории губы растет. К концу лета она уменьшается и становится минимальной в сентябре, а к концу осени вновь возрастает и в ноябре достигает максимальных значений как во внутренней части губы, так и в Авачинском заливе. Таким образом, сезонная динамика изменений концентраций нитратного азота и минерального фосфора в поверхностных прибрежных водах во многом совпадает. Эти изменения влияют на ряд физиологических процессов *F. evanescens*.

Соленость воды является еще одной важной характеристикой гидрохимического режима водоема. Она определяется главным образом осадками и испарением, стоком талых вод и процессами перемешивания, водообменом с Авачинским заливом, а также стоком впадающих

в Авачинскую губу рек Авача и Паратунка. Зимой на соленость влияют процессы льдообразования и ледотаяния. По акватории губы соленость увеличивается с северо-запада на юго-восток, достигая максимальных значений у выхода в залив. Наиболее распреснены воды в северо-западной, южной и юго-западной части губы. По мере удаления от устьев рек распреснение ослабевает, но даже у м. Угловой соленость значительно ниже, чем у противоположного восточного берега горла.

Годовой ход изменения солености воды в губе довольно значителен. Уменьшение солености начинается в апреле из-за увеличения берегового стока. Ее минимальные значения наблюдаются в июле и держатся на низком уровне до сентября. В осенние месяцы соленость начинает повышаться. Образование ледового покрова в зимние месяцы еще больше повышает соленость, и в январе она достигает своих максимальных значений. В этот же период происходит ее нивелирование по всей толще воды.

На развитие водорослей оказывают существенное воздействие и другие параметры гидрохимического режима. В более полном виде их сезонные изменения в Авачинской губе описываются в работах В.А. Березовской (1988, 1999, 2002).

В последние десятилетия все более возрастающее влияние на гидрохимический режим Авачинской губы оказывает антропогенное загрязнение. Здесь расположены морской, рыбный и торговый порты, предприятия тяжелой промышленности, рыбоперерабатывающие и другие производства г. Петропавловска-Камчатского. В губу в большом объеме поступают неочищенные антропогенные стоки.

Разнообразие загрязняющих веществ, их сезонное и пространственное распределение описаны разными исследователями (Зенин, Березовская, 1984; Березовская, Клочкова, 1998; Ефименко, 1998; Копылов, Павлова, 1998; и др.), и последующее описание загрязнения разных районов побережья основано на данных этих авторов.

Акватория Авачинской губы является естественным приемником стоков Петропавловско-Елизовско-Виллючинской городской агломерации. В нее ежегодно сбрасывается почти 30 млн м³ в год неочищенных вод. Промышленному и хозяйственно-бытовому загрязнению подвержено практически все юго-восточное и часть восточного побережий.

В б. Моховая, которая служила одним из полигонов для сезонных сборов проб водорослей, выходят стоки Базы океанического рыболовства, предприятия «Рыбокон», базы Рыбхолодфлота, а также канализационные стоки от жилмассива и городских производств. В настоящее время общее количество канализационных стоков только в одну эту бухту достигает шести.

У м. Сероглазка в акваторию губы выходит глубоководный выпуск очищенных аэрированных вод. Их воздействие на качество морской сре-

ды и биоту близлежащего участка побережья весьма положительно. В б. Сероглазка выходят стоки (с разной степенью очистки и неочищенные) колхоза им. В.И. Ленина, Межколхозного объединения «Акрос», УПТОК ПГО «Камчатгеология» и др. Основным загрязнителем этой бухты является рыболовецкий колхоз. Комплекс принадлежащих ему объектов и инженерных сооружений тянется вдоль побережья почти на 1 км. Этот участок принимает около 1/8 общегородского стока. Столь высокий антропогенный пресс он испытывает уже более 20 лет.

Побережье, расположенное от причалов КМПО «Акрос» до Судоремзавода, подвержено меньшему воздействию загрязнения. Здесь располагаются только частные лодочные гаражи, не вносящие существенных изменений в окружающую среду. Участок побережья, примыкающий к СРМЗ, представляет собой дамбу обвалования, отсыпанную для расширения территории завода. Один из четырех карманов дамбы в 1990 г. был заполнен жидкой пульпой, представлявшей собой грунты, поднятые со дна Култучного озера. В этом районе до сих пор продолжается вымывание мелкодисперсных фракций ила из карманов дамбы.

Участок побережья СРМЗ – м. Сигнальный – принимает, пожалуй, максимальное количество стоков в расчете на единицу длины берега, причем не только из канализационных выпусков, расположенных на территории завода и у подножия сопки Никольская, но и из ручья, вытекающего из Култучного озера, которое до сих пор выполняет роль приемника и естественного отстойника канализационных стоков от центральной части города.

Основными загрязнителями Авачинской губы являются нефтепродукты, СПАВ, фенолы и биогенные вещества. До 90-х гг. концентрация нефтепродуктов в воде оставалась примерно одинаковой и составляла в среднем 9–14 ПДК. В последние годы количество нефтепродуктов, загрязняющих Авачинскую губу, уменьшилось. Их средняя концентрация в 1994–1997 гг. составила в среднем 0,17 мг/л (чуть более 3 ПДК), или около 700 т по всей акватории (Березовская, 1999).

Наибольшее загрязнение нефтепродуктами наблюдается у северо-восточного берега: в районе морского порта и в б. Сероглазка. По остальной акватории губы нефтепродукты распределяются относительно равномерно, так как приливно-отливные течения и ветер разносят их по всей ее поверхности.

Детергенты (СПАВ) попадают в губу главным образом с бытовыми стоками. Наиболее загрязнен ими участок берега между б. Сероглазка и м. Сигнальный. Максимальные их концентрации наблюдаются в губе в летне-осенние месяцы. Весной и зимой они уменьшаются.

Фенолы относятся к наиболее вредным веществам, оказывающим выраженное воздействие на морские организмы при концентрации

0,02 мг/л (Вербина, 1980; Ерохин, Карнаухов, 1981). Их концентрация в Авачинской губе в последнее десятилетие изменялась от нуля до 0,09 мг/л (90 ПДК) при среднем значении 0,01 мг/л (10 ПДК). В 1995–1997 гг. она, как и концентрация нефтепродуктов, уменьшилась и составляла в среднем 0,003–0,006 мг/л (3–6 ПДК).

Наибольшее загрязнение акватории фенолами наблюдается у восточного берега, куда поступают промышленные и хозяйственно-бытовые сточные воды города. В центре губы содержание фенолов уменьшается, а у западного берега и на приустьевых участках возрастает из-за выноса фенолов реками Авача и Паратунка. Общее содержание фенолов в Авачинской губе в последние годы колеблется от 12 до 23 т и в среднем составляет около 15 т (Березовская, Клочкова, 2000).

Кроме органического загрязнения прибрежные воды и донные осадки Авачинской губы содержат тяжелые металлы. Основными загрязнителями являются такие тяжелые металлы, как ртуть, свинец, кадмий, цинк, хром и медь. Их накопление бурой водорослью *Laminaria bongardiana* описано в работе Н.Г. Клочковой, В.А. Березовской (2001). Оно свидетельствует о сильном загрязнении выбранных нами для исследования полигонов, в частности б. Сероглазка – свинцом, медью и хромом, б. Моховая – свинцом и медью, а район СРМЗ – свинцом. Умеренное загрязнение осадков наблюдается в бухтах Завойко и Моховая. Участки с повышенным загрязнением, от 6 до 12 раз выше фона, почти целиком располагаются в верхних отделах шельфа и характерны для районов морского порта, СРМЗ и некоторых других. Высоко загрязненные осадки зарегистрированы в бухтах Раковая и Сероглазка. Загрязнение водной толщи тяжелыми металлами является достаточно высоким и весьма изменчивым из-за высокой подвижности вод (данные УКГМС, 1999, 2000).

ГЛАВА 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОРГАНИЗАЦИИ, РАЗВИТИЯ, ВОСПРОИЗВОДСТВА ВИДА *F. EVANESCENS* И ДРУГИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *FUCUS*

Вид *F. evanescens* был описан С. Агардом (Agardh, 1820) в его известной работе «Species Algarum» еще в начале позапрошлого века. В качестве типовых образцов для этого вида послужили растения, собранные в 1816 г. А.П. Шамиссо у Камчатки во время его путешествия вдоль Азиатского и Американского континентов. Позже известный русский исследователь Ф.И. Рупрехт, ссылаясь на те же образцы из гербария А.П. Шамиссо, признал валидность описанного Агардом вида и указал его в своей работе (Постельс, Рупрехт, 1840; Ruprecht, 1851). Позже *F. evanescens* упоминался в научной литературе, посвященной российскому Дальнему Востоку, более 70 раз. Все ссылки на эти работы приводятся в библиографических сводках Н.Г. Клочковой (Клочкова, 1976, 1994; Klochkova, 1998; Клочкова, Березовская, 1998).

Анализ работ, включающих сведения о *F. evanescens*, показывает, что в большинстве из них *F. evanescens* или его синонимы упоминаются, главным образом, в списках дальневосточных альгофлор (Зинова, 1959; Виноградова и др., 1978). Иногда в них содержатся данные по биомассе, распределению, ценотической роли фукуса (Щапова и др., 1957; Возжинская, 1964, 1974, 1996 и др.; Блинова, 1968б; Клочкова, 1996; и др.) а также приводится состав сопутствующих видов беспозвоночных и водорослей (Кусакин, 1961; Кудряшов и др., 1976; Тараканова, 1978; Кусакин, Иванова, 1978, 1995). Несмотря на большое количество упоминаний фукуса в альгологической литературе по Дальнему Востоку, для него практически отсутствуют сведения о биологии развития, структуре популяций, воздействии среды обитания на процессы развития растений и др. Морфологический диагноз и описание анатомического строения также нуждаются в серьезном дополнении.

Состояние изученности других представителей рода является более полным, благодаря исследованиям, проведенным в Белом и Баренцевом морях русскими исследователями (Тиховская, 1948; Кузнецов, 1948; Шошина, 1979; Возжинская, 1996; Макаров, 1999; и др.) и в других районах Атлантики зарубежными учеными (Powell, 1963; Clayton, 1984; и др.).

Представленный ниже очерк морфолого-анатомической организации, размножения, развития и распространения *F. evanescens* в дальневосточной части ареала основан на результатах собственных исследований и дополнен литературными данными. При описании особенностей сезонного развития фукусов привлекались данные, полученные нами при изучении *F. evanescens* в Авачинской губе.

Среди фукусовых водорослей представители рода *Fucus* характеризуются наиболее примитивной морфологией. Они представляют собой

многократно дихотомически разветвленные кустики, прикрепляющиеся к грунту небольшой дисковидной подошвой. Их длина не превышает 80 см и достигает в среднем 15–35 см. Длина дихотомических ветвей обычно не превышает 2,5–3 см. Черешковая часть слоевища обычно вальковатая, до 3 мм в поперечнике. Боковые дихотомические ветви уплощенные, до 6 мм ширины, с центральной выпуклой или плоской хорошо выраженной жилкой, ровными или зубчатыми краями. У всех представителей рода на верхушках побегов развиваются особые фертильные образования, называемые рецептакулами. Они простые или разветвленные, слегка раздутые, до 4 см длины. В местах ветвлений у некоторых фукусов (*F. vesiculosus*) имеются удлиненно-овальные пузыри, выступающие с обеих сторон ветви, превосходящие ее по ширине.

Развитие слоевища у представителей рода протекает следующим образом. Оплодотворенная яйцеклетка после краткого периода покоя начинает свой рост и дает многоклеточные проростки (рис. 3.1, а). Оплодотворение яйцеклеток у фукусов происходит в летний период. Тогда же начинается развитие зиготы, и к концу первого года вегетации, до того как литоральная зона шельфа покроется ледовым припаем, из нее формируется проросток до 1–1,5 см высоты. Таким он уходит под зиму. У части растений на верхней части проростка появляется хорошо заметная выемка и уже намечается первое дихотомическое разветвление.

Летом следующего года у таких растений образуются отчетливо выраженные дихотомические ветви и намечается новое дихотомическое ветвление (рис. 3.1, б).



Рис. 3.1. Полярные прорастающие зиготы фукуса (а); проростки слоевищ фукуса первого года жизни с уже сформировавшимися дихотомическими верхушками и без них. Растения развиваются среди домиков усконового рачка рода *Chthamalus dallii* (б)

В середине второго вегетационного сезона у фукуса формируется вторая дихотомия, как это показано на рисунке 3.2, а. На третьем году жизни на некоторых ветвях уже начнется формирование генеративных структур (рис. 3.2, б).

Внутренняя организация вегетативной части таллома у фукуса достаточно сложная. В целом водорослям-макрофитам не свойственно тканевое строение, и у большинства их них в основе внутренней организации лежит разветвленная нить при одноосевом типе строения или разветвленные нити при многоосевом, фонтанном типе развития. Всем фукусовым свойствен одноосевой верхушечный тип роста, который осуществляется благодаря одной верхушечной меристематической клетке, имеющей вид четырехгранной усеченной пирамиды (Fritsch, 1945; Jensen, 1974).



Рис. 3.2. *Fucus evanescens* второго года жизни в июле (бухта Тихирка) (а); фертильное растение третьего года жизни в том же районе побережья (б)

Взрослые растения фукусов характеризуются сложной дифференциацией клеток. Они имеют многоклеточный коровой слой, хорошо развитый промежуточный или подкоровый слой и достаточно рыхлую сердцевину, занимающую основную часть внутреннего пространства. В клетках подкорки, как и в клетках эпидермы, содержатся крупные хлоропласты, осуществляющие функцию фотосинтеза. У *F. evanescens*, как это показывают наши гистологические исследования, вегетативные клетки внутренних тканей мелкие, до 100 мкм в поперечнике, плотно прилегают друг к другу, что имитирует некоторое подобие тканевого, паренхиматического строения.

Соматические клетки фукуса одноядерные. Клеточная оболочка у них, как и у остальных растений, двухслойная. Ее внутренний слой образован полимерными молекулами целлюлозы, а наружный – полимерами альгиновой кислоты и фукоидана. Основным каратиноидом фукуса, как и большинства других бурых водорослей, является фукоксантин. В сочетании с различными танинами, запасаемыми в физодах – специальных клетках, имеющих плотное содержимое бурого цвета, – он дает

растению характерную бурую окраску. Запасными веществами клеток является маннит и полисахарид ламинарин (Петров, 1977).

У фукусовых водорослей, кроме того, встречается, как было сказано выше, фукоидан – вещество интересное с точки зрения как химического строения, так и практического использования, особенно в медицине. Накопление маннита у камчатских представителей *F. evanesceus* было изучено А.И. Усовым и Н.Г. Клочковой (Усов, Клочкова, 1994). Они показали, что его количество у фукуса незначительно и составляет всего 7,7% от сухого вещества, тогда как у многих других бурых водорослей камчатской флоры оно колеблется в пределах 11–26%.

Первое упоминание о наличии половых органов у *Fucus* встречаются у Де-Ремю (цит. по: Graham, Wilcox, 2000). Оно было высказано в те годы, когда альгология еще не оформилась как самостоятельная научная дисциплина, в морской ботанике еще царило непонимание сути размножения водорослей и не сложилось представлений о циклах развития и их вариациях. Введение в практику проведения альгологических исследований лабораторных культур, использование цитологических и цитогенетических методов позволили изучить особенности протекания у бурых водорослей разных типов жизненных циклов.

Эти исследования показали, что всем представителям порядка *Fucales* свойствен моногенетический цикл развития, при котором все цитологические превращения и оплодотворение яйцеклеток происходят на теле материнского слоевища, и взрослые растения всегда диплоидные. Далее было показано, как при развитии инициальных клеток оогониев происходит сложное преобразование ядер, появившихся в результате соматических и редукционного деления. У фукусовых этот процесс имеет родоспецифические особенности, в результате чего у разных представителей порядка образуется разное, но постоянное для одного и того же рода количество женских гамет: четыре у *Ascophyllum*, *Hormosira* и *Xiphophora*, восемь у *Ascoseira*, *Notheia* и *Fucus*. Есть роды, у которых образуются по одной-две гаметы. При этом фукус – единственный род порядка *Fucales*, у которого наблюдается следующая схема образования гамет. Вначале мейотически делится инициальная клетка оогония. Затем без образования дочерних клеток каждое из четырех ядер делится митотически. После этого образуются клеточные оболочки и появляется восемь самостоятельных одноядерных гаплоидных женских яйцеклеток. Схема жизненного цикла фукуса приведена на рис. 3.3.

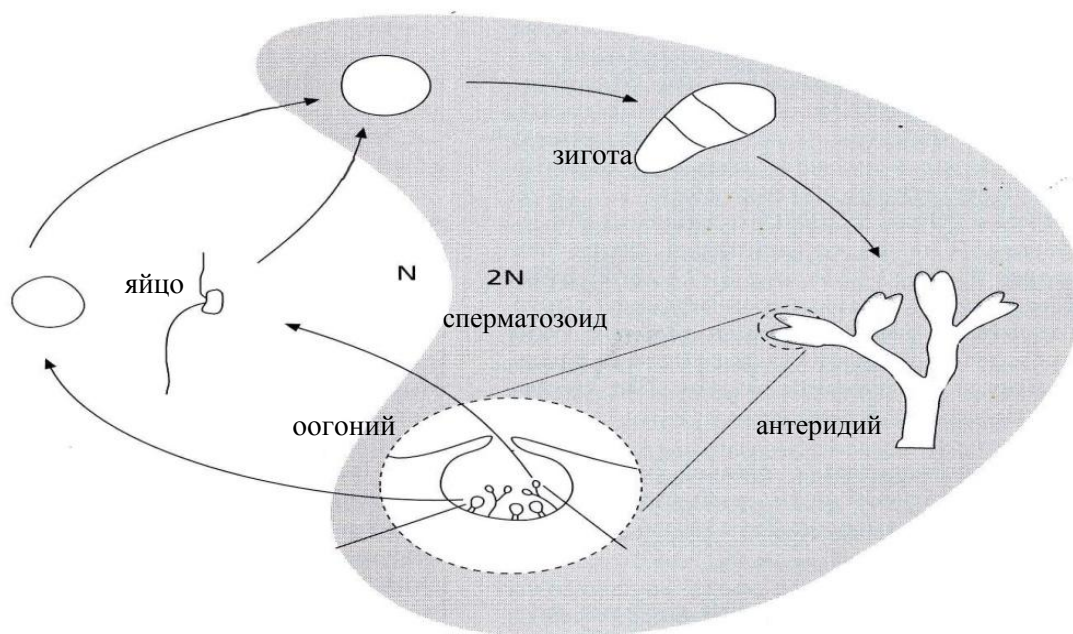


Рис. 3.3. Схема жизненного цикла бурой водоросли *Fucus*

Органы размножения у фукуса, как было сказано выше, формируются на специальных апикальных выростах слоевища. Они представляют собой разветвленные раздутые верхушки ветвей, рецептакулы. Вариации их формы зависят от условий произрастания растений. У камчатской популяции *F. evanescens* это могут быть ди-, три- и политомические образования разной формы, как это показано на рис. 3.4 и 3.5.

Иногда значительные вариации морфологии рецептакулов можно наблюдать в одной большой выборке растений, однако чаще им присуща определенная форма верхушечных дихотомий.

Созревание рецептакулов – достаточно длительный процесс. Судя по нашим наблюдениям, он продолжается несколько месяцев и сопровождается раздуванием вершин ветвей за счет разрастания внутренних тканей и концентрации в них альгиновой слизи. Исследования показывают, что альгиновые кислоты в рецептакулах фукусов обычно богаты полиманнуроновыми блоками, тогда как в более зрелых вегетативных тканях преобладают полигулуруоновые блоки. В целом содержание воды и сухого вещества, как и общее содержание альгинатов, варьирует в зависимости от части растения и сезона.

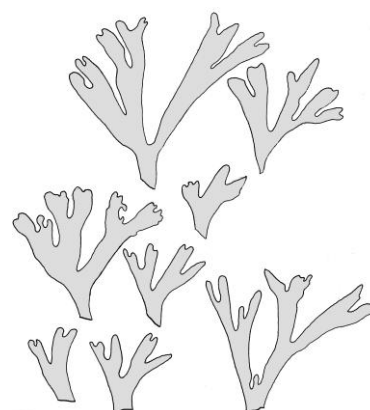


Рис. 3.4. Форма рецептакулов растений, собранных на литорали залива Корфа, у мыса Ара, на литорали, 7.05.2000 года

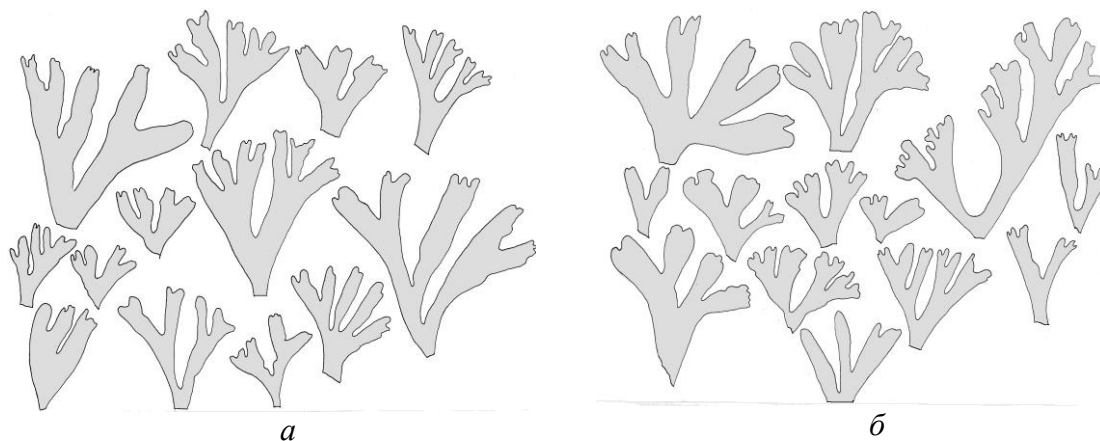


Рис. 3.5. Форма рецептакулов растений, собранных на литорали Авачинской губы, в бухтах Моховая (а) и Сероглазка (б), 31.07.2000 года

По мере созревания тканей рецептакула в его приповерхностном подкоровом слое закладываются и затем постепенно формируются особые внутренние полости – концептакулы или скафидии. Они имеют узкое выходное отверстие, заткнутое слизистой пробкой. Внешне, как это показано на рис. 3.6, они хорошо различимы.



Рис. 3.6. Зрелые рецептакулы *Fucus evanescens* с хорошо различимыми скафидиями (светлые точки на рецептакулах)

На дне и стенках концептакулов закладываются инициальные клетки оогониев и антеридиев, из которых вызревают мужские и женские половые продукты. В зрелом виде они показаны на рис. 3.7 (а, б). На рис. 3.7, в приведен поперечный срез скафидия и показано, что созревание половых продуктов в рецептакулах происходит не одновременно. В то время как в одних скафидиях зрелые половые клетки уже имеются, в других они еще только закладываются. Окружающая скафидии ткань имеет большое количество запасных веществ и межклеточного матрикса.

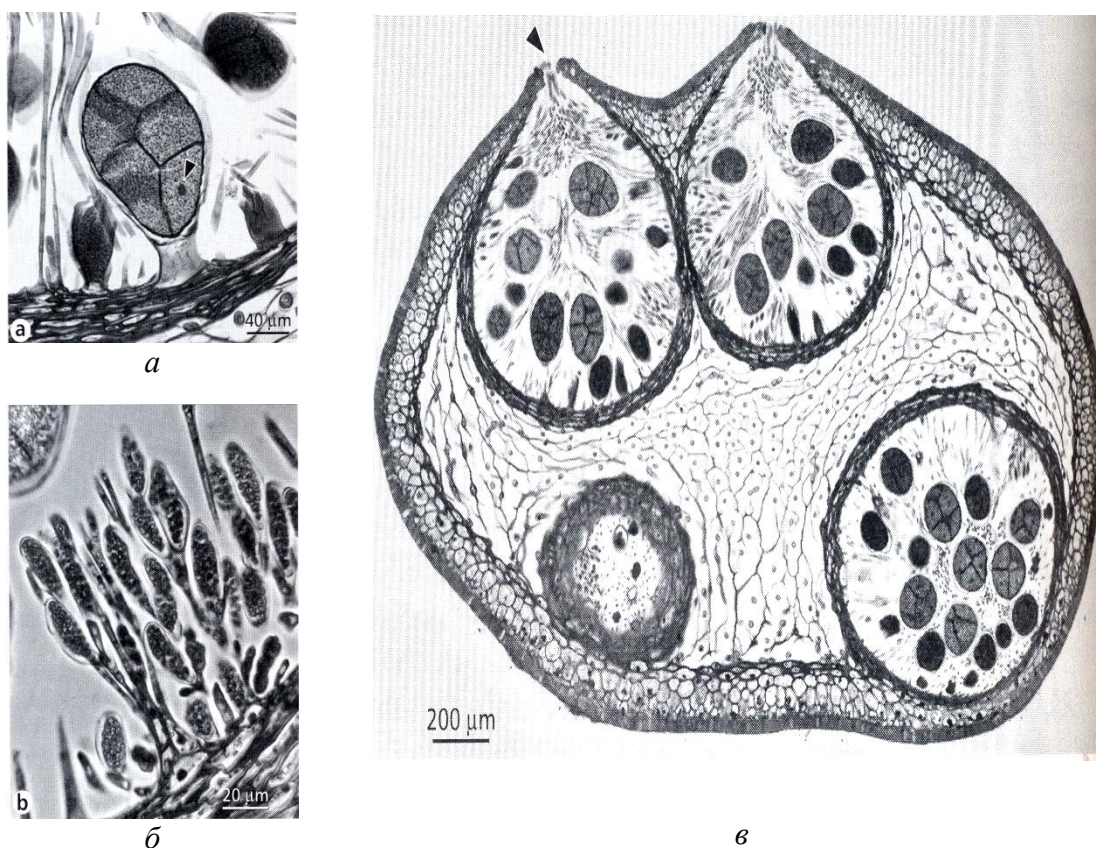


Рис. 3.7. Поперечные срез через рецептакул с оогониями (а) и антеридиями (б), срез через скафидий фукуса (в) (по Graham, Wilcor, 2000)

Ростовые процессы у фукуса имеют сезонный характер. Со сменой летнего сезона на зимний слоевища фукусов подвергаются промерзанию. Так, в зимний период фукус не проявляет признаков жизни, поскольку находится в осушной зоне, покрытой ледовым припаем, и вмержает в лед. Биомасса фукуса в этот момент понижается за счет активного потребления запасных веществ и отмирания ветвей, сбросивших рецептакулы, и составляет всего 30–40% от летней.

В местах, где ледовый припай отсутствует, рост фукуса тормозят низкая солнечная радиация, малая продолжительность светового дня и отрицательная температура воды.

Наши исследования показывают, что в Авачинской губе растения полностью вмержают в лед и в таком состоянии существуют с конца ноября по середину апреля, т. е. несколько месяцев. Рост фукуса начинается в весенний период. Особенно хорошо он выражен у мелких, до 3 см высоты, растений, и весной, после таяния льда, граница между темными прошлогодними и молодыми светло-оливковыми участками талломов становится отчетливой.

Наши исследования показывают, что последующее увеличение фотосинтетически активной радиации (ФАР) и повышение температуры воды до 5–7°C приводит к массовому весеннему развитию всей по-

пуляции фукуса. При этом прирост растений резко увеличивается, возрастает их масса, закладываются органы размножения. С подогревом воды до 8°C начинается созревание рецептакулов. Дальнейшее повышение температуры воды до 10–15°C активизирует процессы размножения фукуса. Температурный оптимум размножения для фукуса составляет 10–17°C. Дальнейшее повышение температуры приводит к торможению всех процессов и отрицательно влияет на состояние слоевища. Это же отмечает В.Б. Возжинская (1980). В целом стрессовые колебания температурного фактора служат толчком для стимуляции разных процессов: роста, закладки фертильной ткани, созревания и высева продуктов размножения.

В середине лета линейный рост фукусов заметно приостанавливается. ФАР в это время достаточно высока (3–10 ккал/см²/сут), температура воды благоприятна для развития водорослей. Однако в прибрежных водах умеренных широт, в том числе и у Камчатки, наблюдается дефицит биогенов, главным образом азотсодержащих соединений (Возжинская, 1986; Березовская, 1999).

Созревание рецептакулов завершается к концу лета – началу осени. Их окраска меняется на более желтую. После выброса из скафидиев продуктов размножения рецептакулы становятся темнее, усыхают и опадают. Период сброса рецептакулов для популяции, судя по нашим наблюдениям, может продолжаться 10–14 дней в зависимости от хода температурных изменений. Однако в некоторые аномально теплые годы, каким, например, был 1999 г., сброс рецептакулов может происходить на одну-две недели раньше, чем обычно, и может длиться всего два-три дня. Интересно отметить, что подобный одновременный сброс рецептакулов сопровождается отчетливо уловимым потрескиванием, а весь берег в эти дни бывает усыпан опавшими рецептакулами.

Период сброса рецептакулов сопровождается повышенной экскрецией органических веществ, накопленных растениями, и отложением детрита. Переработка растительной массы происходит, главным образом, в прибрежной зоне. Это сложный и еще не достаточно изученный процесс, одна из особенностей которого – взаимодействие мертвого вещества с комплексом живых растений через растворенные органические вещества.

Осенью процессы линейного роста незначительно активизируются, однако растения не компенсируют потери длины и массы. Одновременно в осенний период происходит частичное разрушение фертильных ветвей. Растения грубеют. При последующем позднеосеннем понижении температуры фукусы при осушении могут покрываться тонким слоем льда или изморози, а при формировании сплошного ледового покрова они вмерзают в лед. При этом они не теряют жизнедеятельности. Лед защищает растение от механических повреждений и резких перепадов температур. Таким образом, можно считать, что зима

для фукуса является периодом относительного покоя, весна – началом роста и развития водорослей, лето – «пиком» развития, осень – периодом отмирания и разрушения старовозрастных слоевищ.

Основным местом обитания фукуса является осушенная зона шельфа, но в арктических и субарктических широтах он может проникать в сублитораль. Условия жизни литоральных водорослей в районах с высокой амплитудой приливных колебаний, как, например, у Камчатки, характеризуются сильными перепадами. В первую очередь это перепады воздействия осушающего фактора. Длительность сизигийных отливов, особенно летних, настолько велика, что слоевища фукуса в теплые солнечные дни теряют значительное количество влаги. При смене ритма полусуточных приливов на суточные иссушение водорослей продолжается почти 20 ч, значительная часть которых приходится на светлое время суток. За столь длительный период фукус, судя по нашим наблюдениям, высыхает до роговидного состояния. Потеря воды до остаточной влажности 10–20% для некоторых видов фукусов еще совместима с жизнедеятельностью. При большей потере влаги растения гибнут. Во время приливов слоевища фукуса вновь напитываются водой, и у них в этот период отмечается резкое возрастание физиологической активности (Макаров, 1999), особенно активизируются процессы цитокинеза.

С приливами и отливами сильно меняются также температурные условия и соленость, количество ФАР и ультрафиолетового излучения. Разные виды фукуса относятся к этим перепадам условий обитания по-разному. Так, М. Шонбек и Т. Нортон (Schonbeck, Norton, 1978) показали, что отливы в сочетании с осушающими условиями вызывают наибольшее повреждение у представителей литоральной флоры фукусовых, к каким относится и изучаемый нами вид. В их исследовании *F. vesiculosus* и *F. serratus*, встречающиеся в нижней литорали, оказались менее устойчивыми к высыханию, чем *F. spiralis*, приуроченный к верхнему горизонту литорали. В научной литературе существуют данные, свидетельствующие о существовании физиологических ритмов, связанных с изменением увлажнения литоральной зоны. Так, цитированные выше авторы считают, что потеря воды у фукоидов зависит скорее от отношения поверхности слоевища к его объему, а не от места произрастания на литорали.

Восстановление после сильного высыхания у разных видов фукуса занимает около двух часов, но степень восстановления от определенного уровня высыхания, измеренная по фотосинтезу, больше у растений, произрастающих в верхнем горизонте литорали. У *F. spiralis* оно было полным после потери 80–90% воды, у *F. vesiculosus* фотосинтез восстанавливался после почти 70% потери внутритканевой влаги, а у *F. serratus* – после 60%. Таким образом, способность к восстановлению нормальной жизнедеятельности после иссушения у фукусов сочетается с глубиной их произрастания.

Тем не менее исследования М. Шонбека и Т. Нортон (Schonbeck, Norton, 1978) показывают, что распространению фукоидов к верхнему урезу воды препятствует высыхание. Нижний предел их распространения определяется конкурентными взаимоотношениями. В отсутствие конкурентов зона произрастания фукусовых может расширяться вниз. Но заросткам фукуса, судя по нашим наблюдениям, очень трудно преодолеть сублиторальную кайму. В прикамчатских водах она обильно заселяется ювенилами *Alaria* и *Laminaria*. Представители последних родов характеризуются более высокой репродуктивной активностью, в связи с чем количество спор бесполого размножения у них несравненно больше, чем оплодотворенных яйцеклеток у фукуса.

Изменения солености прибрежных вод не оказывает решающего влияния на развитие фукуса. Судя по нашим наблюдениям, *F. evanescens* хорошо растет при нормальной морской солености и может вегетировать в опресненных и даже почти пресных водах. Так, мы наблюдали развитие фукуса на увлажняемых подтоком пресных вод участках супралиторали, там он формировал смешанные сообщества с солеустойчивыми наземными злаками. В других случаях мы регистрировали растения фукуса в эстуарных прибрежных зонах. Периодическое опреснение растения *F. evanescens* испытывают в дождливые дни во время сизигийных отливов.

Еще одним фактором, лимитирующим развитие фукуса, является выедание проростков фукуса фитофагами. Так, улитка *Littorina* из всех морских макрофитов предпочитает *Enteromorpha*, но лучше всего существует на смешанном рационе из *Chondrus* и *Fucus* (Cheney, 1982). Проведенные нами наблюдения показывают, что у юго-восточной Камчатки фукус является излюбленной пищей моллюсков, морских ежей и других беспозвоночных, как это показано на следующем рис. 3.8 (а, б). Выеданию, судя по всему, подвергаются не только проростки вида, но и более зрелые растения. Фукус, по-видимому, хорошо приспособлен к фитофагам, и у него хорошо развиты процессы клеточной регенерации, обеспечивающие целостность эпидермального покрова. Но у ослабевших растений повреждения покровных тканей, безусловно, могут вызывать бактериальную инфекцию и последующие обширные внутренние некрозы.

Литораль – основная зона произрастания фукуса – находится на границе разных сред воды и воздуха, суши и моря. В связи с этим она подвержена значительному загрязнению. Самыми распространенными видами загрязнения в прибрежных морских водах являются нефтяное, фенольное и техногенное.

В целом фукус достаточно хорошо приспособлен ко всем видам загрязнения (Клочкова, Березовская, 2001). Однако мы наблюдали, как при постоянном воздействии нефтяных пленок боковые ветви слоевищ

теряют крыловидные выросты, у них прекращается рост вершин, и в итоге растения приобретают аномальный внешний вид.



а

б

Рис. 3.8. Выедание стерильных (а) и фертильных (б) слоевищ *Fucus evanesces* брюхоногими моллюсками рода *Littorina*

В ходе проведенных исследований мы отметили несколько вариантов деградации фукусовых сообществ. В одних случаях под влиянием неблагоприятных факторов происходило снижение степени адгезии (сцепления) подошвы растений с субстратом. В результате слоевища, имеющие еще достаточно здоровый вид, отрываются и подвергаются последующему разрушению. В других случаях происходило обильное покрытие фукуса эпифитной флорой зеленых и эктокарповых водорослей. После их отмирания, как показано на рис. 3.9, у него постепенно деградирует верхняя часть слоевища, в то время как нижняя остается плотно сцепленной с субстратом.



Рис. 3.9. Деградация слоевища *Fucus evanesces* под воздействием неблагоприятных факторов среды

Разрушение эпидермальной ткани нередко сопровождается активными регенерационными процессами, и в результате роста адвентивной меристемы появляются дополнительные меристематические выросты (рис. 3.10). Некоторые из них впоследствии могут дать начало новым адвентивным ветвям.



Рис. 3.10. Прорастание адвентивной меристемы у *Fucus evanescens*

В б. Раковая (Авачинская губа) на литоральные поселения фукуса дополнительное воздействие оказывают теплые сточные воды охлаждающей установки ТЭЦ-2. Их влияние на морские водоросли-макрофиты обнаруживалось в изменении сезонного функционирования сообществ литоральных макрофитов. Проведенные нами наблюдения показали, что рост фукуса в некоторых умеренно подогретых местах почти не прекращался даже поздней осенью, затем нарастающие верхушки разрушались, базальные части талломов выживали, но их прикрепление к субстрату ослаблялось. В настоящее время фукус в этом районе практически исчез.

Морские бентосные водоросли способны поглощать в больших количествах тяжелые металлы. Эта способность хорошо выражена и у многих видов рода *Fucus*. По этой причине они часто используются в качестве видов-мониторов и видов-индикаторов состояния морской среды. Так, по литературным источникам известно, что у *F. vesiculosus* активно абсорбируется цинк, и его концентрация в талломе может быть более чем в 60 тыс. раз больше нормы. Причем более высокое его содержание наблюдается в старых тканях. Он прочно связан и не может легко вымываться из водорослей.

Фукусы накапливают также медь, мышьяк, свинец, цинк, серебро. При этом их содержание в талломе сочетается с их концентрациями в донных отложениях, а не в морской воде (South, Wittick, 1987). Исследованиями Н.К. Христофоровой (1981, 1989), Т.М. Малиновской (1998)

и других авторов было показано, что *F. evanescens* в этом отношении не составляет исключения. Он способен накапливать Fe, Mn, Zn, Cu, Pb, Cd, Ni, Cr и другие металлы. Уровень их накопления определяется возрастом слоевищ, геохимической обстановкой в регионе, уровнем антропогенного загрязнения и др.

Накопление тяжелых металлов, воздействие нефтяного, фенольного и биогенного загрязнений сдвигает у растений внутренний гомеостаз, изменяет ход биохимических процессов, вызывает ослабление иммунитета, другие неблагоприятные физиологические изменения. Часто это заканчивается обильным зарастанием слоевищ фукуса эпифитами, о чем уже упоминалось выше.

Для некоторых фукусовых известны облигатные эпифиты. В отличие от широко распространенного у водорослей паразитизма в случаях эпифитизма не отмечено явного перемещения веществ от растения-хозяина к растению-эпифиту. Наиболее полно изучена такая облигатная ассоциация между красной водорослью *Polysiphonia lanosa* и *Ascophyllum nodosum*. Исследованиями Б. Равленса (Rawlence, 1972) было показано, что эпифит образует ризоиды, проникающие в ткань аскофиллума, вероятно, за счет ферментативного переваривания, но переноса метаболитов при этом не наблюдается.

Эпифитами *F. evanescens* в прикамчатских водах, как показывают наши исследования, обычно являются *Kornmannia zostericola*, *Monostroma grevillei*, *M. crassidermum*, *Laminariocolax tomentosum*, *Pylaiella varia*, *P. littoralis*, *Ectocarpus siliculosus*, реже другие виды водорослей. Иногда обрастание эпифитами охватывает нижнюю часть растения, иногда верхнюю. Нередко одновременно на фукусе встречается несколько видов-эпифитов. Явление эпифитизма, безусловно, оказывает отрицательное воздействие на состояние растения-хозяина, хотя с точки зрения поддержания продуктивности сообщества усиление эпифитизма в условиях антропогенного загрязнения, вызывающего ингибцию роста базифитов и снижение уровня их собственной продукции, является безусловным благом.

В пределах российского Дальнего Востока *F. evanescens* распространен повсеместно от прол. Дежнева, разделяющего Тихий и Северный Ледовитый океаны, до зал. Петра Великого, расположенного у южной границы Российской Федерации. Разными авторами он указывался в Беринговом море (Виноградова, 1978; Виноградова и др., 1978), у юго-восточной Камчатки (Гусарова, 1987), Курильских островов (Гусарова, 1975; Кусакин, 1976), западной Камчатки (Возжинская, 1965), материкового берега Охотского моря (Блинова, 1968а; 1968б; Перестенко, 1996), Сахалина (Щапова, Возжинская, 1960), материкового берега Японского моря (Щапова, 1957; Возжинская, 1964; Макиенко, 1975; Гусарова, 1982).

Ценотическая роль вида в разных районах побережья Дальнего Востока неодинакова. На севере Берингова моря, в приполярных широтах, он не образует большой биомассы и уходит на глубины 3–5 м (Толстикова, 1973). Изменение глубины произрастания в данном районе хорошо сохраняет его от истирающего действия ледового припая, который сохраняется здесь в течение долгого времени.

У Камчатки, Командорских островов и материкового побережья Охотского моря вид является массовым в литоральной зоне шельфа. В Пенжинской губе и у юго-западной Камчатки литоральная зона из-за резкого возрастания амплитуды приливов чрезвычайно расширяется, поэтому пояс фукуса занимает огромные площади дна и образует высокую биомассу (Гурьянова, 1935; Блинова, Возжинская, 1971; Возжинская и др., 1971; Петров, 1977). Она может достигать 16,5 кг/м².

Вдоль Курильских островов ценотическая роль вида к югу уменьшается. В пояс фукуса вклинивается *Pelvetia babingtonii*, и у южного Сахалина фукус становится более редким. В Японском море в распределении литоральных фукоидов – *P. babingtonii* и *F. evanescens* – наблюдается четко выраженное уменьшение ценотической роли фукуса с севера на юг, а пельвеции – в обратном направлении. В районе Среднего Приморья оба эти вида демонстрируют почти равную ценотическую роль.

У Сахалина фукус снижает свое присутствие также по мере изменения географической широты местности, и у о-ва Монерон, который, как известно, омывается струей теплого Цусимского течения, этот вид не встречается. В зал. Петра Великого фукус встречается крайне редко, как правило, на островах, далеко удаленных в открытое море, т. е. там, где из-за подъема глубинных вод температура воды в летний период на несколько градусов ниже, чем в закрытых бухтах.

Завершая общую характеристику рода и описание биологии его развития, следует сказать, что камчатская бурая водоросль *F. evanescens* как потенциально промысловый вид, индикатор состояния окружающей среды является одним из наиболее перспективных объектов научного исследования, методов оценки антропогенного загрязнения прибрежных вод и модельным объектом в экологических и экофизиологических исследованиях.

ГЛАВА 4. СЕЗОННЫЙ ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ *FUCUS EVANESCENS* В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Объектом изучения является представитель рода *Fucus* – *F. evanescens*, который, как говорилось выше, является одним из самых массовых представителей камчатской литоральной флоры водорослей – макрофитов. В соответствии с целью работы проводимое исследование было направлено на изучение особенностей биологии его развития в разных экологических условиях.

Процессы роста и развития у представителей этого и других родов фукусовых водорослей изучались рядом русских и зарубежных авторов (Тиховская, 1948; Кузнецов, 1960; Щапова, Возжинская, 1960; Толстикова, 1974; Шошина, 1979; Максимова, 1980; Возжинская, 1986; Parker, 1960; Moss, 1964; Verezovskaya, Klochkova, 1998; Klochkova, 1998; и др.). При выборе методик исследования и интерпретации полученных нами результатов мы широко использовали данные их работ. Все предыдущие исследования по биологии развития фукуса проводились главным образом в Атлантическом океане или атлантическом секторе Арктики (в Белом и Баренцевом морях) и никогда не велись в северо-западной Пацифике. При этом до сих пор нигде не проводилось сравнительное изучение воздействия на развитие фукуса, разного по характеру и интенсивности загрязнения. В связи с этим некоторые методы исследований нами были разработаны самостоятельно.

Изученный нами материал был собран в высокобореальных водах Дальнего Востока: у северных Курильских и Командорских островов и у побережья Камчатки. У западного побережья пробы фукуса были взяты у о. Птичий, м. Амбон, района, расположенного севернее м. Утхолокский, у восточного – в заливах Корф, Анапка, Кроноцкий и Авачинский. Для изучения морфометрических и морфологических особенностей растений, произрастающих в низкобореальных водах, на юге Дальнего Востока, использовался любезно предоставленный в наше распоряжение гербарный материал, собранный в Японском море от зал. Чихачева до зал. Петра Великого включительно, на юге о-ва Сахалин и хранящийся в коллекции морских водорослей-макрофитов лаборатории альгологии Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН (КФ ТИГ ДВО РАН) и в лаборатории прибрежных экосистем Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО).

Большая часть материала, собранного за пределами Авачинского залива, представляла собой сухие и мокрые количественные и качественные формалинные пробы. У Командорских островов, Северных Курил и в б. Вилючинская они были отобраны сотрудником КФ ТИГ ДВО РАН А.Э. Кусиди и сотрудником КамчатГТУ Т.Н. Королёвой,

у западной и северо-восточной Камчатки – руководителем настоящей работы Н.Г. Ключковой. Наибольшим по объему был материал из б. Вилючинская. Его собирали в разные, с мая по сентябрь, месяцы в течение 1998–2001 гг. Остальные упомянутые выше материалы отбирались однократно в период июля – августа.

Основной объем данных по биологии развития фукуса был получен при изучении проб водорослей, собранных автором за период исследований 1998–2003 гг. в Авачинской губе. Этот район оказался чрезвычайно удобным в связи с разнообразием экологических условий и близостью к лаборатории, где велась их камеральная обработка. С 1998 по 2000 гг. материал отбирали ежемесячно с мая по ноябрь на трех разных полигонах. В зимнее и ранневесеннее время из-за мощного ледового припая и большого снежного покрова сбор материала не производили. В 2001–2002 гг. вели сезонные сборы проб на тех же полигонах побережья или брали единичные пробы и использовали их для специальных морфогенетических и альгохимических исследований. В 2003 г. было выполнено однократное обзорное исследование состояния популяций фукуса в июне в период большого суточного отлива.

Выбор полигонов определяли степенью и характером загрязнения прибрежных вод, омывающих участки, в пределах которых регулярно отбирали пробы. Это были бухты Моховая, Сероглазка, участок побережья, примыкающий к судоремонтному заводу (СРМЗ) (рис. 4.1).

Данные по загрязнению этих районов были взяты, главным образом, из работ В.А. Березовской (1988, 1999, 2002), обработавшей данные Камчатского УКГМС более чем за тридцатилетний период. Дополнительно использовали сведения по загрязнению Авачинской губы из работ других авторов. Подробное описание степени и характера загрязнения районов сбора проб приведено нами в следующей главе.

Для сбора проб на каждом из полигонов выбирались участки, визуально хорошо опознаваемые, с характерными для фукуса зарослями, состоящими из представителей разных возрастных групп. Длина таких участков на каждом полигоне составляла 30–50 м. Часть растений, не отрывая от грунта, помечали.

Для этого вокруг стебля растений разных возрастов оборачивали полипропиленовую ленту и скрепляли края степлером так, чтобы лента достаточно жестко крепилась к растению. На ленте водостойким маркером проставляли номер образца. На каждом участке таким способом было помечено по пять – семь растений каждой возрастной группы.

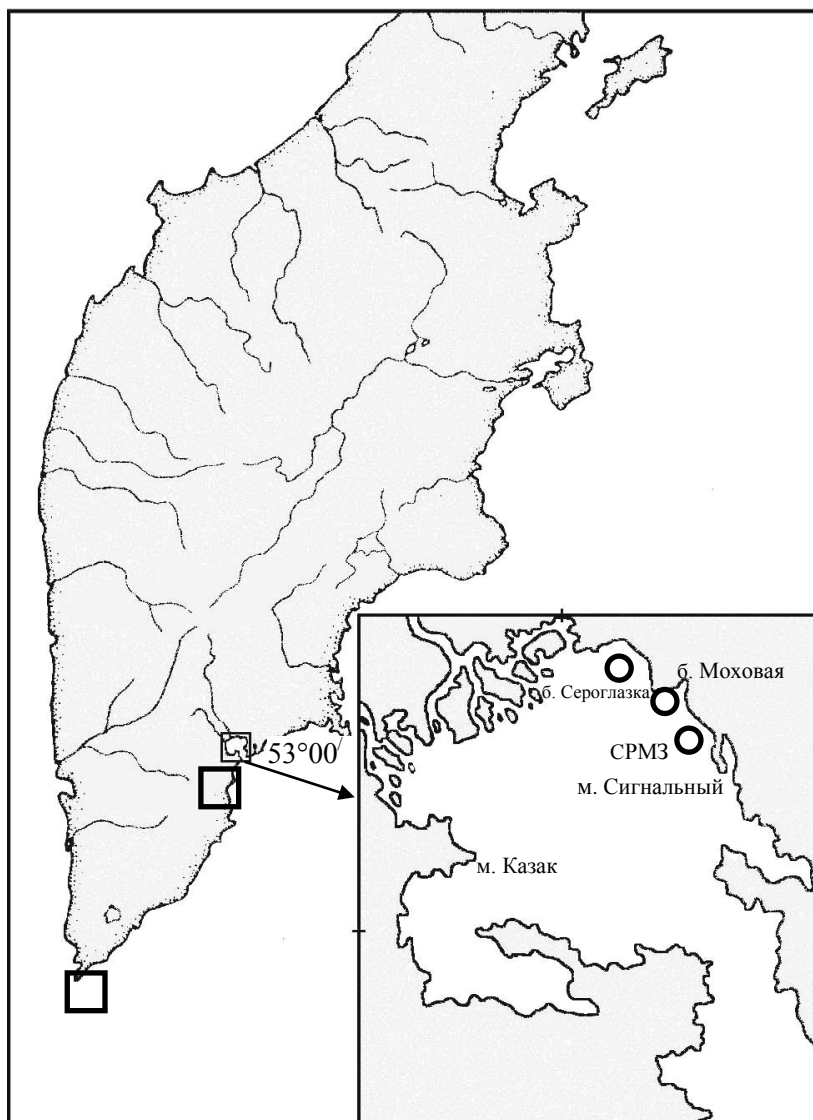


Рис. 4.1. Карта-схема Авачинской губы с указанием мест сбора материала

Условные обозначения: ○ – места регулярного отбора проб

□ – места разового сбора материала

Участков в пределах полигона было три на Моховой, по два на Сероглазке и у СРМЗ. В период с 1998 по 2000 гг. мечение растений проводили ежегодно. Для удобства наблюдений в каждом последующем году использовали ленту другого цвета. По истечении зимнего периода не все меченые образцы сохранялись, поэтому в последующие годы во время начала отбора весенних проб дополнительно отмечали по три – пять растений каждой возрастной группы. Меченые образцы измеряли ежемесячно. В журнале отмечали состояние их зрелости и стадию развития концептакулов. Всего за период исследований было помечено 897 растений.

Пробы фукуса для лабораторных исследований собирали во время сизигийных отливов в среднем горизонте литорали. Для взятия количественных проб использовали рамку $0,25 \times 0,25$ м². Ее накладывали на участок дна с наиболее высокой для района плотностью зарослей, и из нее брали все растения, подошва которых приходилась на площадь, ограниченную рамкой. В одну пробу входило обычно 95–105 растений. В этикетке указывали время и места сбора материала. Сбор проб на выбранных полигонах производили либо в один и тот же день, либо в течение двух дней. Период между помесечным отбором проб составлял 29–30 дней. При взятии проб измеряли температуру воздуха и воды, описывали структуру макрофитобентоса, определяли плотность растительного покрова, общее состояние водорослей и наличие у фукуса эпибионтов.

Обработку проб в лаборатории начинали в тот же или на следующий день. Во избежание изменения физико-химических показателей собранный материал до конца обработки хранили в полиэтиленовых пакетах в холодильнике при температуре не выше 4°C. В ходе обработки проб собранные растения разбирали по возрастам и определяли численный состав каждой возрастной группы. Далее в группах, состоящих из большого числа образцов, отбирали для промера по 30 растений. Если в группе было меньше 30 образцов, то все они подвергались измерению. Данные всех измерений записывали в журнал.

У каждого растения определяли общую длину, состояние фертильности, количество дихотомических разветвлений, количество ветвей, прекративших рост. После определения линейных параметров каждый образец взвешивали на аналитических электронных весах ВЛКТ с максимальной нагрузкой до 500 г. После завершения морфометрической обработки часть растений отбирали для последующего определения обводненности тканей и изготовления гербария. Все морфолого-анатомические исследования *F. evanescens* проводили в лаборатории альгологии КФ ТИГ ДВО РАН. Общее количество измеренных образцов за весь период исследования составило около 17 тыс. При этом в Авачинской губе было изучено более 14 тыс. образцов.

Возраст растений определяли по регистрирующему признаку – количеству дихотомических ветвлений слоевища. Исследования ряда авторов показывают, что у некоторых фукусовых дихотомия может образовываться несколько раз в году (Максимова, 1980; Возжинская, 1986). В процессе работы мы должны были определить, как часто и в каком количестве образуются ди- или трихотомические ветви у камчатских представителей вида. От тщательности этих исследований зависела степень достоверности полученных результатов.

Проведенные наблюдения, в том числе мечение образцов, показали, что морфогенез *F. evanescens* может идти по двум сценариям (рис. 2.2). Согласно первому проростки первого года жизни к зиме вмер-

зают в лед, не имея дихотомического ветвления, и первая дихотомия у них образуется лишь в следующем вегетационном периоде. Далее каждый год у растений появляется одно новое дихотомическое разветвление. В ходе такого развития растений количество дихотомий у них на единицу меньше, чем их возраст. Однако случаи проявления такого сценария развития составляли не более 0,5%. Согласно второму сценарию морфогенеза к концу первого года жизни у проростков фукуса уже образуется заметно выраженная дихотомия, поэтому количество дихотомий у сформировавшихся из них растений строго соответствует их возрасту. Поскольку у камчатской популяции явно доминировал второй сценарий развития, он и был принят за основу определения возраста фукуса.

Следует отметить, что подобный метод определения возраста у беломорских и баренцевоморских популяций фукуса, судя по литературным данным (Тиховская, 1948; Максимова, 1980; Шошина, 1979; и др.), является не совсем надежным из-за того, что при определенных условиях растение фукуса может формировать в течение одного вегетационного периода несколько (до трех) дихотомических ветвлений.

Проведенные нами исследования показали, что подсчет количества дихотомических ветвлений слоевища у камчатской популяции *F. evanescens* является статистически достоверным способом определения их возраста. Данные собственных исследований мы экстраполировали на всю северо-западную Пацифику, и возраст растений командорских, курильских, западно-камчатских и других определяли по этой же методике.

Изучение содержания воды и сухого вещества проводилось на кафедре технологии рыбных продуктов Камчатского государственного технического университета. Для определения сезонных изменений этих показателей из растений каждой возрастной группы, собранных в разные сезоны года в разных условиях произрастания, готовили среднюю пробу. Их измельчали, перемешивали, затем брали навеску для определения содержания в тканях воды и сухого вещества.

Определение содержания воды и сухого вещества проводили по стандартной методике – ГОСТ 7636 – 85. Суть метода определения содержания воды заключается во взвешивании пробы до и после полного высушивания и расчета массовой доли воды по формуле:

$$X = \frac{(m_1 - m_2)100}{m_1 - m}$$

где X – массовая доля воды, %; m – масса бюкса с песком, г; m_1 – масса бюкса с навеской и песком до высушивания, г; m_2 – масса бюкса с навеской и песком после высушивания, г.

Содержание сухого вещества в изученных пробах определяли путем пересчета к 1000 г сырого веса. По полученным данным мы судили о содержании воды и сухих веществ у разновозрастных растений в разные сезоны года.

Результаты измерений и данные всех химических анализов вносили в электронную базу данных и далее обрабатывали их с помощью стандартных программ компьютерного анализа. Обработка большого объема материала позволила получить статистически достоверные данные и судить об особенностях развития представителей вида в разные периоды жизни, в разные сезоны года, в разных условиях и районах обитания.

Для изучения сезонных изменений размерных показателей у *F. evanescens*, как уже говорилось ранее, были выбраны три района с разным уровнем антропогенного загрязнения во внутренней части Авачинской губы и один – в соседней чистой б. Вилючинская. Для того чтобы иметь полное представление о развитии растений на данных полигонах и влиянии на их линейный рост естественных колебаний природных факторов (температуры воды, солнечной инсоляции, особенностей протекания ледового периода и др.), для приводимого ниже анализа взяты данные изучения размеров разновозрастных растений в 1998, 1999 и 2000 гг. Кроме того, объединение данных за разные годы исследований позволяет проследить биологию развития фукуса за достаточно длительный период – с мая по октябрь, т. е. во все время, когда берег и литоральная зона шельфа у восточного побережья Авачинской губы полностью освобождаются от льда и снега.

В б. Вилючинская изучение развития растений проводились только в летние месяцы. Однако, как будет показано ниже, полученных данных достаточно, чтобы судить о различиях развития фукуса в чистой и грязной среде обитания.

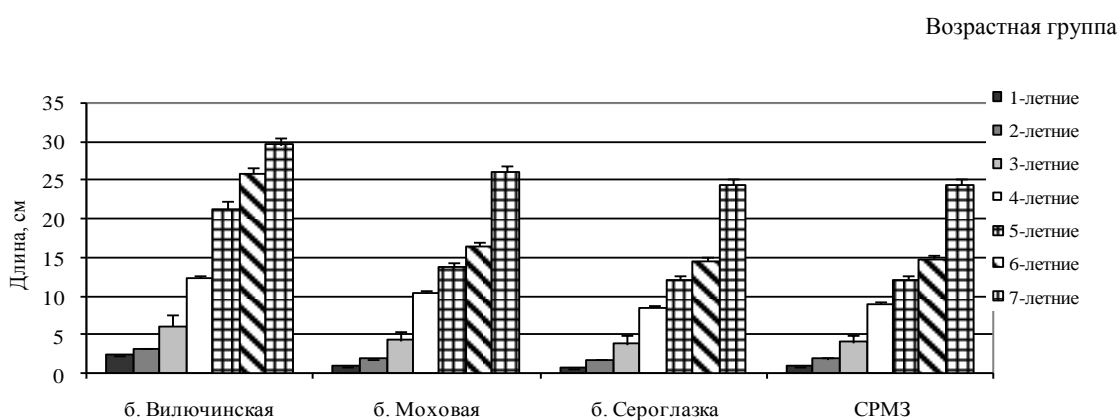
Отметим то, что, несмотря на обстоятельное описание особенностей загрязнения разных районов Авачинской губы (Березовская, 1988, 1999; Березовская, Клочкова, 1998; Иванюшина, 1998; Клочкова, Березовская, 2001; Копылов, Павлова, 1998; и др.), все имеющиеся по этому вопросу сведения не дают детального представления о загрязнении литоральной зоны шельфа в этой акватории. Между тем каждый из районов нашего исследования находится в зоне воздействия разных антропогенных стоков. Судить о загрязнении каждого из них только по уровню поступления загрязнений трудно из-за различий в спектре и количестве загрязняющих веществ, а также из-за постоянного перемешивания и циркуляционного движения прибрежных вод.

Вместе с тем мы полагали, что как природные процессы (характер течений, волнений, направления ветров), так и промышленная инфраструктура и ритм ее функционирования в течение долгого времени в изучаемой акватории остаются относительно постоянными. Поэтому в каждом из районов исследования сложился характерный для него экологический фон, который не всегда определяется только загрязнением вод, но в значительной степени и загрязнением атмосферы. Исходя из

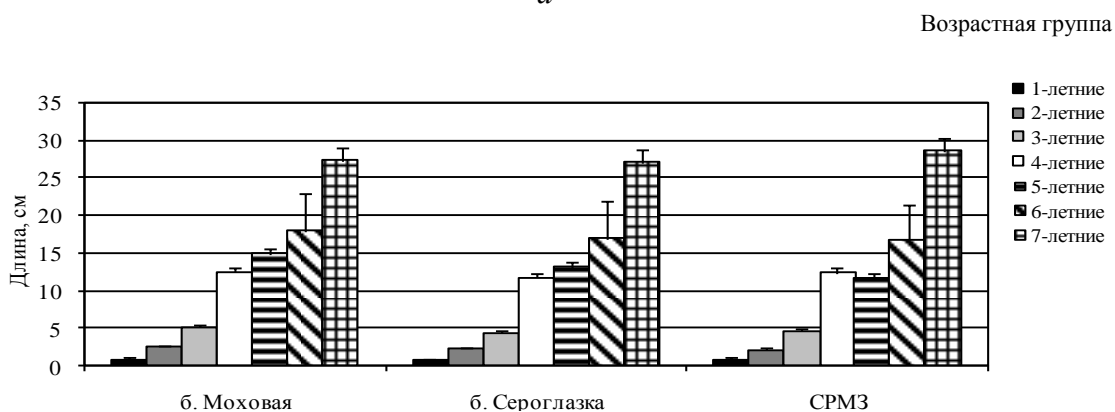
сказанного, мы полагали, что наиболее объективную оценку экологического состояния районов исследования может дать сравнительное изучение состояния обитающих здесь микропопуляций фукуса.

Погодные условия в 1998 г. в целом хорошо укладываются в среднестатистические данные. Весна была достаточно затяжной, лето, особенно июль, было теплым и сухим. Исследования в 1998 г. были начаты с июня и продолжались вплоть до конца сентября, т. е. они охватили период между окончанием бурного весеннего роста (июнь) и спороношением (сентябрь).

Особенности распределения средних показателей длины фукуса у каждой возрастной группы в июне и июле 1998 г. показаны на рис. 4.2, а.



а



б

Рис. 4.2. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanesceus* в июне (а) и июле (б) 1998 года

Анализ приведенных на рисунке данных показывает, что во всех случаях растения каждой последующей возрастной группы длиннее, чем представители предыдущей группы, что неудивительно для видов фукуса, у которых сохраняется ежегодный прирост. Однако различия между

средней длиной растений двух следующих возрастов по всему возрастному ряду неравномерны. В загрязненных условиях максимальный прирост наблюдается у четырехлетних и семилетних представителей вида. В чистой среде процессы активного роста протекают позже и наибольший прирост длины происходит у пяти- и шестилетних растений. Это видно из выборок трехлетних и четырехлетних растений, а также шестилетних и семилетних во внутренней части Авачинской губы и четырех-, пяти- и шестилетних образцов в чистой б. Вилючинская.

Сравнение средней длины фукуса из разных районов исследования показывает, что в июне в каждой возрастной группе самая большая она у растений из б. Вилючинская.

При сравнении этого показателя у растений из внутренних районов Авачинской губы можно видеть, что здесь у всех возрастных групп самые большие его значения наблюдаются в б. Моховая, а самые минимальные – в б. Сероглазка. Максимальные значения средних показателей в Авачинской губе у первогодних растений составляли 0,98 см. Близкие к нему размерные характеристики имел фукус из района СРМЗ – 0,9 см, и минимальной средняя длина была у растений микропопуляции, обитающей в б. Сероглазка – 0,7 см. Длина двухлетних растений в этот период в б. Моховая и районе СРМЗ была одинаковой и составила 1,9 см. Несколько меньше она была в б. Сероглазка – 1,8 см. Трехлетние фукусы имели максимальную длину в б. Моховая – 4,3 см, а в б. Сероглазка и районе СРМЗ они достигали в среднем 3,9 и 4 см соответственно. Наиболее длинные четырехлетние фукусы произрастали в б. Моховая. Их длина достигала 10,5 см, в то время как в р-не СРМЗ она была 9 см, в б. Сероглазка только 8,5 см.

Различия в средних показателях длины у пяти-, шести- и семилетних растений были сопоставимыми и составляли 13,9, 12,3, 12,2 см у пятилетних, 16,6, 14,8, 14,7 см у шестилетних, 26,2, 24,6 и 24,5 см у семилетних. При этом в каждой возрастной группе максимальные значения средней длины демонстрировали растения из б. Моховая, а минимальные – из б. Сероглазка.

Определение пределов изменчивости средних показателей длины фукуса на момент завершения у него процессов активного линейного роста можно проследить, сравнив его максимальное и минимальное значения в каждой возрастной группе. Проведенное сравнение показывает, что для однолетних растений эта разница составляет 1,6 см, двухлетних – 1,4 см, трехлетних – 2,2 см, четырехлетних – 3,9 см, пятилетних – 9,3 см, шестилетних – 1,4 см, семилетних – 5,2 см. Если же максимальные значения средней в каждой возрастной группе водорослей принять за 100%, то в процентном отношении указанная выше разница составит 69,6, 43,7, 36,1, 31,5, 42,8, 43,2 и 17,5% соответственно.

Сравнение приведенных относительных значений между собой показывает, что наиболее заметное отставание в росте демонстрируют одно-, двух- и шестилетние растения, а средние размеры семилетних фукусов в разных местах обитания выравниваются, и разница между их максимальным и минимальным для этого возраста средними значениями сокращается до 17,5%.

Таким образом, анализ июньских размерных характеристик у микропопуляций разных мест обитания показывает, что различия в условиях обитания существенно влияют на скорость линейного роста. Размерная структура микропопуляций в каждом районе имеет особенности, выражающиеся в том, что на момент окончания активного роста разница между высотой каждой предыдущей и последующей генераций в каждом районе имеет свойственные только ему значения.

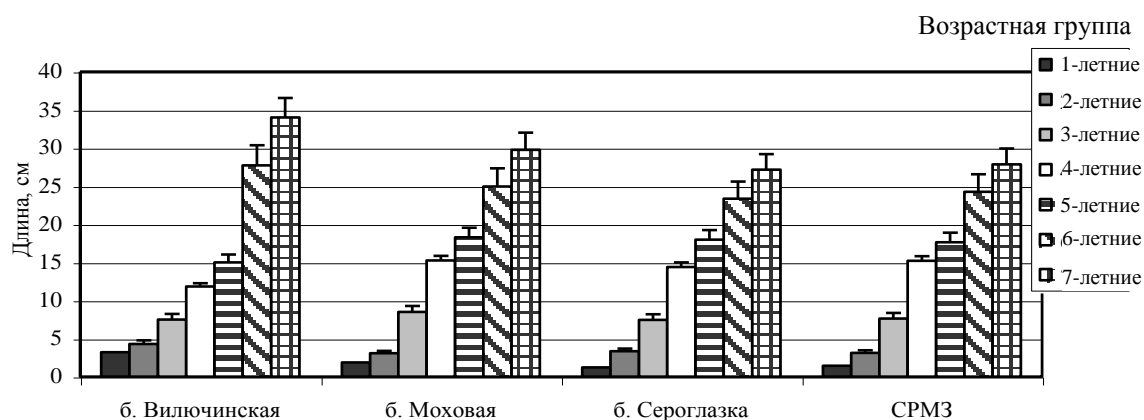
Как показано на том же рисунке 4.2, б, к июлю размерная структура микропопуляций фукуса претерпела некоторые изменения. Средняя длина растений во всех возрастных группах, кроме однолетних растений, увеличилась. Следовательно, к июлю их активный линейный рост угас. Длина двухлетних растений несколько увеличилась: в б. Моховая на 0,6 см, в районе СРМЗ – на 0,2 см, в б. Сероглазка – на 0,4 см. Трехлетние растения в б. Моховая подросли на 0,9 см, в р-не СРМЗ – на 0,5 см, в б. Сероглазка – на 0,5 см. Четырехлетние растения в б. Моховая увеличились в длину на 1,9 см, в районе СРМЗ на 3,4 см, в б. Сероглазка – на 3,1 см. У них скачок роста оказался наиболее выраженным. Однако далее пятилетние растения в б. Моховая выросли только на 0,9 см, а в районе СРМЗ остались без изменений. В б. Сероглазка с июня по июль они выросли на 0,8 см.

Столь же незначительный прирост наблюдался и у растений старших возрастов. Шестилетние растения в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка увеличились в длину на 1,3, 1,7 и 0,8 см, а семилетние – на 1,1, 3,8 и 2,5 см соответственно. Приведенные данные показывают, что темпы месячного прироста у фукусов разных возрастов в указанных районах были неодинаковыми. В б. Моховая наиболее активно выросли двух-, трех- и пятилетние растения, в районе СРМЗ – четырех- и семилетние. К сожалению, взять количественные пробы фукуса в б. Вилючинская в июле не удалось.

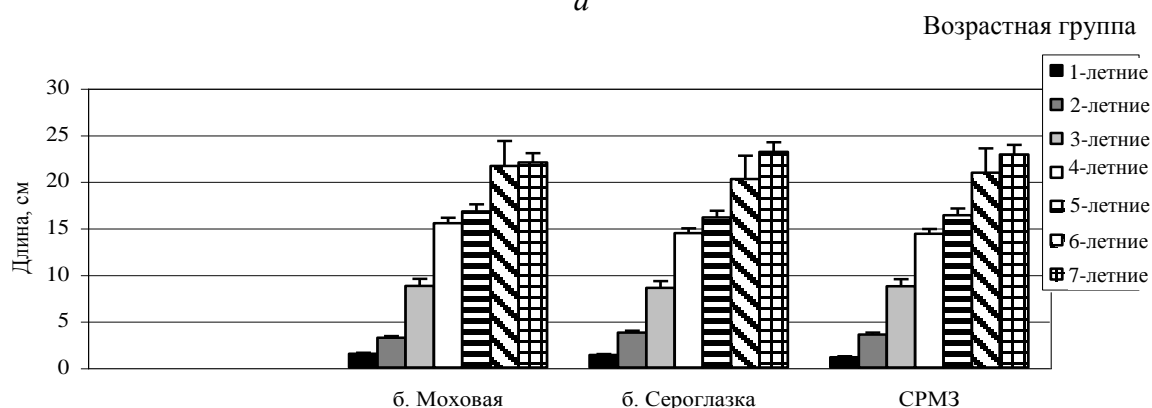
В августе (рис. 4.3, а), как говорилось выше, у возрастной группы растений, вступающей в размножение, в целом сформированы рецептакулы и в них идет активное созревание гамет и их подготовка к оплодотворению. Активное созревание рецептакулов в августе не оказывает особого влияния на изменение средней длины растений. Длина фукусов, как это видно из рисунка 4.2, а, с июля по август продолжала увеличиваться. Ее прирост оказался максимальным у фукусов из б. Ви-

лючинская. В Авачинской губе прирост у представителей разных возрастных групп в этот период был также неодинаковым. При этом среди однолетних растений самыми длинными по-прежнему оказались водоросли из б. Моховая. Их длина прибавилась на 1 см и увеличилась почти вдвое. В районе СРМЗ они дали прирост в среднем на 0,6 см, в б. Сероглазка – 0,4 см.

В б. Моховая наиболее активно по-прежнему росли трех-, четырех- и семилетние растения, при этом длина трехлетних фукусов в б. Моховая достигла 3,3 см, а в б. Сероглазка – только 3 см. Четырехлетние растения в б. Моховая оказались выше, чем одновозрастные представители микропопуляции из б. Сероглазка, на 0,1 см, а семилетние – на 2,3 см. Пятилетние и шестилетние августовские фукусы наиболее длинными оказались в районе СРМЗ. Длина пятилетних водорослей в этом районе составила 6,2 см, в то время как в б. Моховая они увеличились в высоту не столь значительно, всего до 3,4 см. Шестилетние растения в районе СРМЗ имели среднюю длину 7,8 см, а самыми маленькими они были в б. Сероглазка (6,4 см).



a



б

Рис. 4.3. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanesceus* в августе (а) и сентябре (б) 1998 года

Таким образом, если с июня по июль наиболее динамично развивающейся была микропопуляция из б. Моховая, то в период с июля по август наибольший прирост наблюдался у растений, произраставших в районе СРМЗ. Поскольку температурные и гидродинамические характеристики в сравниваемых районах побережья достаточно близки, можно предполагать, что различия в стратегии линейного роста между представителями возрастных групп из микропопуляций разных районов определяются адаптивными реакциями к загрязнению прибрежных вод в районе их произрастания.

В сентябре (рис. 4.3, б) размерная структура у изучаемых микропопуляций принципиально изменилась и приобрела следующие характерные особенности. В период с августа по сентябрь однолетние растения увеличили свою длину только в б. Сероглазка.

У остальных произошло даже некоторое уменьшение средней длины. В б. Моховая – на 0,4 см, в районе СРМЗ – на 0,3 см.

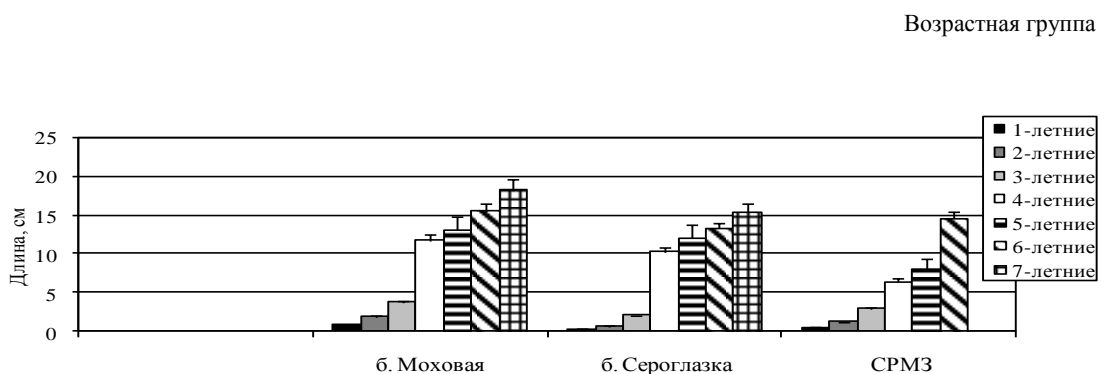
Двухлетние представители фукуса продолжали рост, и, как и в августе, их длина оказалась максимальной в б. Сероглазка – 3,8 см. В б. Моховая и в районе СРМЗ средняя длина фукуса составила 3,2 и 3,6 см соответственно.

Трехлетние растения в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка отличались незначительно и достигли длины 8,7, 8,7 и 8,5 см соответственно. Представители всех более старших возрастов, четырех-, пяти- и шестилетних, имели максимальные средние размеры в б. Моховая. При этом длина четырехлеток составила 15,5 см, в то время как у одновозрастных растений в районе СРМЗ и б. Сероглазка она составила 14,3 и 14,4 см соответственно. Пятилетние растения в б. Моховая выросли в среднем до 16,7 см, а шестилетние – до 21,6 см. В двух других районах эти величины составили 16,3, 20,9 и 20,2, 23,1 см соответственно.

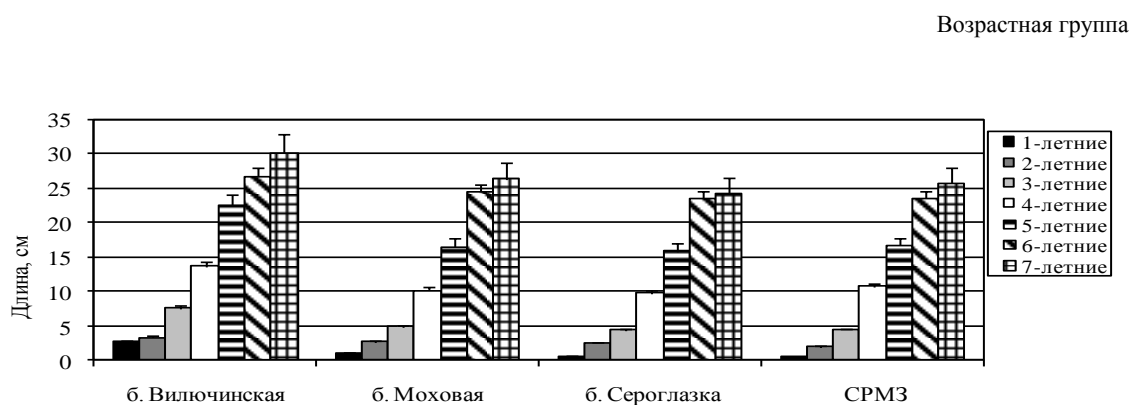
Картина распределения семилетних растений по размерам изменяется. Они во всех районах исследования становятся короче. Так, фукусы из б. Моховая стали короче в среднем на 7,8 см, в районе СРМЗ – на 5 см, в б. Сероглазка – на 4 см. Это явление происходит потому, что именно в это время, с августа по сентябрь, у растений старших возрастных групп по завершении процесса спороношения происходит сброс рецептакулов (верхушек побегов). При этом в верхушечной части фукуса после высева из концептакулов гамет, как показывают наши исследования, резко снижается содержание влаги. Верхушки ветвей, несущие зрелые рецептакулы, высыхают и опадают от слоевищ. Именно это обстоятельство приводит к некоторому снижению средней длины фукусов. Поздней осенью ростовые процессы затухают, и в зимний период растения находятся в покое.

Исследования, проведенные в следующем, 1999 г., позволили проследить особенности роста у тех же возрастных групп на следующем

году вегетации. Сбор количественных проб фукуса был начат с мая (рис. 4.4, а). У однолетних растений средняя длина по-прежнему была максимальной в б. Моховая и составила 0,8 см. В районе СРМЗ и б. Сероглазка – 0,5 и 0,3 см соответственно. Перезимовавшие первогодки, ставшие двухлетними растениями, в б. Моховая увеличили свою длину по сравнению с сентябрем прошлого года (временем последнего сбора проб в 1998 г.) – на 29% к исходной. В районе СРМЗ это увеличение составило 8%, в б. Сероглазка средняя длина растений в мае 1999 г. по сравнению с таковой в сентябре 1998 г. уменьшилась. Такая же особенность наблюдалась и у растений всех возрастных групп в разных районах исследований.



а



б

Рис. 4.4. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanesceps* в мае (а) и июне (б) 1999 года

Так, из трехлетних растений (в прошлом году – второгодок) в длину увеличились только представители из б. Моховая (на 13,5%), в остальных районах исследований их длина уменьшилась. В районе СРМЗ – на 22,4%, в б. Сероглазка – на 87,5%. Четырехлетние предста-

вители в бухтах Моховая и Сероглазка увеличились в длину на 25,8 и 16,3% соответственно, и лишь фукусы из района СРМЗ продолжали уменьшаться в длину на 36,4%. Пятилетние растения в б. Моховая к маю уменьшились в длину на 18,2%, в районе СРМЗ – на 75,3%, в б. Сероглазка – на 19,1%. Такая же тенденция наблюдалась и у представителей старших возрастов. Шестилетние растения в б. Моховая уменьшились в длину на 7,4%, в районе СРМЗ – на 12,1%, в б. Сероглазка – на 21%, семилетние в б. Моховая – на 18,2%, в б. Сероглазка – на 31,4%, в районе СРМЗ в мае семилетних представителей в общем объеме выборки не оказалось.

Выявленное нами парадоксальное уменьшение средней длины растений после зимовки, безусловно, требует объяснения. Мы полагаем, что это необычное явление можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, воздействием ледового припая. Так как фукус живет в среднем горизонте литорали, то при формировании припая он вмораживается в лед. Толщина ледового припая вместе со слоем снега в местах произрастания фукуса составляет в среднем 0,5 м. В период весеннего таяния льда циркулирующая вода расплавляет лед в верхней и нижней части снего-ледового слоя. Циркуляция воды, ветры обрывают частицы льда, вместе с которыми отрываются верхушки самых высоких растений. А поскольку фукусы растут не беспорядочно, а концентрируются возрастными группами по одной – две генерации, в результате того, что лед крошится под действием гидродинамических условий, оборванными оказываются самые высокие растения каждой возрастной группы. Во-вторых, весной средний горизонт литорали большую часть суток находится под водой. Фукус становится одним из наиболее распространенных объектов питания беспозвоночных, наносящих урон его ростовым параметрам. В-третьих, у фукусов, как и у других бурых водорослей, временами наблюдается экскреция органических веществ в окружающую среду (Ерохин, Карнаухов, 1981; Витюк, 1983; Камнев, 1989; Клочкова, Трофимова, 2000), что влечет за собой некоторое уменьшение длины.

В июне (рис. 4.4, б) средняя длина фукусов во внутренней части Авачинской губы по сравнению с майскими показателями возросла. Так, первогодние растения из б. Моховая увеличили свою длину на 20%, из б. Сероглазка – на 48,3%, длина фукусов из района СРМЗ не изменилась. Двухлетние растения росли более интенсивно. В б. Моховая они выросли на 29,6%, в районе СРМЗ – на 38,8%, в б. Сероглазка – на 72%. Столь же активный рост наблюдался и у трехлетних фукусов. По сравнению с прошлым месяцем они увеличили свою длину в б. Моховая на 51,3%, в районе СРМЗ – на 35%, в б. Сероглазка – на 54,6%. У четырехлетних растений в районе СРМЗ наблюдался рост, в резуль-

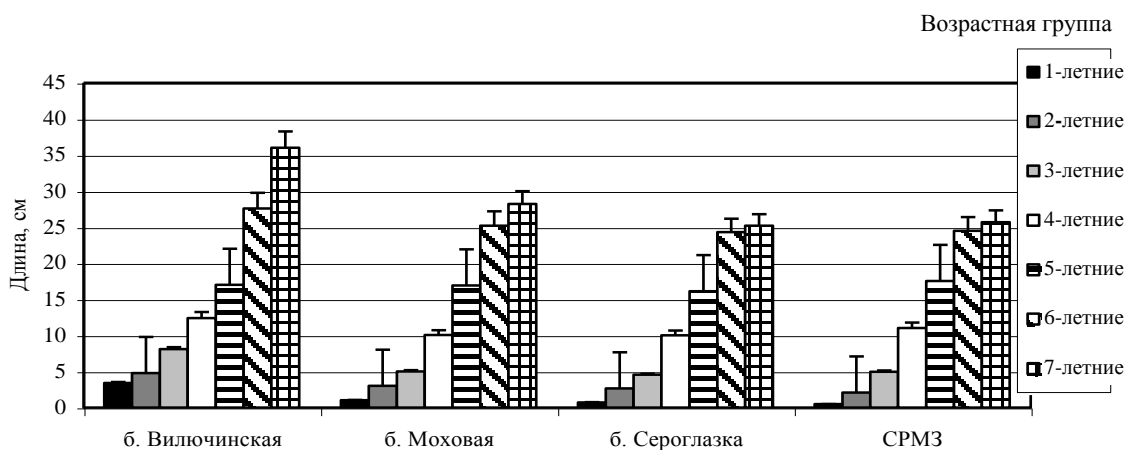
тате которого фукусы из района СРМЗ стали длиннее на 40,1% по сравнению с исходной средней массой, а растения из бухт Моховая и Сероглазка свою длину не увеличили. Пятилетние фукусы в июне выросли, разница между показателями настоящего и прошлого месяца составила у растений из б. Моховая – 21,1%, из района СРМЗ – на 51,3%, из б. Сероглазка – на 24%. Столь же активный рост наблюдался и у растений старших возрастов. Шестилетние растения в б. Моховая выросли по сравнению с прошлым месяцем на 57,5%, в районе СРМЗ – на 38,2%, в б. Сероглазка – на 43,7%. Семилетние фукусы стали длиннее в июне в б. Моховая и в б. Сероглазка на 30,8% и 36,9% соответственно, растения из района СРМЗ достигли в длину 25,8 см.

Сравнивая полученные для Авачинской губы результаты с результатами, полученными для чистой б. Вилючинская, видим, что фукусы из б. Вилючинская значительно длиннее одновозрастных представителей из внутренней части Авачинской губы.

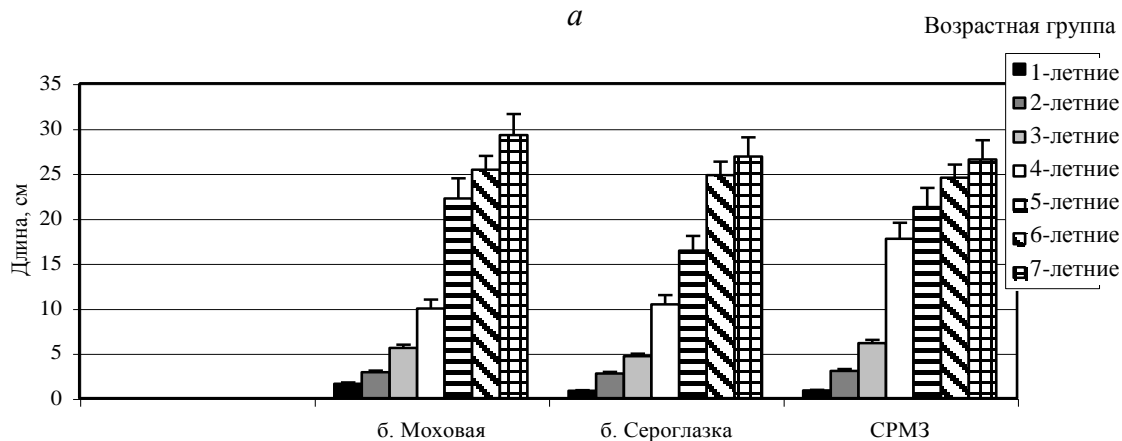
Приняв за 100% длину фукусов каждой возрастной группы в б. Вилючинская, выразим длину наиболее длинного представителя каждой возрастной группы из Авачинской губы. Она составит у однолетних фукусов 37%, двухлетних – 81,8%, трехлетних – 58,7%, четырехлетних – 78%, пятилетних – 74,2%, шестилетних – 91,6%, семилетних – 87,5%.

Сравнение приведенных относительных данных показывает, что наибольшее отставание в росте имеют одно- и двухлетние растения.

К июлю (рис. 4.5, а) активность роста фукусов несколько снизилась. При этом первогодние июльские образцы отличались от одновозрастных в июне в б. Моховая на 2,9%, в районе СРМЗ – на 8,3%, в б. Сероглазка – на 18,3% соответственно. Двухлетние фукусы выросли в б. Моховая на 10%, в районе СРМЗ на 5,8%, в б. Сероглазка – на 5,7%. Эти данные показывают существенную разницу между темпами роста фукусов в предыдущем и настоящем месяцах. Трехлетние растения в этот период увеличились в длину в б. Моховая на 2,4%, в районе СРМЗ – на 9,9%, в б. Сероглазка – на 3,1%. Четырехлетние фукусы в июле свою длину не изменили, в районе СРМЗ и б. Сероглазка они увеличились на 3,3 и 3,1% соответственно. Растения старших возрастов также незначительно росли в длину и в июле в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка увеличились следующим образом: пятилетние – на 1,9, 4,4 и на 1,24%, шестилетние – на 2,6, 3,7 и на 2,8% соответственно. Семилетние фукусы выросли лишь в б. Моховая на 6,3% и в б. Сероглазка – на 3,2%. В районе СРМЗ они не увеличились в длину. Приведенные данные показывают, насколько снизился темп роста фукусов в середине лета в Авачинской губе.



а



б

Рис. 4.5. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanesceus* в июле (а) и августе (б) 1999 года

В б. Вилючинская также происходил рост в период июня – июля. При этом первогодние растения увеличились в длину на 20,6%, двухлетние – на 31,3%, трехлетние – на 6,2%. Четырех- и пятилетние растения немного уменьшились в длину – на 10,5 и 32,9%. Растения старших возрастов выросли: шестилетние – на 2,9% и семилетние – на 16,6%. Но в целом растения из б. Вилючинская намного опережали по длине растения из Авачинской губы.

В период с июля по август (рис. 4.5, б) рост фукусов происходил очень медленно. В этот период растения старших возрастных групп готовятся к размножению. Понятно, что в преддверии спороношения они накапливают строительный материал для успешного производства зооспор и тем самым замедляют свой линейный рост.

Первогодние растения увеличили длину в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 35,3, 14,1 и 52% соответственно. Двухлетние растения в б. Моховая свою длину не изменили, в районе СРМЗ и б. Сероглазка они стали длиннее на 30,9 и 3,3% соответственно. Трех-

летние растения увеличили свою длину в б. Моховая на 10,4%, в районе СРМЗ – на 19,1%, в б. Сероглазка – на 2,6%.

Длина четырехлетних фукусов в б. Моховая осталась без изменений, в районе СРМЗ она увеличилась на 37,7%, в б. Сероглазка – на 3,8%.

Пятилетние фукусы стали длиннее в августе в б. Моховая на 23,7%, в районе СРМЗ и б. Сероглазка – на 17,3 и 1,7% соответственно. Шестилетние фукусы в б. Моховая и б. Сероглазка выросли на 0,7 и 2%, в районе СРМЗ их длина не изменилась. Семилетние растения в указанных районах увеличили длину на 3,5, 3,2 и 6,2% соответственно. Учитывая вышесказанное, очевидно, что из всех районов Авачинской губы наиболее активный рост наблюдается у растений из б. Моховая и района СРМЗ. Темпы роста растений из б. Сероглазка незначительны, длина растений за месяц не увеличилась более чем на 12,3%. Причем активнее в б. Сероглазка росли однолетние и семилетние фукусы. Активный рост первогодних фукусов происходит не только в б. Сероглазка, но и во всех других исследуемых районах, но по темпам прироста растения из б. Сероглазка значительно отстают от одновозрастных представителей других районов. Рост семилетних представителей в этом районе объясним тем, что ввиду более сложной экологической обстановки растения в весенне-летний период растут медленнее и в то время как представители других районов достигают максимальной длины и приостанавливают свой рост, растения из б. Сероглазка достигают определенных ростовых параметров и, накопив резерв запасных веществ в августе, резко активизируют цитокинетические процессы.

В сентябре 1999 г. (рис. 4.6) длина некоторых представителей разных возрастных групп несколько снизилась. Так, первогодние фукусы в б. Моховая уменьшили свою длину на 21%, в районе СРМЗ – на 23,4%, в б. Сероглазка фукусы выросли на 11,1%. Двухлетние растения выросли в б. Моховая на 4,5%, в районе СРМЗ – на 4,4% и в б. Сероглазка – на 11,3%. Трехлетние фукусы также увеличили свою длину во всех районах исследований. Так, в б. Моховая за месяц они стали длиннее на 3,9%, в районе СРМЗ – на 3,4% и в б. Сероглазка – на 27%. Четырехлетние представители изучаемого вида также увеличились в длине по сравнению с августом, кроме того, наиболее длинные растения были обнаружены нами в районе СРМЗ. Их длина составила 18,1 см, что на 5,5% длиннее, чем в б. Сероглазка, и на 36,8% длиннее, чем в б. Моховая. Пятилетние растения увеличили свою длину по сравнению с августом в б. Моховая на 5%, в районе СРМЗ на 4,7%, в б. Сероглазка на 4%. Причем самыми крупными из пятилетних представителей были растения, собранные в б. Моховая.

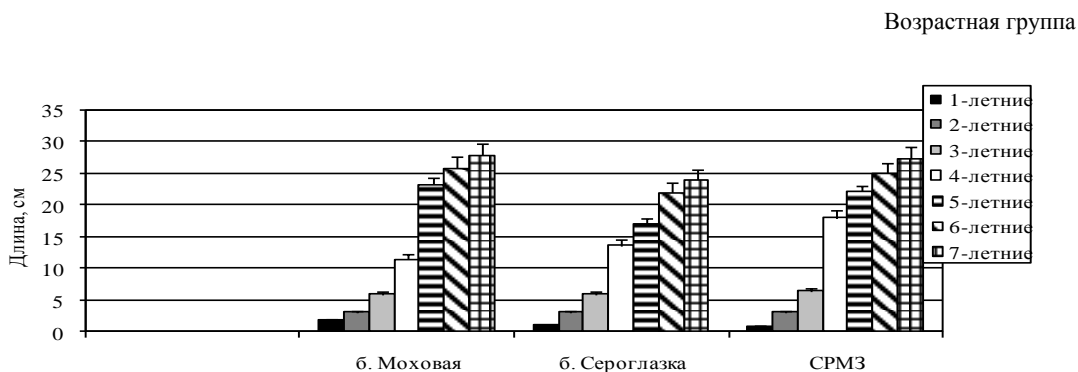


Рис. 4.6. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanesceps* в сентябре 1999 года

У растений старших возрастов в сентябре в некоторых районах исследований мы отмечали уменьшение длины. Это, в первую очередь, связано со сбросом рецептакулов, которым фукусы завершают период размножения.

Так, шестилетние представители в сентябре выросли в б. Моховая и районе СРМЗ на 1,9 и 2,2% соответственно. В б. Сероглазка длина растений уменьшилась на 10%. Семилетние растения продолжали расти только в районе СРМЗ. При этом их длина увеличилась на 3,3%, в б. Моховая и б. Сероглазка их длина уменьшилась на 4,4 и 9,9% соответственно.

В мае 2000 г. (рис. 4.7, а) все описанные выше особенности роста фукуса сохраняются. Однолетние растения в мае достигли длины в б. Моховая 0,84 см, районе СРМЗ – 0,51 см, б. Сероглазка – 0,38 см. Двухлетние фукусы (в прошлом году – первогодки) значительно выросли в б. Моховая на 65,4%, в районе СРМЗ – на 76,2%, в б. Сероглазка – на 33,6%. Трехлетние растения к маю стали длиннее в б. Моховая на 60,7%, в б. Сероглазка – на 14,8%, в районе СРМЗ растения стали короче на 14,5%. Растения старших возрастов после прохождения зимнего периода демонстрировали те же особенности, что и фукусы в тот же период прошлого года.

Нормальным для растений при переходе в следующую возрастную генерацию является увеличение длины, тем не менее, длина в большинстве случаев снижается по объясненным выше причинам. Так, четырехлетние растения из бухт Моховая и Сероглазка увеличили длину на 51,5 и 41% соответственно.

Фукусы из района СРМЗ по-прежнему уменьшили свою длину на 40%. Из пятилетних представителей свою длину увеличили только растения из б. Моховая. Растения из остальных исследуемых районов снизили свою длину. Так, в б. Моховая они выросли на 12,6%, а в районе СРМЗ и б. Сероглазка они стали короче на 50,0 и 7,7% соответственно.

Шестилетние растения уменьшили длину в б. Моховая на 49%, в районе СРМЗ – на 57,6% и в б. Сероглазка – на 10,5%. Семилетние растения ни в одном из исследуемых районов обнаружены не были.

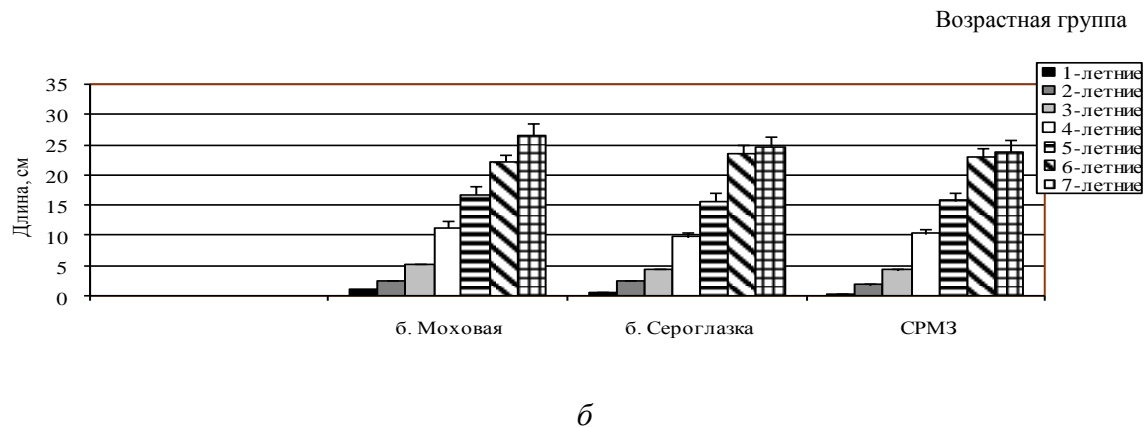
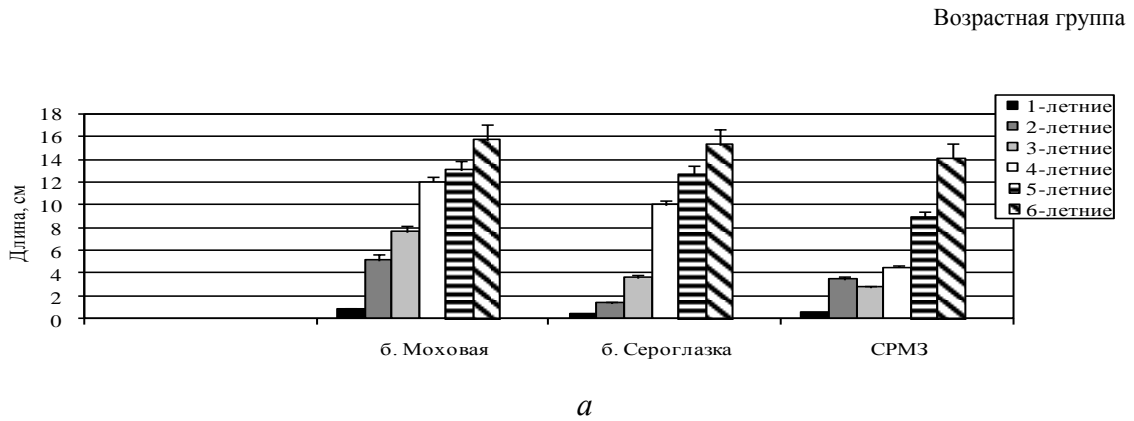


Рис. 4.7. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanesceps* в мае (а) и июне (б) 2000 года

В июне (рис. 4.7, б) фукусы росли и длина их, по сравнению с маем, увеличивалась. Первогодки стали длиннее в б. Моховая на 19,2%, в б. Сероглазка – на 33,3%, в районе СРМЗ длина растений не изменилась. Из двухлетних представителей выросли лишь растения, собранные в б. Сероглазка – на 42,8%. Трехлетние растения увеличили свою длину в районе СРМЗ – на 36,3% и в б. Сероглазка – на 19,2%. В б. Моховая длина растений несколько снизилась – на 31,2%. Неизменной осталась длина четырехлетних фукусов в б. Моховая и Сероглазка. В районе СРМЗ растения стали длиннее на 56%. Представители старших фукусов вели себя более стабильно. Их длина возрастала во всех районах исследований. Так, длина пятилетних растений увеличилась в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 22,1, 43,9 и 19,9% соответственно; шестилетних растений – на 29,5, 39,2 и 35,6% соответ-

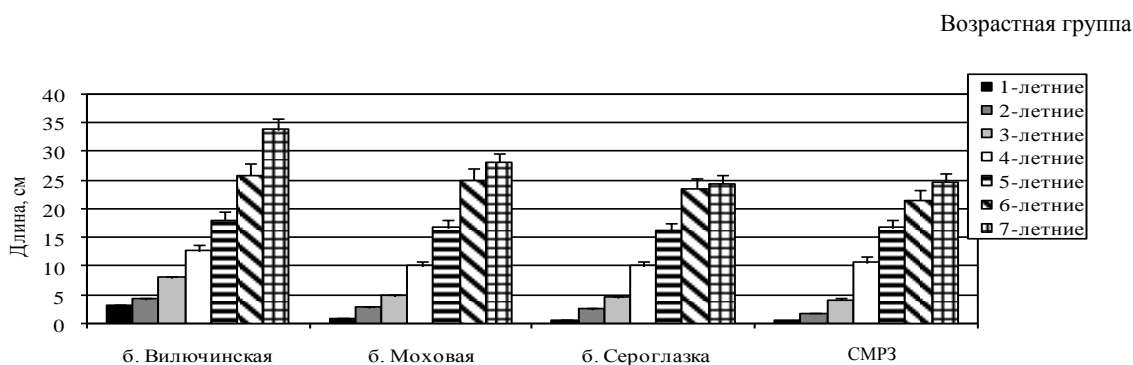
ственно. Семилетние растения в июне достигли длины в б. Моховая 26,65 см, в районе СРМЗ – 24,0 см, в б. Сероглазка – 24,7 см.

В июле (рис. 4.8, а) растения почти всех возрастных генераций продолжали рост. Первогодние проростки б. Моховая сохранили свою июньскую длину, в районе СРМЗ они стали длиннее на 25%, в б. Сероглазка на 13,6%. Двухлетние растения в июле в б. Моховая увеличили свою длину на 9,3%, в б. Сероглазка – на 4,6%, в районе СРМЗ длина фукусов не изменилась по сравнению с июнем. Трехлетние фукусы увеличили свою длину в районе СРМЗ и б. Сероглазка на 3,2 и 2,9% соответственно, в б. Моховая длина растений не изменилась. Четырехлетние растения по названным выше причинам несколько уменьшили свою длину – на 11,6%, в районе СРМЗ и б. Моховая они выросли на 4,7 и 3,2% соответственно. Пятилетние представители во всех исследуемых районах увеличились в длину. В б. Моховая они стали длиннее на 0,5%, в районе СРМЗ – на 6%, в б. Сероглазка – на 2,2%. Шестилетние растения выросли в июле только в б. Моховая – на 13,3%. В районе СРМЗ и б. Сероглазка длина фукусов уменьшилась на 7,2 и 0,6% соответственно. Семилетние представители изучаемого вида увеличили свою длину в б. Моховая и районе СРМЗ на 6,2 и 3,5% соответственно.

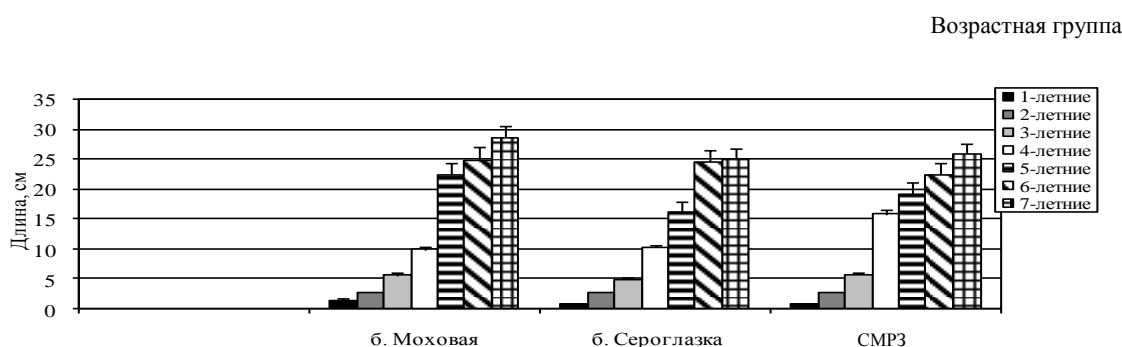
В б. Сероглазка длина фукусов не изменилась. В этот период в б. Вилючинская также происходил рост фукусов, но растения из Авачинской губы в июле были намного меньше своих одновозрастных представителей из чистой б. Вилючинская. Так, первогодние растения из этой бухты были длиннее самых крупных одновозрастных представителей из Авачинской губы на 69%, второгодние – на 34,6%, трехлетние – на 38,6%, четырехлетние – на 15,4%, пяти-, шести- и семилетние растения – на 6,9, 2,8 и 16,8% соответственно.

В августе (рис. 4.8, б) фукусы продолжали расти и их длина, по сравнению с июлем, увеличилась у первогодних представителей на 33,1% в б. Моховая, на 45,8% в районе СРМЗ и 20% в б. Сероглазка. Двухлетние растения стали длиннее своих одновозрастных представителей в июле в районе СРМЗ на 49,7%, в других районах исследований длина фукусов не изменилась. Трехлетние представители изучаемого вида выросли в б. Моховая на 12,6%, в районе СРМЗ – на 34,4%, в б. Сероглазка – на 5,6%. Длина четырехлетних в б. Моховая осталась без изменений, в районе СРМЗ фукусы выросли на 47,2%, в б. Сероглазка – на 1,6%.

Пятилетние растения стали длиннее в августе в б. Моховая на 32,8%, в районе СРМЗ – на 14,3%, в б. Сероглазка – на 0,6%. Шестилетние фукусы в б. Моховая не изменили свою длину, в районе СРМЗ и б. Сероглазка они стали длиннее на 4,9 и 4,3% соответственно. Семилетние растения выросли в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 1, 4,5 и 2,3% соответственно.



а



б

Рис. 4.8. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanesces* в июле (а) и августе (б) 2000 года

В сентябре (рис. 4.9) рост фукусов продолжался. Первогодние растения стали длиннее одновозрастных представителей в августе в б. Моховая на 16,9%, в районе СМРЗ и б. Сероглазка длина фукусов не изменилась.

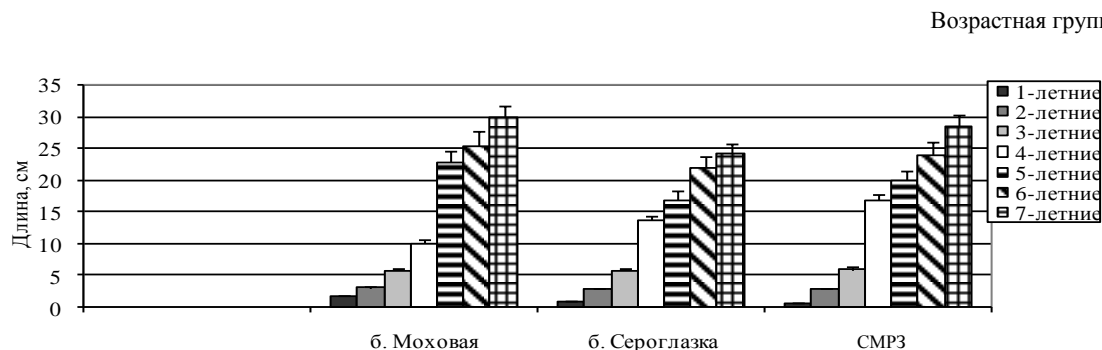


Рис. 4.9. Особенности распределения средних показателей длины разновозрастных представителей *Fucus evanesces* в сентябре 2000 года

Двухлетние растения в б. Моховая выросли на 7,9%, в районе СРМЗ – на 1%, в б. Сероглазка – на 5,9%. Трехлетние представители изучаемого вида стали длиннее в б. Моховая на 3,2%, в районе СРМЗ – на 5%, в б. Сероглазка – на 17,6%. Четырехлетние фукусы также увеличили длину в б. Моховая на 1,7%, в районе СРМЗ – на 6,6%, в б. Сероглазка – на 33,7%. Пятилетние растения в сентябре выросли в б. Моховая на 2,8%, в районе СРМЗ – на 4,6%, в б. Сероглазка длина фукусов практически не изменилась, что отражено в табл. 4.1–4.3.

Таблица 4.1

Прирост фукусов в бухте Моховая в 1999 году, см

Период	Возраст растений, годы						
	1	2	3	4	5	6	7
Май – июнь	0,20	0,80	1,20	-1,63	3,52	8,97	8,14
Июнь – июль	0,03	0,30	0,12	-0,10	0,32	0,66	1,78
Июль – август	0,57	-0,13	0,58	-0,08	5,27	0,19	1,01
Август – сентябрь	0,17	0,13	0,22	1,44	1,10	0,49	-1,30

Неизменной осталась и длина шестилетних в б. Моховая. В районе СРМЗ отмечался рост шестилетних растений на 6,3%, в б. Сероглазка длина фукусов уменьшилась на 18,8%. Семилетние представители увеличили свою длину в б. Моховая на 4,8%, в районе СРМЗ – на 10,4%, в б. Сероглазка длина фукусов уменьшилась на 3%.

Показатели прироста фукусов в различных районах внутренней части Авачинской губы в разные сезоны года приведены ниже, в табл. 4.2, 4.3.

Таблица 4.2

Прирост фукусов в районе судоремонтного завода (СРМЗ) в 1999 году, см

Период	Возраст растений, годы						
	1	2	3	4	5	6	7
Май – июнь	-0,06	0,76	1,56	4,28	8,60	9,01	–
Июнь – июль	0,04	0,12	0,49	0,36	0,78	0,91	-0,10
Июль – август	0,39	0,93	1,17	6,69	3,68	0	0,84
Август – сентябрь	-0,05	0,14	0,21	0,33	0,99	0,53	0,89

Из приведенных в таблице данных видно, что в менее загрязненном районе – б. Моховая – наибольший прирост наблюдается в период с июля по сентябрь, в то время как в районах, испытывающих более сильное антропогенное воздействие, – в б. Сероглазка и районе СРМЗ – с мая по июль. Однако величина прироста у большинства растений в б. Сероглазка и районе СРМЗ больше, чем в б. Моховая, особенно у растений старших возрастных групп. Это можно объяснить тем, что с увеличением загрязненности среды обитания фукусов у растений сокраща-

ется вегетационный период, он завершается в более короткие сроки и происходит с большей интенсивностью линейного роста. Таким образом растения адаптируются к выживанию в неблагоприятной среде.

Таблица 4.3

Прирост фукусов в бухте Сероглазка в 1999 году, см

Период	Возраст растений, годы						
	1	2	3	4	5	6	7
Май – июнь	0,28	1,80	2,21	-0,49	3,82	10,31	8,99
Июнь – июль	0,13	0,15	0,14	0,31	0,20	0,69	0,80
Июль – август	0,10	0,09	0,12	0,40	0,28	0,49	1,65
Август – сентябрь	0,14	0,31	1,26	3,26	0,67	-2,72	-2,65

Особенностью развития многолетних видов водорослей является неравномерное накопление массы слоевищ в разные годы жизни. Особенно значительные ее изменения происходят в период их вступления в размножение. Увеличение массы в этом возрасте сопровождается активным линейным ростом, который по времени всегда несколько опережает ее. У многих долгоживущих организмов накопление массы тела может начинаться только через несколько лет после прекращения роста. У короткоцикловых видов распределение по времени периодов роста и накопления массы иное.

Продолжительность жизни фукусовых водорослей обычно не превышает 6–12 лет. У них, как это показывают изучение научной литературы и проведенные нами исследования, скачок линейного роста и резкое увеличение массы слоевища происходит в течение одного вегетационного сезона у определенной возрастной генерации. Установить, на каком году жизни растений происходят эти изменения, помогает сравнительное изучение размерно-возрастных параметров представителей популяции.

Сроки жизни водорослей в значительной мере зависят от условий их обитания. В неблагоприятной среде они могут заметно сокращаться. Это мы наблюдали у парамуширской популяции *F. evanescens* (Чмыхлова, 2002). Особенно негативно на развитие водорослей влияет антропогенное загрязнение. Оно влечет за собой изменение стратегии развития и размножения популяции. Это, например, было показано исследованиями бурой водоросли *Laminaria bongardiana* в Авачинской губе, проведенными Т.Н. Королёвой (2002).

Приступая к выяснению особенностей накопления массы фукусов в разные годы жизни, мы полагали, что изучение растений, произрастающих в чистых и загрязненных участках побережья, позволит понять адаптационную стратегию развития вида в неблагоприятной среде и дать объективную оценку экологического состояния районов исследования.

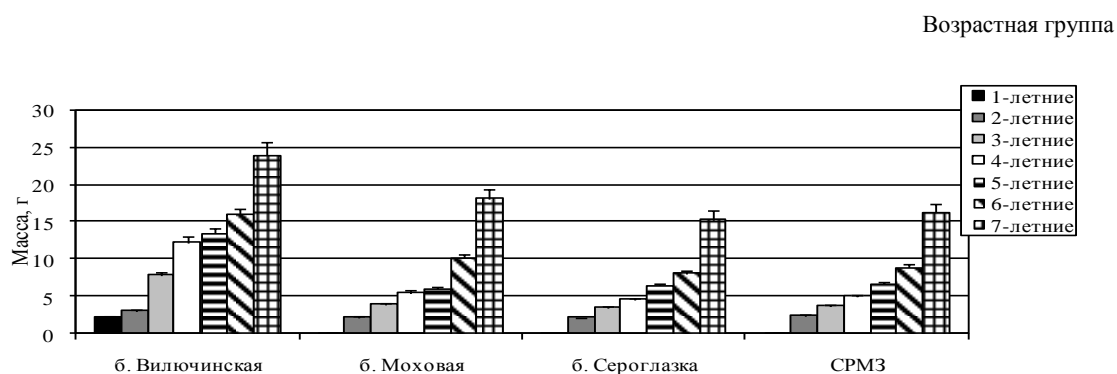
Процесс сезонного накопления массы фукусами изучен достаточно полно (Возжинская, 1986; Толстикова, 1974; Moss, 1964; и др.). Однако основные исследования в этом направлении были сделаны для растений из чистых местообитаний. Они показали, что увеличение массы у фукуса происходит за счет роста вегетативных и генеративных ветвей и начинается весной. Наиболее значительно масса слоевищ увеличивается в период созревания рецептакулов. В момент их полной зрелости они могут составлять 80–85% от общей массы слоевища. Характерной чертой сезонного изменения массы является и ее резкое падение в период высева гамет и сброса рецептакулов. При этом величина осенней потери массы зависит от уровня вклада возрастной генерации в воспроизводство популяции, и чем он у растений больше, тем значительнее сезонные изменения его массы. По ним также можно судить об адаптационной стратегии развития популяции в неблагоприятной среде и степени ее загрязнения.

В ходе своих исследований мы наряду с сезонным изменением длины разновозрастных растений изучали изменение их массы. Результаты проведенного исследования приводятся ниже.

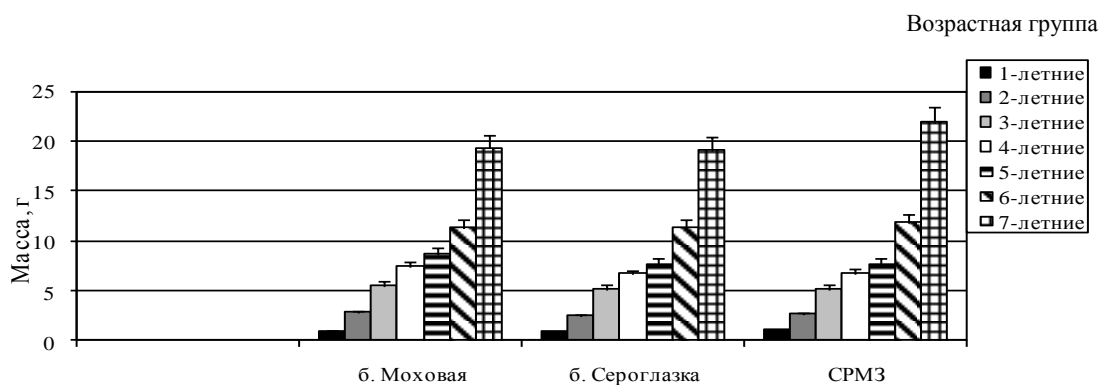
Динамика изменения массы в июне и июле 1998 г. представлена на рис. 4.10 (а, б). Из приведенного рисунка видно, что масса фукусов в исследуемых районах Авачинской губы различна. Кроме того, при сравнении их массы с данными, полученными в б. Вилючинская, заметно, насколько накопление массы у этих растений больше, чем в разных местах Авачинской губы. Так, в июне первородные растения в б. Вилючинская опережали одновозрастных представителей из б. Моховая и района СРМЗ на 95,5%, а из б. Сероглазка – на 97,3%.

Двухлетние растения из б. Вилючинская были тяжелее растений из б. Моховая на 28,1%, из района СРМЗ – на 20,3%, из б. Сероглазка – на 31,9%.

Двухлетние растения из б. Вилючинская были тяжелее растений из б. Моховая на 28,1%, из района СРМЗ – на 20,3%, из б. Сероглазка – на 31,9%. Трехлетние представители изучаемого вида в б. Вилючинская имели большую массу, чем растения из б. Моховая на 49,3%, из района СРМЗ – на 53,6%, из б. Сероглазка – на 55,5%. Четырехлетние фукусы из б. Вилючинская были тяжелее растений из б. Моховая на 55,5%, из района СРМЗ – на 59,8%, из б. Сероглазка – на 63%. Такая же тенденция наблюдалась и у растений старших возрастов. Так, пятилетние растения из б. Вилючинская опережали по накоплению массы одновозрастных представителей из б. Моховая, района СРМЗ, б. Сероглазка на 55, 50,4 и 52%, шестилетние – на 36,25, 44,5 и 48,9%, семилетние – на 24,3, 32 и 36% соответственно.



а



б

Рис. 4.10. Особенности распределения средних показателей массы разновозрастных представителей *Fucus evanesceps* в июне (а) и июле (б) 1998 года

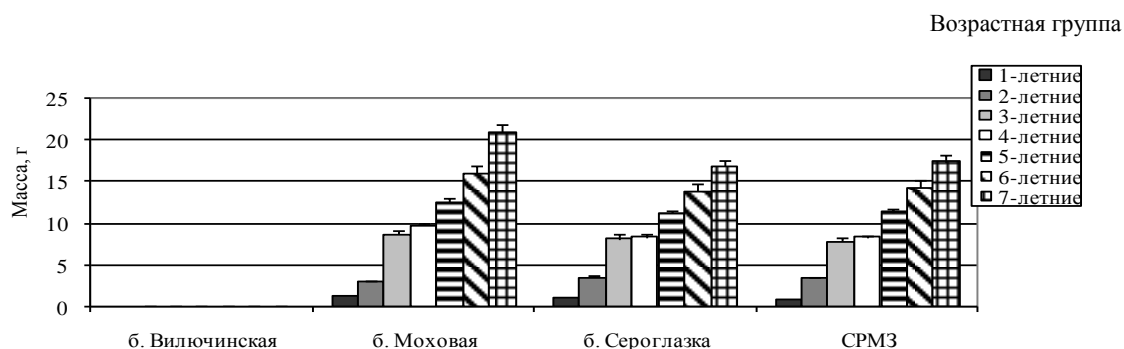
В июле фукусы выросли по сравнению с июнем. При этом первогодние растения стали тяжелее в б. Моховая на 89,5%, в районе СРМЗ – на 90%, в б. Сероглазка – на 93,2%. Двухлетние растения увеличили свою массу в б. Моховая на 19,8%, в районе СРМЗ – на 6,4%, в б. Сероглазка – на 15,9%. Трехлетние фукусы стали тяжелее в б. Моховая на 28,4%, в районе СРМЗ – на 30,1%, в б. Сероглазка – на 32,5%. Четырехлетние фукусы в июле увеличили массу в б. Моховая на 26,8%, в районе СРМЗ – на 26,4%, в б. Сероглазка – на 32%. Пятилетние фукусы стали тяжелее в б. Моховая на 29,7%, в районе СРМЗ – на 12,9%, в б. Сероглазка – на 15,1%. Растения старших возрастных генераций также накапливали массу. Шестилетние фукусы увеличили ее, по сравнению с июнем, в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 10,2, 25,1 и 27,9%, семилетние – на 6,0, 25,4 и 19,4% соответственно.

В августе (рис. 4.11, а) накопление массы растениями продолжалось. При этом первогодние растения в б. Моховая увеличили массу на 30,1%, в районе СРМЗ – на 22,5%, в б. Сероглазка – на 27,9%. Двух-

летние растения в августе стали тяжелее в б. Моховая на 8,3%, в районе СРМЗ – на 6,8%, в б. Сероглазка – на 23,9%. Трехлетние растения в августе увеличили массу в б. Моховая на 42%, в районе СРМЗ – на 37,1%, в б. Сероглазка – на 38,9%.



а



б

Рис. 4.11. Особенности распределения средних показателей массы разновозрастных представителей *Fucus evanesceus* в августе (а) и сентябре (б) 1998 года

Четырехлетние фукусы стали тяжелее одновозрастных представителей в июле в б. Моховая на 52,8%, в районе СРМЗ – на 57,1%, в б. Сероглазка – на 51,7%. Пятилетние фукусы увеличили массу в б. Моховая на 56,6%, в районе СРМЗ – на 54%, в б. Сероглазка – на 55,6%. У растений старших возрастных групп в этот период наблюдалось резкое увеличение массы. Так, шестилетние фукусы увеличили массу в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 90,2, 89,7 и 90,2%, семилетние – на 84,5, 81,9 и 84,7% соответственно.

Это происходит потому, что в августе у фукусов завершается созревание рецептакулов. В этот период рецептакулы увеличиваются в 10–12 раз в объеме, в связи с этим общая масса растения увеличивается, а так как процент фертильных ветвей у растений старших возрастных групп больше, большее увеличение массы происходит у этих генераций. Кроме того, растения увеличивают массу за счет верхушечного роста новых ветвей.

Если сравнить значение самого крупного представителя из Авачинской губы с данными, полученными из б. Вилючинская, видно, что первогодние растения из б. Вилючинская имели большую массу по сравнению с самыми тяжелыми представителями из Авачинской губы на 32%, двухлетние растения – на 2,9%, трехлетки – на 4,7%, четырехлетние и пятилетние растения из б. Вилючинская были легче самых крупных представителей из Авачинской губы на 41,3 и 34,4% соответственно. Шестилетние и семилетние растения из б. Вилючинская опережали по массе растения из Авачинской губы на 49,2 и 57% соответственно.

В сентябре (рис. 4.11, б) у представителей некоторых возрастных поколений наблюдалось снижение массы. Так, первогодние фукусы в б. Моховая снизили массу на 3,8%, в районе СРМЗ – на 41,8%, в б. Сероглазка – на 8%. Двухлетние растения в б. Моховая свою массу не изменили, в районе СРМЗ они стали тяжелее на 16,8%, в б. Сероглазка – на 7%.

Трехлетние фукусы снизили свою массу во всех районах исследований. В б. Моховая они стали легче на 10,3%, в районе СРМЗ – на 5,2%, в б. Сероглазка – на 3,6%. Масса четырехлетних фукусов уменьшилась в б. Моховая на 62,9%, в районе СРМЗ – на 88,4%, в б. Сероглазка – на 66,2%. Пятилетние растения уменьшили массу в б. Моховая на 58,9%, в районе СРМЗ – на 47,3%, в б. Сероглазка – на 53,3%.

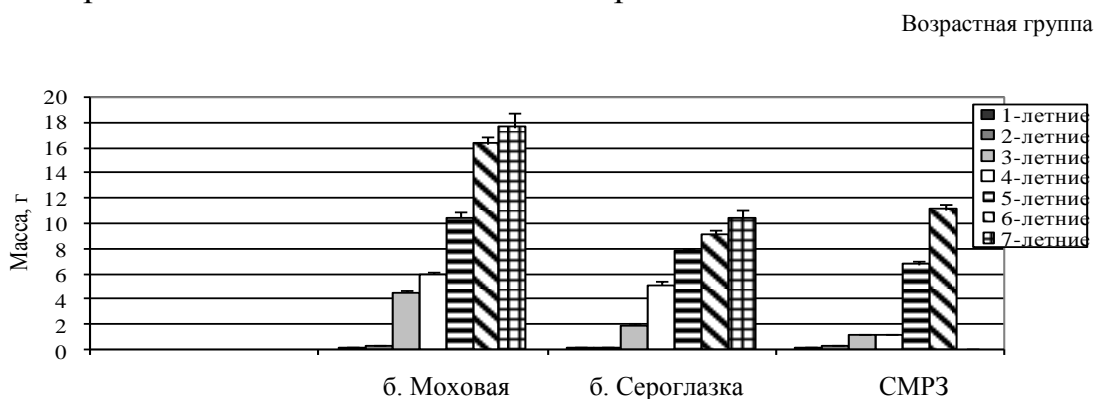
У растений старших возрастных поколений в сентябре также наблюдалось снижение массы, причем происходил этот процесс более интенсивно. Так, масса шестилетних фукусов из б. Моховая снизилась на 86,2%, в районе СРМЗ – на 87,5%, в б. Сероглазка – на 88,1%. Семилетние растения уменьшили свою массу в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 83,2, 85,6 и 86,4% соответственно. Это объяснимо теми же причинами: сбросом рецептакулов и частичной экскрецией органических веществ в окружающую среду в этот период.

Трехлетние растения в б. Моховая выросли на 32,7%, в районе СРМЗ и б. Сероглазка они стали легче на 66,0 и 46,5% соответственно.

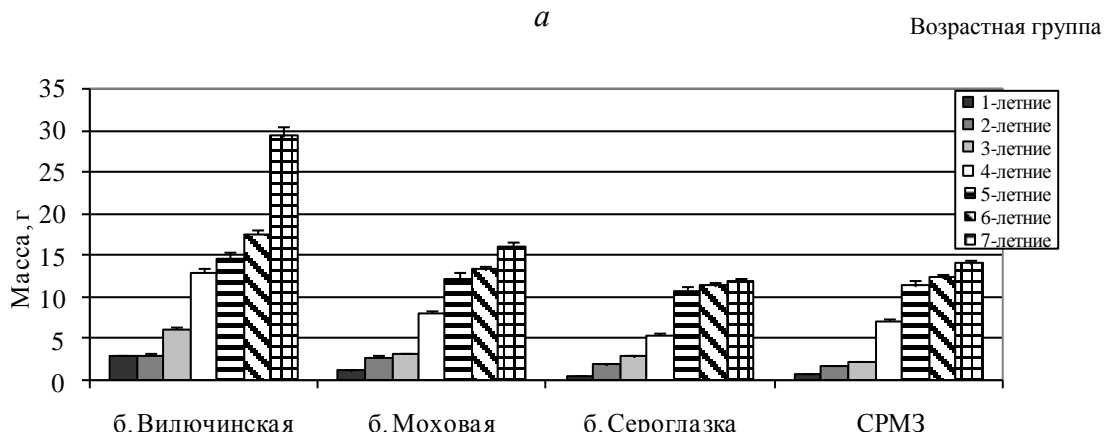
Следующие исследования были продолжены в мае 1999 г. (рис. 4.12, а). Было установлено некоторое снижение массы образцов по сравнению с данными сентября 1998 г. Масса проростков во всех районах Авачинской губы была стабильной и составила 0,1 г. Двухлетние фукусы (в прошлом году – первогодки) в б. Моховая уменьшили массу на 72,5%, в районе СРМЗ – на 89%, в б. Сероглазка – на 82,3%.

Четырехлетние растения уменьшили свою массу в б. Моховая на 46,2%, в районе СРМЗ – на 86,5%, в б. Сероглазка – на 59,2%. Пятилетние растения увеличили массу в б. Моховая на 6,8%, снизили массу в районе СРМЗ и б. Сероглазка на 24 и 8,3% соответственно. Шестилетние растения также увеличили массу только в б. Моховая на 23%, в районе СРМЗ и б. Сероглазка они стали легче на 3,0 и 23,2% соответственно. Семилетние растения выросли и увеличили массу в б. Мохо-

вая на 9,5%, в б. Сероглазка они потеряли массу на 32,7%, в районе СРМЗ в мае семилетних образцов в выборках не содержалось. Мы полагаем, что описанные выше причины уменьшения массы растений в этот период влияют на снижение массы растений.



а



б

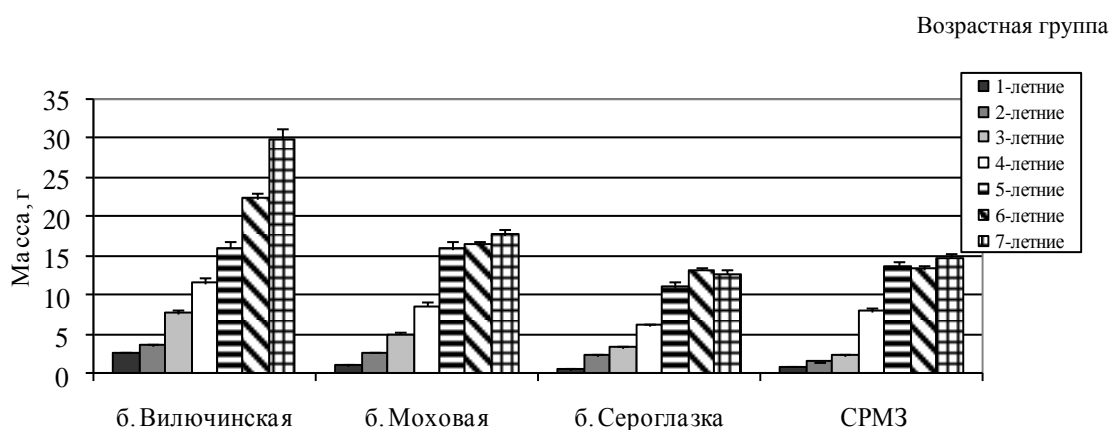
Рис. 4.12. Особенности распределения средних показателей массы разновозрастных представителей *Fucus evanesceus* в мае (а) и июне (б) 1999 г.

В июне (рис. 4.12, б), по сравнению с маем, фукусы накапливали массу. Первогодние фукусы стали тяжелее в б. Моховая на 91,1%, в районе СРМЗ – на 87,5%, в б. Сероглазка – на 80,4%. Двухлетние растения увеличили массу в б. Моховая на 86,7%, в районе СРМЗ – на 82,3%, в б. Сероглазка – на 89,2%. Трехлетние фукусы в июне уменьшили массу в б. Моховая на 43,4%, в районе СРМЗ и б. Сероглазка их масса увеличилась на 47,7 и 32,1% соответственно. Четырехлетние фукусы увеличили массу в б. Моховая на 25,9%, в районе СРМЗ – на 84%, в б. Сероглазка – на 6,1%. Пятилетние растения стали тяжелее одно-возрастных представителей в б. Моховая на 13,5%, в районе СРМЗ – на 40,2%, в б. Сероглазка – на 26,7%. Масса шестилетних фукусов в б. Моховая уменьшилась на 22,3%, в районе СРМЗ и б. Моховая увеличилась на 9,6 и 19,7% соответственно. Семилетние представители

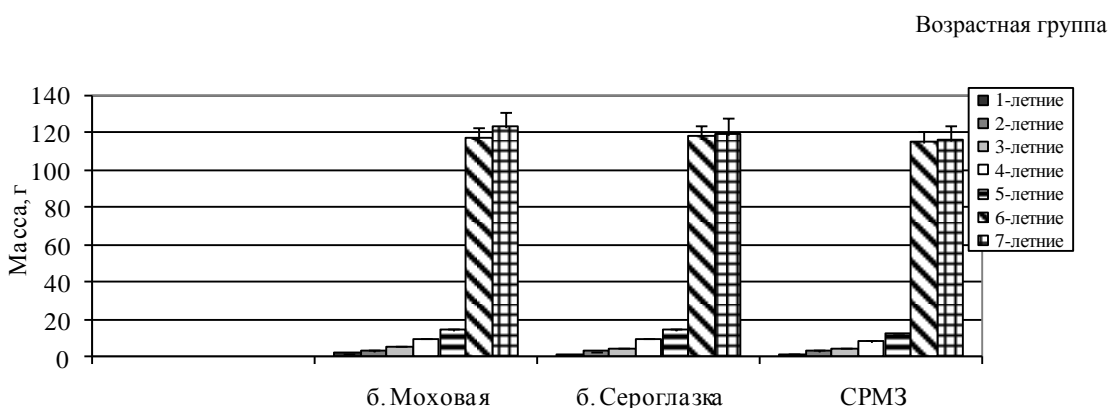
изучаемого вида в б. Моховая уменьшили массу на 22,3%, в б. Сероглазка масса фукусов увеличилась на 11,3%. Семилетние образцы из района СРМЗ в июне имели массу 13,9 см. Сопоставить их с предыдущим месяцем не представляется возможным, поскольку в мае в выборке из СРМЗ отсутствовали представители седьмого года жизни.

Сравнивая представителей всех возрастных генераций, имеющих наибольшую массу из б. Моховая со значениями, полученными в б. Вилючинская, видим, что первогодние растения из б. Вилючинская опережали по накоплению массы растения из Авачинской губы на 61%, двухлетние – на 9,7%, трехлетние растения – на 49%, четырехлетние – на 38,1%, пятилетние фукусы – на 16,2%, шести- и семилетние растения – на 24 и 45,8% соответственно.

В июле (рис. 4.13, а) накопление массы фукусов продолжалось.



а



б

Рис. 4.13. Особенности распределения средних показателей массы разновозрастных представителей *Fucus evanesceus* в июле (а) и августе (б) 1999 года

Первогодние представители в июле, по сравнению с июнем, массу не изменили ни в одном из исследуемых районов.

Двухлетние растения в б. Моховая массу не изменили, в районе СРМЗ их масса уменьшилась на 13,3%, в б. Моховая масса фукусов увеличилась на 22,5%, в б. Вилючинская – на 16,7%. Трехлетние растения в б. Моховая выросли на 32,7%, в районе СРМЗ и б. Сероглазка они стали легче на 66,0 и 46,5% соответственно. Четырехлетние растения уменьшили свою массу в б. Моховая на 46,2%, в районе СРМЗ – на 86,5%, в б. Сероглазка – на 59,2%. Пятилетние растения увеличили массу в б. Моховая, районе СРМЗ, бухтах Сероглазка и Вилючинская на 24,6, 18,2, 5,4 и 11,1% соответственно, шестилетние растения на 19,4, 8,9, 14,7 и 21,9% соответственно, семилетние представители изучаемого вида увеличили массу в указанных районах на 11,1, 6,1, 8,3 и 2,7% соответственно.

В августе (рис. 4.13, б) накопление массы фукусами продолжалось. Первогодние растения в б. Моховая увеличили массу на 0,1%, в районе СРМЗ – на 18,2%, в б. Сероглазка – на 14,3%. Двухлетние растения в б. Моховая массу не увеличили, в районе СРМЗ и б. Сероглазка фукусы увеличили массу на 44,4 и 7,7% соответственно. Трехлетние представители изучаемого вида увеличили массу в б. Моховая на 5,7%, в районе СРМЗ – на 46,7%, в б. Сероглазка – на 18,8%. Четырехлетние растения стали весить больше, чем одновозрастные представители в июле в б. Моховая на 10,4%, в б. Сероглазка – на 35,8%, в районе СРМЗ масса фукусов не изменилась. Пятилетние растения в б. Моховая увеличили массу на 13,7%, в районе СРМЗ – на 16,8%, в б. Сероглазка – на 17,2%. Шестилетние растения увеличили массу в б. Моховая на 85,9%, в районе СРМЗ – на 88,3%, в б. Сероглазка – на 88,7%. Семилетние фукусы увеличили массу в б. Моховая на 85,5%, в районе СРМЗ – на 87,2%, в б. Сероглазка – на 89,3%. Как отмечалось выше, на этот период приходится завершение созревания рецептакулов и подготовка растения к высеву гамет.

В сентябре (рис. 4.14) накопление массы происходило не у всех возрастных генераций. Первогодние представители в б. Моховая увеличили массу на 23,5%, в районе СРМЗ – на 4,3%, в б. Сероглазка – на 30%. Двухлетние фукусы стали тяжелее одновозрастных представителей в б. Моховая и в районе СРМЗ на 6,9%, в б. Сероглазка масса растений не изменилась. Трехлетние представители изучаемого вида увеличили массу в б. Моховая на 3,6%, в районе СРМЗ – на 13,5%, в б. Сероглазка масса растений уменьшилась на 26,2%.

Масса четырехлетних фукусов в б. Моховая увеличилась на 8,6%, в районе СРМЗ – на 8%, в б. Сероглазка масса фукусов уменьшилась на 41,8%. Пятилетние растения увеличили массу в б. Моховая и районе СРМЗ на 6,8 и 4,2% соответственно, в б. Сероглазка масса растений уменьшилась на 18,6%. Фукусы старших возрастных групп после сброса рецептакулов уменьшили массу. Шестилетние растения после сбро-

са рецептакулов в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка уменьшили массу на 85,4, 87,2 и 89,9% соответственно, семилетние – на 84,3, 85,9 и 88% соответственно.

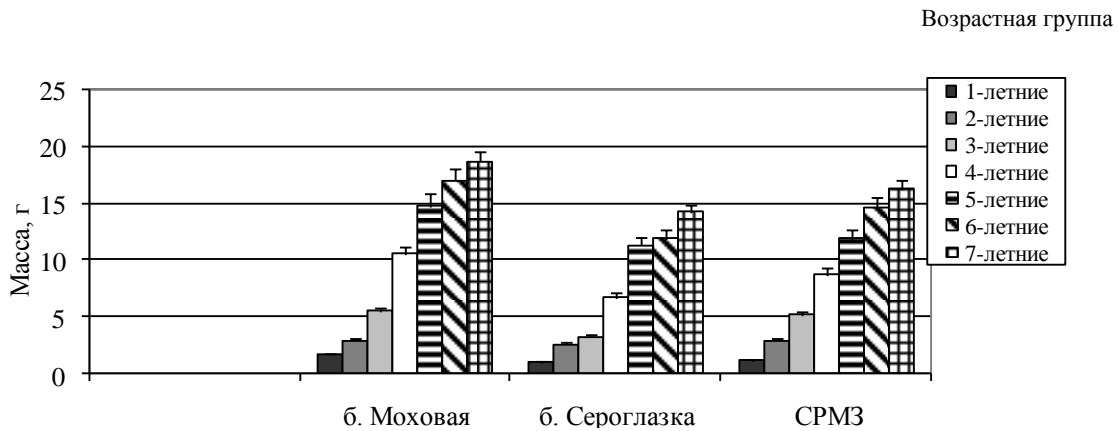
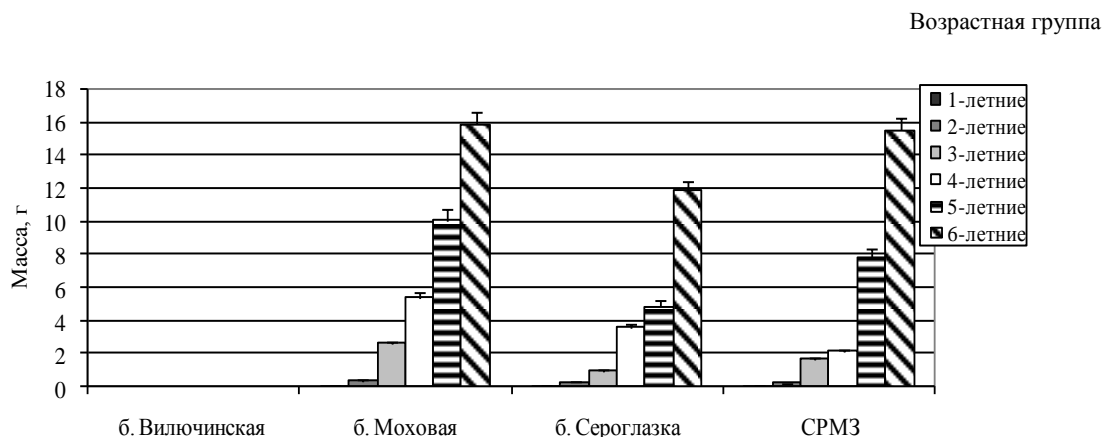


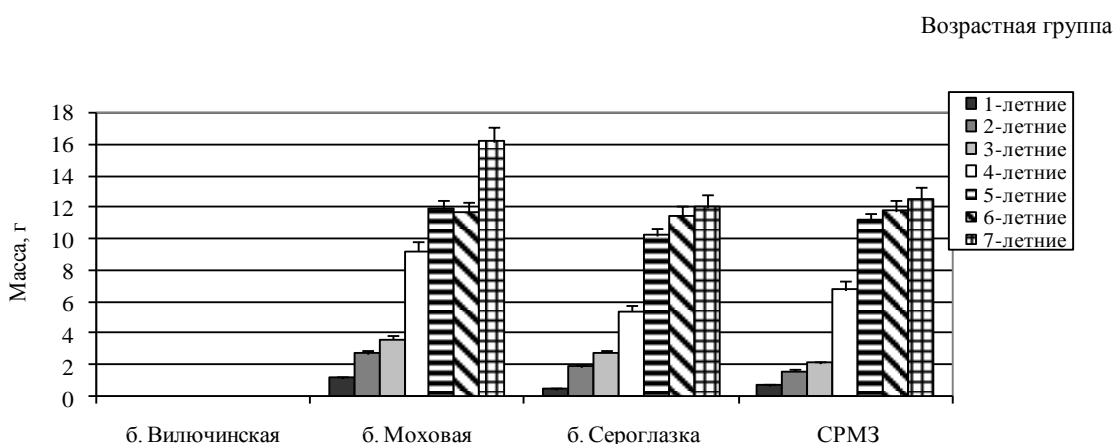
Рис. 4.14. Особенности распределения средних показателей массы разновозрастных представителей *Fucus evanesceus* в сентябре 1999 года

В 2000 г. все вышеописанные закономерности роста фукусов сохранились. Как и в предыдущем году, после зимнего периода произошло некоторое уменьшение массы растений весной. Так, в мае (рис. 4.15, а) масса проростков составила во всех районах исследований 0,1 см. Двухлетние растения уменьшили массу в б. Моховая на 76,5%, в районе СРМЗ – на 82,6%, в б. Сероглазка – на 70%. Трехлетние фукусы стали легче в б. Моховая на 11,5%, в районе СРМЗ – на 41,4%, в б. Сероглазка – на 61%. Масса четырехлетних фукусов в б. Моховая уменьшилась на 1,8%, в районе СРМЗ – на 59,6%. В б. Сероглазка масса растений увеличилась на 11,1%. Пятилетние растения также потеряли массу в б. Моховая на 3,8%, в районе СРМЗ – на 9,2%, в б. Сероглазка – на 26,9%. Шестилетние фукусы увеличили массу в б. Моховая на 6,9%, в районе СРМЗ – на 23,7%, в б. Моховая – на 5,04%. Семилетних растений в объеме выборки ни в одном из районов исследований найдено не было.

В июне (рис. 4.15, б) у фукусов начинается активный рост. В этот период первогодние представители выросли в б. Моховая на 91,4%, в районе СРМЗ – на 85,7%, в б. Сероглазка – на 80%. Масса двухлетних представителей увеличилась в б. Моховая на 85,2%, в районе СРМЗ – на 87,5%, в б. Сероглазка – на 84,2%. Трехлетние фукусы увеличили массу в б. Моховая на 27,8%, в районе СРМЗ – на 19%, в б. Сероглазка – на 64,3%.



а



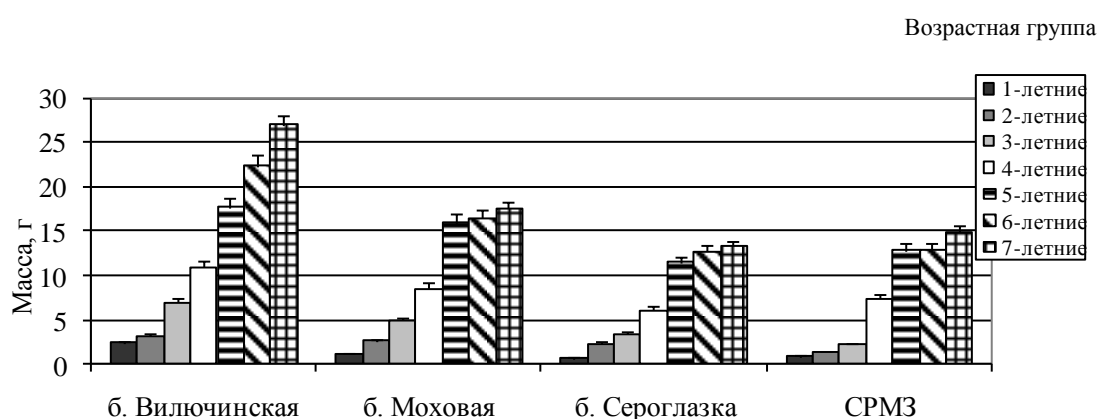
б

Рис. 4.15. Особенности распределения средних показателей массы разновозрастных представителей *Fucus evanesceus* в мае (а) и июне (б) 2000 года

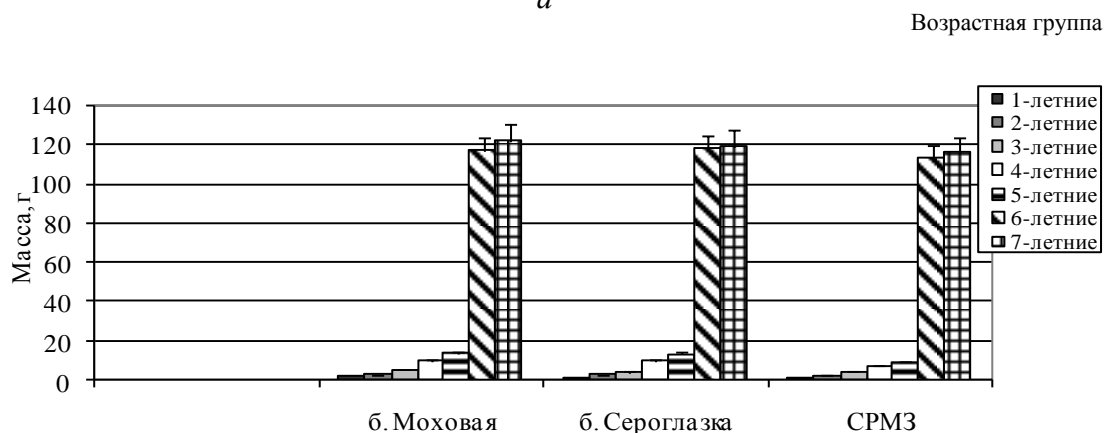
Четырехлетние представители увеличили массу в б. Моховая на 41,3%, в районе СРМЗ – на 69,1%, в б. Сероглазка – на 33,3%. Пятилетние фукусы в б. Моховая также увеличили массу на 15,1%, в районе СРМЗ – на 28,8%, в б. Сероглазка – на 52%. Масса шестилетних фукусов уменьшилась в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 27, 25 и 4,2% соответственно. Сравнить массу семилетних представителей не представляется возможным, так как в мае их не было в общем объеме выборки. Масса семилетних представителей в июне в б. Моховая составила 16,1 см, в районе СРМЗ – 12,5 см, в б. Сероглазка – 12 см.

В июле (рис. 4.16, а) рост фукусов продолжался. Первогодние проростки в б. Моховая сохранили прежнюю массу, в районе СРМЗ их масса увеличилась на 12,5%, в б. Сероглазка – на 16,6%. Двухлетние растения уменьшили массу в б. Моховая и районе СРМЗ на 3,7 и 12,5% соответственно. В б. Сероглазка двухлетние фукусы выросли на 17,4%.

Трехлетние представители в б. Моховая увеличили массу на 26,5%, в районе СРМЗ – на 4,5%, в б. Сероглазка – на 15,1%. Масса четырехлетних фукусов в б. Моховая уменьшается на 7,6%, в районе СРМЗ и б. Сероглазка она увеличилась на 8,1 и 11,5% соответственно. Пятилетние представители изучаемого вида увеличили массу в б. Моховая на 25,2%, в районе СРМЗ – на 13,3%, в б. Сероглазка – на 10,5%. Шестилетние фукусы увеличили массу в б. Моховая на 29,3%, в районе СРМЗ – на 8,6%, в б. Сероглазка – на 10,2%. Масса семилетних фукусов увеличилась в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 8,0, 16,1 и 9,5% соответственно.



а



б

Рис. 4.16. Особенности распределения средних показателей массы разновозрастных представителей *Fucus evanesceus* в июле (а) и августе (б) 2000 года

Сравнивая самых тяжелых представителей каждой возрастной группы из Авачинской губы с растениями из б. Вилючинская, отмечаем, что растения из б. Вилючинская имеют большую массу, чем растения в Авачинской губе. У первогодних представителей эта разница составляет 54,2%, двухлетних – 18,7%, трехлетних – 29%, четырехлетних – 22%, пятилетних – 9,7%, шестилетних – 26,4%, семилетних – 35,2%.

В июле (рис. 4.16, б) фукусы продолжали накапливать массу. Она увеличилась у первогодних представителей в б. Моховая на 8,3%, в районе СРМЗ – на 11,1%, в б. Сероглазка – на 14,3%. Двухлетние представители изучаемого вида увеличили массу в б. Моховая на 3,7%, в районе СРМЗ – на 41,7%, в б. Сероглазка – на 8%. Трехлетние растения стали тяжелее в б. Моховая на 7,5%, в районе СРМЗ – на 48,8%, в б. Сероглазка – на 19,5%.

Четырехлетние фукусы выросли и увеличили массу в б. Моховая на 11,5%, в районе СРМЗ она не изменилась, в б. Сероглазка масса фукусов увеличилась на 35,8%. Масса пятилетних растений в б. Моховая и районе СРМЗ уменьшилась на 13,2% и 28,9% соответственно. В б. Сероглазка масса фукусов увеличилась на 13,6%. У растений старших возрастных групп произошло резкое увеличение массы. Она возросла у шестилетних фукусов в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 86, 88,6 и 89,2% соответственно, у семилетних на – 85,6, 87,1 и 88,8% соответственно.

В сентябре (рис. 4.17) масса фукусов младших возрастов продолжала расти, представители старших возрастных групп теряли массу ввиду сброса рецептакулов. Так, масса первогодних представителей в б. Моховая возросла на 14,3%, в районе СРМЗ – на 10%, в б. Сероглазка – на 22,2%.

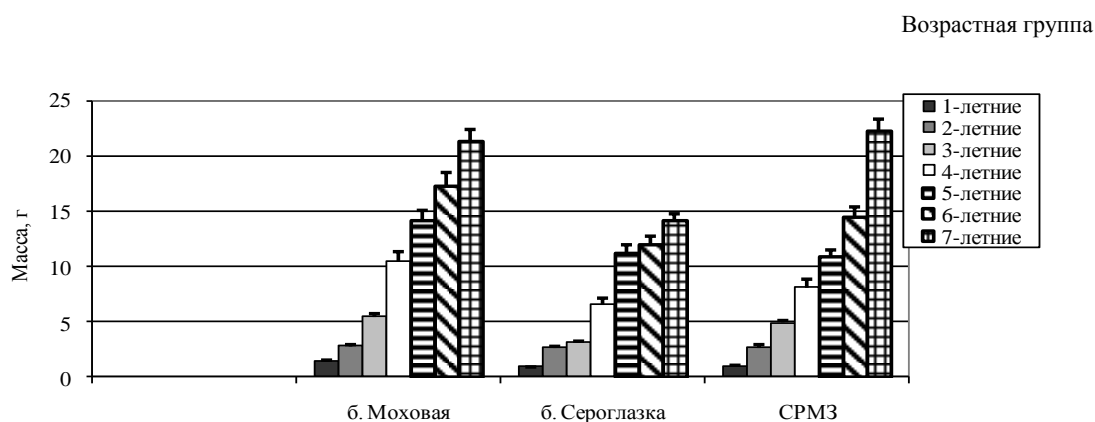


Рис. 4.17. Особенности распределения средних показателей массы разновозрастных представителей *Fucus evanescentis* в сентябре 2000 года

Двухлетние фукусы увеличили массу в б. Моховая на 3,6%, в районе СРМЗ – на 11,1%, в б. Сероглазка – на 3,8%. Трехлетние фукусы увеличили массу в б. Моховая на 1,8%, в районе СРМЗ – на 12,2%, в б. Сероглазка масса уменьшилась на 24,4%. Масса четырехлетних растений увеличилась в б. Моховая и районе СРМЗ на 7,7 и 9,9% соответ-

ственно. В б. Сероглазка масса фукусов по-прежнему уменьшается на 31,6%. Пятилетние представители изучаемого вида также увеличили массу в б. Моховая и районе СРМЗ на 2,1 и 15,7% соответственно. Масса растений в б. Сероглазка уменьшилась на 15,1%. Масса шестилетних и семилетних представителей значительно уменьшилась. Так, шестилетние растения уменьшили массу в б. Моховая, районе СРМЗ и б. Сероглазка на 85,3, 87,2 и 90,0% соответственно, семилетние – на 82,5, 81,0 и 88,1% соответственно.

Проведенные исследования позволяют говорить о том, что в экологически чистых условиях накопление массы слоевищ приходится на период созревания рецептакулов. При этом масса зрелых растений по сравнению с начальной увеличивается наиболее заметно, до 80 раз, и наиболее значительно прибавление массы у пяти- и шестилетних растений. Период созревания рецептакулов в чистой среде продолжается вплоть до первой декады сентября. Здесь растения вступают в размножение на четвертом году жизни. Основной вклад в воспроизводство популяции вносят пяти- и шестилетние представители. Сброс пустых рецептакулов происходит в конце августа – начале сентября. И при этом теряется до 73% общей массы популяции.

В загрязненной среде период созревания рецептакулов заканчивается на 15–17 сут раньше, чем в ненарушенной среде. При этом масса растений увеличивается в 65–70 раз, наиболее значимое прибавление массы наблюдается у шести- и семилетних растений. Здесь растения становятся половозрелыми на третьем году жизни. Сброс пустых рецептакулов заканчивается в последнюю декаду августа. При этом теряется до 75% общей массы популяции. В целом изменение массы у фукусов хорошо сочетается с ходом проходящих у них ростовых процессов.

ГЛАВА 5. ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ *F. EVANESCENS* В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

Изучение возрастной структуры популяций водорослей и других гидробионтов, как известно, дает надежную информацию об их состоянии (Константинов, 1986; South G.R., Whittick A., 1987; Willenbrink, 1915; Wynne, 1969, 1976; и др.), которое в свою очередь позволяет судить о состоянии среды обитания видов. Поэтому мы полагали, что изучение возрастной структуры поселений фукуса в разных районах Авачинского залива позволит полнее судить об уровне их загрязнения и даст дополнительные признаки для разработки методов биомониторинга.

Представители рода *Fucus* характеризуются достаточно длительным, по сравнению с другими водорослями, сроками жизни. Так, судя по литературным данным, максимальный возраст *F. vesiculosus* в Баренцевом и Белом морях колеблется в широких пределах и составляет в среднем 8–10 лет, самые старые растения этого вида доживают до 13 лет (Кузнецов, 1960, 1962; Возжинская, 1986). Однако в других районах Атлантики представители *F. vesiculosus* имеют значительно меньшую продолжительность жизни. Например, на западном побережье Балтийского моря этот вид может жить до семи лет (Müller-stoll, Kunzenbach, 1956), а на побережье штата Мэн (США) он живет в среднем два – четыре года (Keser *et al.*, 1981), у берегов Англии – три года (Knight, Parke, 1950).

Аналогичная ситуация наблюдается и у *F. serratus*, который в одних районах Белого моря может жить до 14 лет (Кузнецов, 1960), а в других – не более шести лет (Возжинская, 1986). В Северной Норвегии его популяции имеют сложную возрастную структуру, и отдельные растения доживают до 13 лет (Printz, 1926).

Таким образом, анализ литературных данных показывает, что продолжительность жизни фукусов в пределах ареала значительно изменяется, что определяется сложным сочетанием климатических, гидрологических и гидрохимических факторов. Оптимальные условия их обитания, судя по всему, складываются в нормальных соленых и слабо опресненных водах северных умеренных широт. Несмотря на то, что в настоящее время существует достаточно обширная литература по изучению воздействия на виды и популяции фукусов отдельных экологических факторов, определенная точка зрения о том, как на их возрастное развитие влияет комплекс условий среды, в настоящее время пока отсутствует.

У здоровых долгоживущих популяций фукусовых водорослей в местах, где продолжительность их жизни большая, возрастная структура сложная, но в целом достаточно устойчивая и однообразная. В таких поселениях по численному составу преобладают растения первого – третьего годов жизни, но основную растительную массу формируют представители более взрослых генераций.

Среди экологических факторов, определяющих продолжительность жизни растений и, как следствие этого, влияющих на возрастную структуру популяций, особую роль играют опреснение, температурный режим, длина дня, гидродинамика вод. Большое значение имеет также глубина произрастания. Наши наблюдения показывают, что в верхних отделах литорали растения сталкиваются с более регулярными стрессовыми ситуациями. В суровые зимы их уничтожает здесь мощный ледовый припай, частые летние дожди или, напротив, избыточная ультрафиолетовая радиация и сильное пересыхание. Поэтому наиболее полноценную возрастную структуру имеет фукусовое сообщество, развивающееся в нижних горизонтах осушной зоны. Именно в таких участках литорали отбирались все изученные нами пробы фукуса.

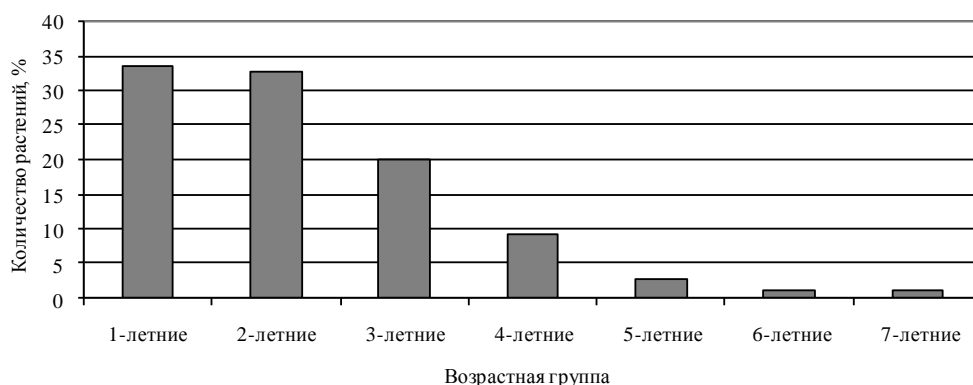
Определять численность возрастных групп у некоторых видов фукусов достаточно сложно из-за наличия у клоновых растений общей подошвы, от которой может отходить несколько десятков вертикальных слоевищ. При этом появление таких проростков сильно растянуто во времени, приурочено к разным годам вегетации материнского растения. Иногда под пологом одних видов или на их подошве прорастают зиготы других видов фукуса. В результате развития новых проростков под зарослями взрослых растений образуется нижний ярус растительности иногда своего, иногда даже чужого вида (Возжинская, 1986). На Камчатке, как уже говорилось выше, встречается только один вид фукуса – *F. evanescens*. Поэтому в наших исследованиях подобная проблема не возникала и подсчет численного состава разновозрастных групп не вызывал особых затруднений.

В ходе изучения возрастной структуры популяций в разные сезоны года в местах с различным типом и уровнем загрязнения, определяли количественный состав разновозрастных групп растений и их процентные соотношения. При подсчете растений отмечали их фертильное состояние и в ходе последующего анализа данных устанавливали вклад представителей разных возрастных групп водорослей в воспроизводство популяций. Материал для изучения возрастной структуры фукусовых поселений собирали у разных участков побережья внутренней части Авачинской губы и в б. Вилючинская. Эти бухты имеют значительное геоморфологическое и гидрологическое сходство и отличаются, главным образом, уровнем загрязнения. Пробы фукуса, собранные в б. Вилючинская, использовались как контрольные из чистых местообитаний.

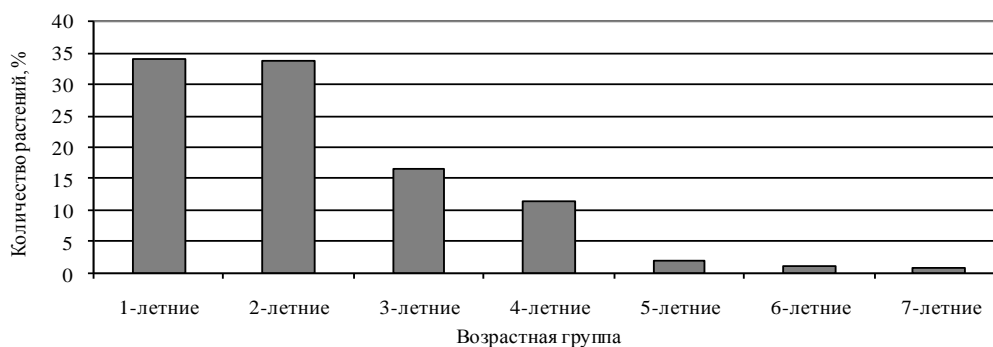
Для изучения возрастной структуры фукусовых поселений во внутренней части Авачинской губы использовались пробы водорослей, собранные в б. Моховая, б. Сероглазка, в районе дамбы у СРМЗ. Во всех районах исследования пробы водорослей собирались в 1999 и 2000 гг. ежемесячно, с мая по октябрь. Наиболее полный, статистически достоверный материал по сезонному развитию фукуса был собран в б. Моховая.

Результаты изучения возрастного состава фукуса приведены на рис. 5.1–5.8. По ним можно судить о долевом участии разновозрастных растений *F. evanescens* в формировании фукусового сообщества и о помесичных изменениях возрастной структуры популяции, возникающих под воздействием погодных и гидрологических изменений.

Первые пробы фукуса в б. Моховая были собраны в первой декаде мая, когда литоральная зона была уже полностью свободна от ледового припая. Результаты обработки этого материала приведены на рис. 5.1, а. Из него видно, что в мае доля первогодних растений составила 33,4%.



а



б

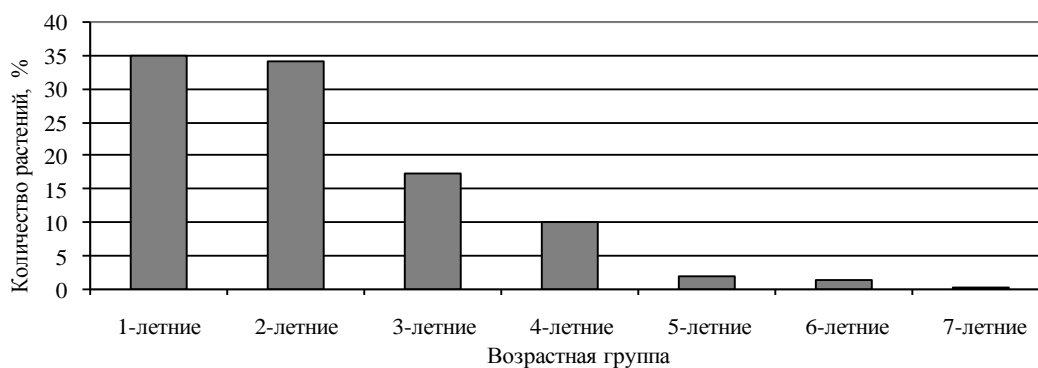
Рис. 5.1. Возрастная структура популяции *Fucus evanescens* в бухте Моховая в мае (а) и июне (б) 1999 года

Столь же многочисленными были и двухлетние растения, доля которых в общем объеме пробы составляет 32,6%. Но присутствие в популяции трехлетних представителей было почти вдвое меньшим. Их удельный вес составил 19,9%. Численность растений старших возрастов сократилась в 4–30 раз по отношению к численности сеголетков. Так, доля четырех-, пяти-, шести- и семилетних растений составляет 9,2, 2,7, 1,2 и 1% соответственно.

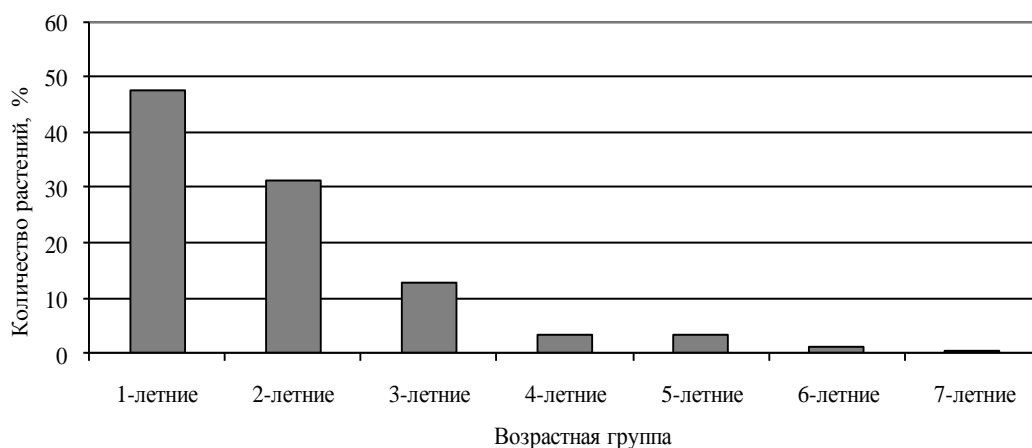
В июне (рис. 5.1, б) описанные ранее особенности возрастной структуры популяции в целом сохранились. По абсолютной и относительной численности по-прежнему доминировали одно- и двухлетние растения. Их суммарная доля в общем объеме выборки составила 67,7%. По отношению к предыдущему месяцу доля годовых растений увеличилась на 1,8%, а двухлетних – на 3,4%.

Изменения долевого участия трехлетних фукусов с мая по июнь были направлены в сторону уменьшения и составили 16,1%, в то время как у четырехлетних растений они возросли на 24% по отношению к майской доле вида в общей изученной выборке.

Долевое участие пятилетних фукусов, как это видно из рис. 5.2, с мая по июнь сократилось на 26%. Шести- и семилетние представители изучаемого вида не изменили свою численность. Их доля в июньской выборке по-прежнему составила соответственно 1,2 и 1%.



а



б

Рис. 5.2. Возрастная структура популяции *Fucus evanesces* в бухте Моховая в июле (а) и августе (б) 1999 года

В июле (рис. 5.2, а) наблюдался небольшой рост числа первогодних представителей. Их доля в выборке возросла на 3%, кроме того, наблюдалось заметное снижение численности семилетних представителей популяции (60%).

Увеличение численности первогодков логичнее всего объяснить поздним развитием перезимовавших проростков, отставших в своем развитии от их основной массы, начавшей свое развитие еще до формирования зимнего ледового припая. Снижение численности самых старых представителей вида произошло большей частью в связи с их гибелью, связанной с завершением жизненного цикла растений.

В августе (рис. 5.2, б) наблюдалось резкое увеличение численности первогодних представителей изучаемого вида. Их доля в общем объеме выборки увеличилась на 36,6%. Представители других возрастных групп были не столь многочисленны. Так, доля двухлетних растений составила 31,3%, трехлетних – 12,6%, четырехлетних – 3,3%, пяти-, шести- и семилетних растений 3,3, 1,1 и 0,5% соответственно.

В сентябре (рис. 5.3) вновь наблюдалось незначительное увеличение (на 0,5%) численности первогодних растений, а также увеличение численности шести- и семилетних растений. Последнее изменение объясняется, по-видимому, тем, что к осени образуются очередные дихотомические ветвления слоевища у растений всех возрастных групп, а растения максимальных возрастов, завершающие свой жизненный цикл в начале осени, новых дихотомий не образуют, но к этому времени еще не погибают.

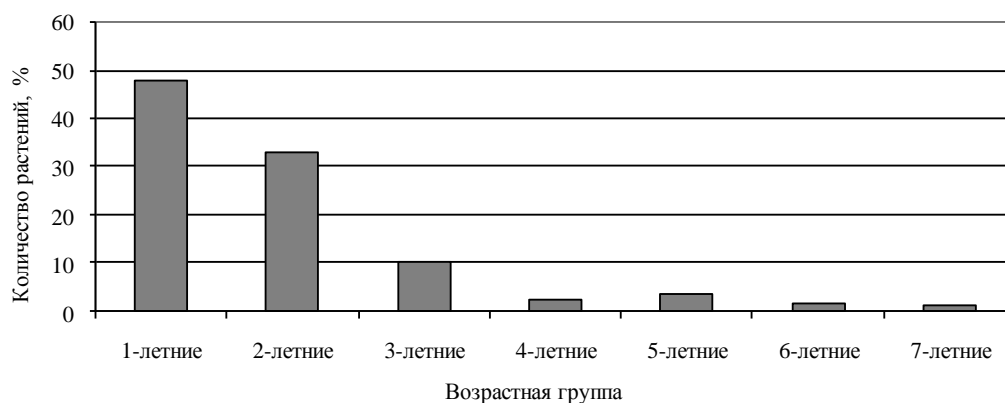


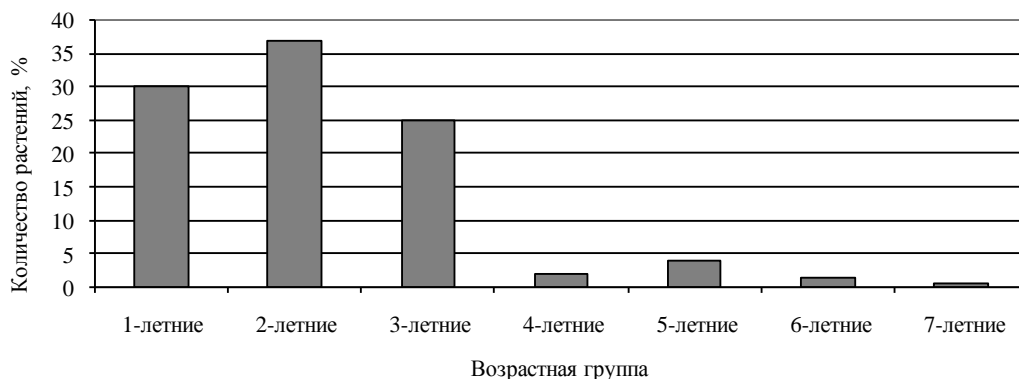
Рис. 5.3. Возрастная структура популяции *Fucus evanesceus* в бухте Моховая в сентябре 1999 года

Они дополняют численность растений старших возрастных групп. Поэтому в сентябре наблюдался некоторый прирост численности представителей старших возрастов. Так, доля шестилетних растений увеличилась на 54,5%, а семилетних на 160%.

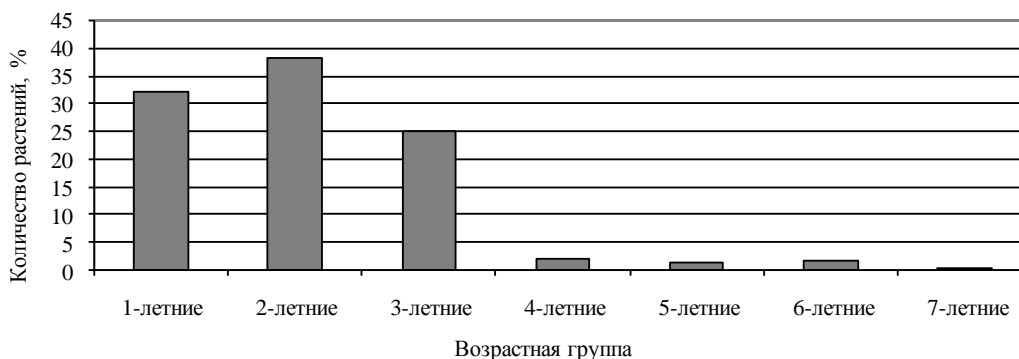
В следующем, 2000 г. динамика помесячных изменений возрастной структуры популяций претерпела некоторые изменения. В мае (рис. 5.4, а) наиболее многочисленными оказались двухлетние растения.

На долю первогодних проростков пришлось только 30% от общего объема проб, в то время как доля двухлетних растений составила 37%, что на 23% было меньше, чем в сентябре 1999 г., когда эти растения были первогодками. Это дает основание говорить о достаточно высокой элиминации растений первого года жизни во время зимнего периода.

Численность трехлетних растений после зимовки также снизилась. Их доля в объеме проб составила 25%, что на 24,2% меньше, чем второго года жизни осенью 1999 г. Доля четырехлетних растений также уменьшилась на 24% по сравнению с осенью прошлого года. Численность пятилетних растений практически не изменилась, тогда как количество шести- и семилетних растений значительно уменьшилось.



а



б

Рис. 5.4. Возрастная структура популяции *Ficus evanescens* в бухте Моховая в мае (а) и июне (б) 2000 года

Это связано с тем, что часть отцветавших растений старших возрастов погибла во время зимнего периода. В частности, к весне 2000 г. численность шестилетних растений сократилась на 12%, а семилетних на 61,5%. Таким образом, после схода ледового припая структура популяции претерпела изменения, особенно за счет уменьшения долевого участия в общей массе растений, ушедших под зиму в конце первого, второго и третьего годов жизни.

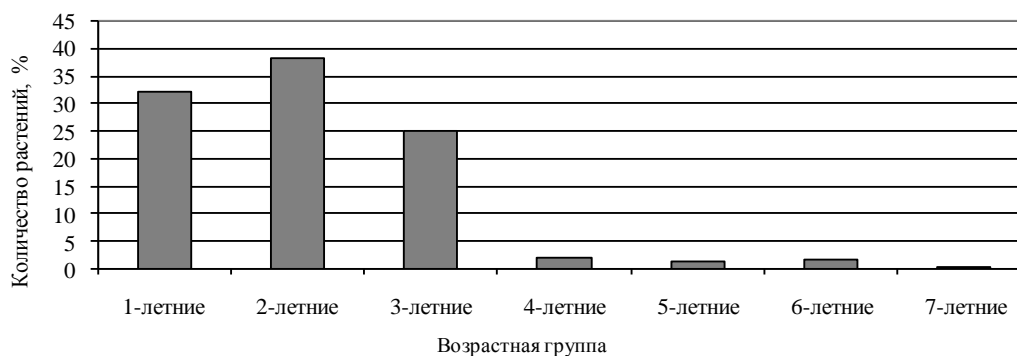
В то же время сравнение структур майских популяций 1999 и 2000 гг. показывает их большое сходство. Так, доли одно- – семилетних растений в 1999 г. составили соответственно 33,4, 32,6, 19,9, 9,2, 2,7, 1,2 и 1%, а в 2000 г. – 30, 37, 25, 1,9, 4,1, 1,5 и 0,5%.

В июне возрастная структура популяции фукуса почти не изменилась (рис. 5.4, б). По-прежнему самыми многочисленными среди фукусов были растения второго года жизни. На долю первогодок приходилось 32%, что на 7% больше, чем в мае. Доля двухлетних растений к этому времени достигла 38,2%, что на 3,2% больше, чем в весенний период. Доля трехлетних представителей изучаемого вида в июне не изменилась, тогда как у четырехлетних растений она увеличилась на 5,3%. Примечательно, что значительная часть растений пятого года жизни к этому времени погибла, поэтому их общая численность сократилась на 71%.

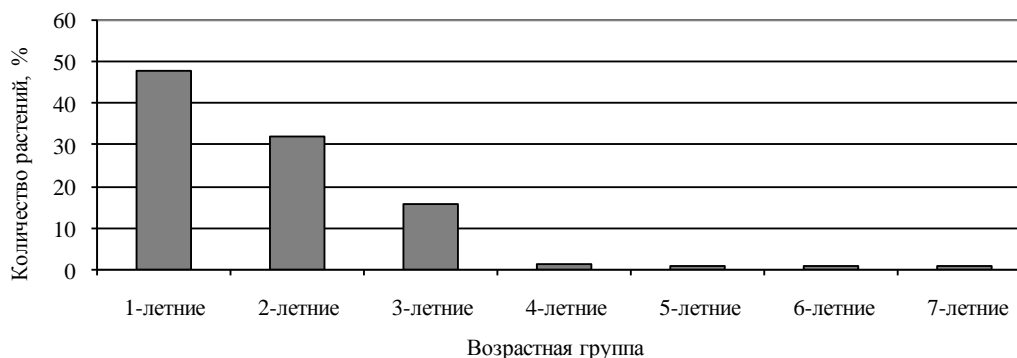
Пятилетний возраст для фукуса в Авачинской губе можно охарактеризовать как критический. Выше уже говорилось, что для этой возрастной группы также характерны наиболее значительные колебания длины и массы, при которых эти показатели могут отличаться в несколько раз. Стоит отметить, что именно в этот период основная масса растений вступает в стадию половозрелости. Доля шести- и семилетних растений в период с мая по июнь практически не изменилась.

В июле (рис. 5.5, а) численность растений большинства возрастных групп осталась неизменной. Произошло лишь увеличение количества растений седьмого года жизни – на 75% – за счет изменения долевого участия в сложении общего состава популяции растений других возрастных групп.

В августе 2000 г. (рис. 5.5, б), как и в тот же период прошлого года, наблюдалось резкое увеличение численности первогодних растений. Их доля в общем объеме пробы составила 48%, что на 51% больше, чем в июле. Доля двухлетних растений сократилась на 16%, трехлетних – на 35%, четырехлетних – на 45%, пятилетних – на 10%, шестилетних – на 27%. Семилетние растения свою численность не изменили.



а



б

Рис. 5.5. Возрастная структура популяции *Ficus evanescens* в бухте Моховая в июле (а) и августе (б) 2000 года

В сентябре 2000 г. (рис. 5.6) произошло некоторое увеличение численности растений и растений старших возрастов. Доля годовых растений в изученных пробах возросла на 2%, численность двухлетних растений уменьшилась на 6,2%. Численность трех-, четырех- и пятилетних растений возросла на 4,0, 17,0 и 10,0% соответственно. Количественный состав шестилетних представителей изучаемого вида не изменился, а семилетних возрос на 37%.

Эти изменения структуры популяции во многом повторили изменения, наблюдавшиеся в 1999 г. в период с августа по сентябрь, и, судя по всему, произошли по тем же причинам, которые были указаны выше при интерпретации данных за эти месяцы. Проведенные исследования показывают, что структура популяции фукуса в б. Моховая во все сезоны года имеет достаточно однообразную структуру.

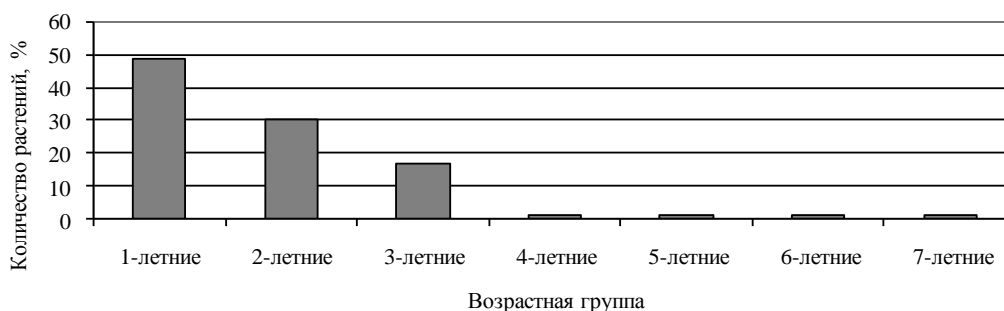


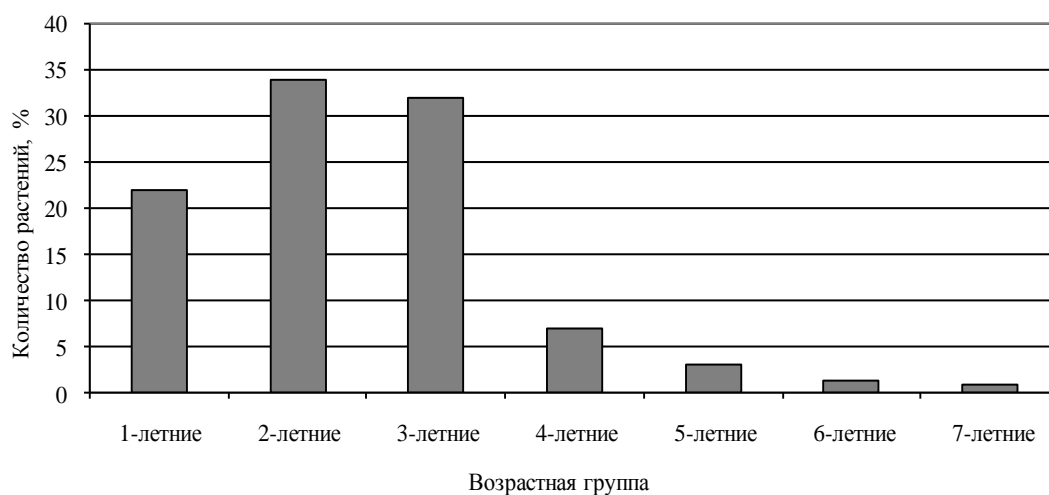
Рис. 5.6. Возрастная структура популяции *Fucus evanesceus* в бухте Моховая в сентябре 2000 года

Самую крупную по численности возрастную группу во все месяцы проведения исследований, как видно из рис. 5.1–5.6, составляют однолетние растения. К августу-сентябрю их количество в популяции достигает почти 48%. До 90% общего состава популяции образуют одно- – трехлетние растения. Остальные 10% приходятся на старшие возрастные группы. Соотношения их численности значительно варьируют как между собой, так и по месяцам года за счет элиминации растений этих и других возрастных групп и неодновременного прорастания зигот и появления все новых проростков фукуса.

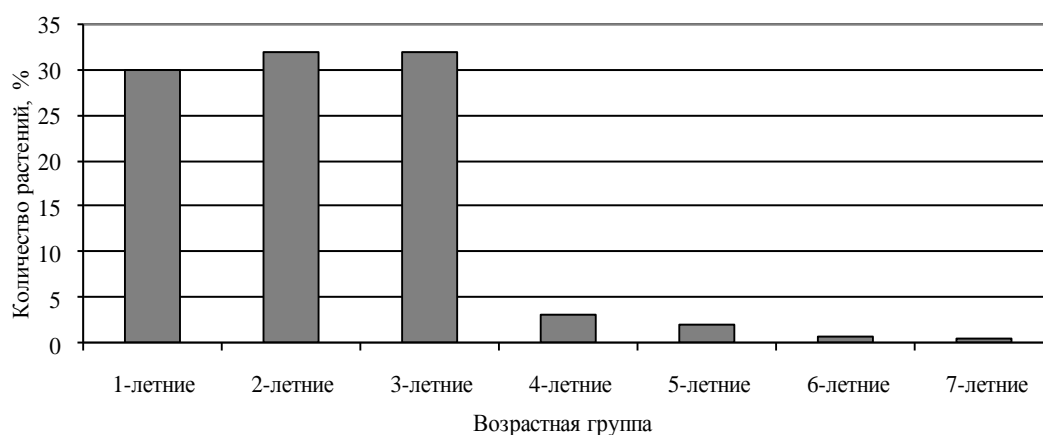
В районах Авачинской губы с иным уровнем и спектром антропогенного загрязнения сезонные изменения возрастной структуры популяции фукуса были иными. Об этом свидетельствуют результаты сравнения численных долей разновозрастных растений по трем районам (б. Моховая, СРМЗ и б. Сероглазка) за каждый месяц. Из проанализированных нами диаграмм, отражающих состояние возрастной структуры популяций в 1999 и 2000 гг., кроме указанных выше данных по б. Моховая, далее приводятся сведения по относительному (%) количеству распределению растений разных возрастных групп в мае и сентябре в б. Сероглазка и районе СРМЗ. В мае литоральная зона полностью освобождается от ледового припая и у растений наблюдается активный рост. В сентябре у растений завершаются процессы размножения и вслед за этим наблюдается значительная перестройка структуры популяций.

В районе СРМЗ в мае (рис. 5.7, а) по численности также преобладали растения второго и третьего годов жизни. На долю первогодних растений приходилось 22% от общего количества растений в пробе. Численность двухлетних растений 34%, трехлетних – 32%, четырехлетних – 7%, пятилетних – 3%, шестилетних – 1,2%, семилетних – 0,8%.

В сентябре (рис. 5.7, б) произошло резкое увеличение численности первогодних растений. Их доля увеличилась на 36,4%, а доля двухлетних растений напротив, уменьшилась на 6%, численность растений третьего года жизни практически не изменилась, тогда как у четырех-, пяти-, шести- и семилетних растений она сократилась почти в два-три раза. Несмотря на происшедшие изменения, самыми многочисленными остались в этом районе побережья растения младших возрастов. Взрослых растений здесь оказалось меньше, чем в соседней б. Моховая.



а



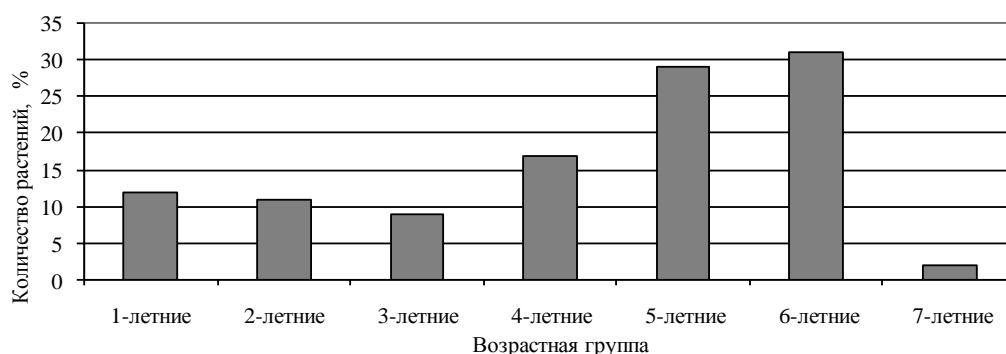
б

Рис. 5.7. Возрастная структура популяции *Ficus evanescens* в районе СРМЗ в мае (а) и сентябре (б) 1999 года

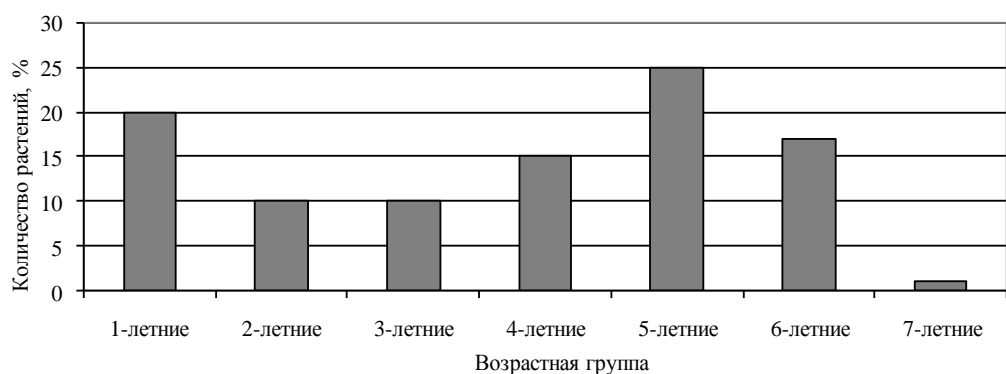
Совершенно иная картина наблюдается у растений из б. Сероглазка. В мае 1999 г. (рис. 5.8, а) наибольшая численность была у растений пятого и шестого годов жизни. На долю первогодних растений приходилось только 12% от общей численности растений в пробе.

Численность двухлетних растений составляла 11%, трехлетних – 9%, четырехлетних – 17%, пятилетних – 29%, шестилетних – 31%, семилетних – 2%. Такое резкое увеличение присутствия растений старших возрастов можно объяснить, видимо, более благоприятными в целом условиями развития.

В сентябре, как это видно из рис. 5.8, б, численность первогодних растений увеличилась. Наибольшую долю в общей пробе по-прежнему составляли растения пятого года жизни, несколько меньшую численность имели первогодние растения. При этом доля первогодних проростков увеличилась и стала составлять 20% от общей численности выборки.



а



б

Рис. 5.8. Возрастная структура популяции *Ficus evanescens* в бухте Сероглазка в мае (а) и сентябре (б) 1999 года

Численность двухлетних растений второго года жизни уменьшилась на 9%, а трехлетних, напротив, стала больше на 11%. Произошли достаточно выраженные изменения численности растений старших возрастов. Относительное уменьшение их доли в выборке составило 12–50%.

В б. Вилючинская собрать регулярные количественные пробы, к сожалению, не удалось. Исследования показали, что максимальный возраст растений в этом районе, как и в Авачинской губе, составляет семь лет. В сообществе достаточно велика доля растений старших возрастов, не столь явно выражено присутствие растений самых младших возрастов. Примечательно, что в местах с сильным прибоем на глыбовых россыпях у скалистых мысов фукус не формирует сплошного покрова, годовой прирост растений не велик и живут они здесь только четыре – пять лет.

Таким образом, проведенные исследования показывают, что в районах, испытывающих меньшее антропогенное воздействие, возрастная структура популяции фукуса довольно устойчива: преобладают первогодние растения по численности. В период от весны к осени наблюдается один «пик» увеличения численности проростков – осенью, после высева гамет, через 3–3,5 недели появляются первые проростки, в этот период численность первогодних особей заметно возрастает.

Общей тенденцией развития популяции является увеличение во всех районах исследования с мая по сентябрь первогодних растений и снижения с разной интенсивностью в разные годы доли трех- и четырехлетних растений. Самой малочисленной в популяциях фукуса как в загрязненных, так и в чистых районах являются самые старшие растения. В Авачинской губе это семилетние растения. Судя по всему, после сентября они завершают свою вегетацию. Как долго, в какие сроки и в результате чего это происходит, пока неизвестно, но весной следующего года они в выборках либо отсутствуют, либо представлены полуразрушенным скелетным остовом.

Критическим возрастом для выживания растений фукуса в местах с антропогенным загрязнением является третий и четвертый годы жизни. Особенно сильный перепад численности этих и более молодых групп наблюдается в сентябре, что, видимо, объясняется эффектом прореживания или осенней прополки сообщества, появившейся в результате бурного летнего нарастания длины и массы растений. Следует отметить, что трех- и, особенно, четырехлетние растения отличаются широкой вариацией размеров. Выпалывание, как показывают наши исследования, направлено на элиминацию более мелких и слабых растений.

Межгодовая изменчивость структуры популяций определяется особенностями прохождения зимней стадии. Наши исследования показывают, что хуже всех переживают зимний период также трехлетние растения. Их доля с сентября по май следующего года уменьшается больше, чем у других групп. В то же время изменение численности растений пяти- – семилетних как в течение вегетационного периода с мая по сентябрь, так и в зимний период незначительно и колеблется в пределах 0,5–3,2%.

Сравнение данных по б. Моховая за 1999 и 2000 гг. показывает, что межгодовая возрастная структура популяций при сохранении общих тенденций распределения численности разновозрастных групп может претерпевать некоторые изменения. У одно- и двухлетних растений они не столь значительны, как и у самых старших, пяти- – семи-летних представителей популяции. В последнем случае эти изменения находятся всего лишь в пределах 0,5–2,3%. Наиболее выражены межгодовые колебания численности у трех- и четырехлетних растений. Они достигают 8 и 9,4% соответственно.

В районах, испытывающих более сильное антропогенное воздействие, возрастная структура популяций претерпевает сильные изменения. Иногда она целиком нарушается и становится аномальной. Это показывают результаты изучения поселений фукуса в б. Сероглазка. Здесь преобладают по численности растения четвертого – шестого годов жизни, что явно указывает на предшествовавшую нашим исследованиям массовую гибель фукусов, особенно представителей самых младших возрастов.

Судя по изменениям, к сентябрю 2000 г. произошло частичное восстановление нормальной структуры распределения возрастных групп. В осенний период в популяции был такой же «пик» увеличения численности первогодок, как и в соседних районах исследования. Одновременно происходил характерный для летнего периода отсев растений старших возрастных групп. Это привело к перераспределению пропорций, однако, несмотря на это, доминирующей в б. Сероглазка возрастной группой в поселении остались пятилетние растения.

Сравнительный анализ результатов исследования популяций фукуса из разных районов обитания в итоге позволяет судить об адаптационных стратегиях их развития в условиях неблагоприятной среды и сделать заключение о том, что критическими периодами выживания фукуса являются в чистых условиях обитания – пятый и шестой годы, в неблагоприятной среде, с хроническим загрязнением – третий и четвертый. Сильное загрязнение может целиком разрушать нормальную возрастную структуру поселений фукуса, что в свою очередь указывает на существование периодических вспышек повышения загрязнения, связанных с увеличением загрязнения по одному или нескольким компонентам.

ГЛАВА 6. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СУХОГО ВЕЩЕСТВА ПО ТАЛЛОМУ *FUCUS EVANESCENS* КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЕГО ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ

В состав фукусовых водорослей входят вода, минеральные и органические вещества. На долю воды 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 сухих веществ 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.

Сухое вещество фукусовых 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 фукусовых приходится на углеводы, большую часть из которых составляют полисахариды – до 55% от сухого вещества (Кизеветтер и др., 1967; Барашков, 1972).

Среда произрастания оказывает влияние не только на продолжительность жизни, темпы роста и накопление массы фукуса, но и на его химический состав (Барашков, 1972; Христофорова, Малиновская, 1995; и др.). До начала наших исследований информация по сезонной динамике обводненности тканей у *F. evanescens* отсутствовала. Не были известны особенности изменений содержания воды и сухого вещества в разных частях слоевища изучаемого вида в зависимости от возраста и экологических условий произрастания. Для изучения этих вопросов и было проведено настоящее исследование.

Определение содержания воды и сухого вещества вели по стандартной методике – ГОСТ 7636-85. Для проведения исследований использовали пробы, собранные в бухтах Вилючинская и Моховая. В последнюю, как уже говорилось выше, в большом объеме поступают неочищенные антропогенные стоки, и воды в разных участках ее внут-

ренного побережья классифицируются как гипер- и полисапробные. Подробное описание загрязнения в этом районе и динамика его изменения за последние 30 лет подробно рассмотрены в работе В.А. Березовской (2002).

В прикамчатских водах *F. evanescens* живет до семи лет, и особенностью его развития является строго упорядоченный рост, в результате которого в течение одного вегетационного сезона у него образуется одно дихотомическое ветвление. Следовательно, все растение фукуса представлено разновозрастными фрагментами, и количество сухого вещества в разных частях слоевища *F. evanescens*, как показывают наши приведенные ниже исследования, изменяется в зависимости от сезонов года и условий произрастания.

В табл. 6.1 представлены изменения сезонного содержания сухого вещества у первогодних представителей изучаемого вида. Поскольку в этом возрасте фукус имеет одну дихотомию, для составления пробы бралось целое растение. Из этой таблицы видно, что наибольшие значения изучаемого показателя отмечаются у растений из чистого района исследований – б. Вилючинская, а наименьшие – из загрязненного – б. Моховая. Максимальным содержанием сухого вещества во всех районах исследований, как это видно из табл. 6.1, характеризуются осенние растения. В чистом районе оно выше в 1,4 раза, чем в весенних растениях, и в 1,2 раза, чем в летних, в грязном районе – в 1,2 и 1,1 раза соответственно.

Таблица 6.1

Среднее за сезон содержание сухого вещества у первогодних представителей *Fucus evanescens* (%)

Часть растения	б. Вилючинская			б. Моховая		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
Все растение	9,3	11,0	13,0	8,2	9,1	9,6

Сравнение содержания сухого вещества у первогодних фукусов из разных районов произрастания показывает, что самая большая абсолютная разница между ними наблюдается осенью и составляет 3,4%. Летом эта разница достигает 1,9%, а весной она самая маленькая и составляет 1,1%.

Исходя из рассмотренных данных, можно сказать о том, что в разных экологических условиях общей тенденцией в развитии первогодних растений *F. evanescens* является накопление сухих веществ от весны к осени. При этом наибольшие темпы накопления сухих веществ отмечаются у растений из чистого местообитания.

В следующей табл. 6.2 приведены данные по сезонному изменению сухого вещества у двухлетних растений. Как и у первогодних рас-

тений, содержание сухого вещества у представителей из б. Вилючинская значительно больше, чем у растений из б. Моховая. Кроме того, в нижних, прошлогодних частях растения, содержание сухого вещества больше, чем в верхних, молодых. В обоих районах, как и у растений первого года жизни, максимально содержание сухого вещества в осенний период.

Таблица 6.2

Среднее за сезон содержание сухого вещества у двухлетних представителей *Fucus evanescens* (%)

Часть растения	б. Вилючинская			б. Моховая		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
2-я дихотомия	9,3	11,7	13,9	8,4	9,9	10,3
1-я дихотомия	9,7	12,1	14,4	8,7	10,6	11,0

В б. Вилючинская к осени содержание сухого вещества повышается в 1,5 раза по сравнению с весенним периодом и в 1,2 раза по сравнению с летним. В загрязненном районе эти значения равны 1,2 и 1 соответственно.

В ненарушенных условиях содержание сухого вещества в нижних частях растения в весенний период на 4,1% больше, чем в верхних. Летом и осенью эта разница составляет 3,3 и 3,5% соответственно.

В загрязненном районе в нижних частях таллома весной, летом и осенью содержание сухого вещества больше, чем в верхних частях на 3,4, 6,6 и 6,4% соответственно. Рассмотренные данные позволяют говорить о том, что темпы накопления сухого вещества в загрязненном районе выше. Разница между содержанием сухого вещества в нижних и верхних частях растения в антропогенной среде также выше, следовательно, накопление пластических веществ в молодых участках слоевища происходит крайне медленно. Все это можно объяснить тем, что у фукусов из загрязненных районов выражена способность к сокращению вегетационного периода и более раннему размножению. В целом рассмотренная выше тенденция сохраняется – в б. Вилючинская содержание сухого вещества во всех частях растений больше, чем в б. Моховая.

В табл. 6.3 приведены данные об изменении содержания сухого вещества у трехлетних представителей. У трехлетних растений содержание сухого вещества, как и в предыдущих случаях, определялось во фрагментах, образованных в разные годы жизни. Как и у растений младших возрастов, оно повышается от весны к осени.

В б. Вилючинская в осенний период содержание сухого вещества в нижней части растения в 1,3 раза больше, чем в весенний период, и в 1,2 раза больше, чем в летний. В средней части эта разница составляет 1,6 и 1,2%, в верхней 1,5 и 1,2% соответственно. В загрязненном рай-

он содержание сухого вещества в нижней части фукусов в 1,2 раза больше, чем весной, и в 1,1 раза больше, чем летом. В средней части эта разница составляет 1,3 и 1,0%, в верхней 1,3 и 1,1% соответственно. Эти значения показывают замедление скорости накопления сухого вещества у растений в антропогенной среде с возрастом.

Таблица 6.3

**Среднее за сезон содержание сухого вещества
у трехлетних представителей *Fucus evanescens* (%)**

Часть растения	б. Вилючинская			б. Моховая		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
3-я дихотомия	9,6	11,9	14,1	8,5	9,9	10,8
2-я дихотомия	9,9	12,9	15,4	8,9	11,6	11,9
1-я дихотомия	11,2	12,5	14,6	9,6	10,8	11,6

Для приведенных районов исследования характерна следующая общая тенденция: в весенний период содержание сухого вещества максимально в нижних частях растения, а минимально – в верхних. Так, в чистой среде содержание пластических веществ в базальной части слоевища на 14,3% больше, чем в верхней. В антропогенных условиях эта разница составляет 11,5%. Летом и осенью наблюдается наибольшее сосредоточение сухого вещества в средней части таллома. В верхней части слоевища этот показатель по-прежнему остается минимальным. При этом разница между максимальным и минимальным значениями в чистой среде летом составляет 7,7, а осенью 8,4%, т. е. увеличивается на 0,7%.

В антропогенной среде аналогичные показатели составляют 14,6 и 9,2% соответственно, и разница между ними достигает 5,4%. Эти данные позволяют говорить о том, что у растений наблюдается накопление пластических веществ в участках слоевища, где впоследствии будет производиться закладка рецептакулов.

В табл. 6.4 приведено изменение содержания сухого вещества у четырехлетних растений. В четырехлетнем возрасте в ненарушенных условиях обитания фукус вступает в стадию половозрелости. Как было показано выше, в трехлетнем возрасте сухие вещества у него перемещаются из нижней части слоевища в среднюю. У четырехлетних растений они из средних частей переходят в верхнюю, где происходит закладка органов размножения. При этом сохраняется описанная выше тенденция накопления сухого вещества от весны к осени.

В ненарушенной среде содержание сухого вещества осенью в нижних частях растений в 1,2 раза больше, чем весной и летом. Во второй дихотомии эти показатели равны 1,4 и 1,0, в третьей дихотомии – 1,3 и 1,0, в верхней части – 1,2 и 1,5% соответственно.

Среднее за сезон содержание сухого вещества у четырехлетних представителей *Ficus evanescens* (%)

Часть растения	б. Вилючинская			б. Моховая		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
4-я дихотомия	10,8	8,9	13,0	9,8	10,1	10,2
3-я дихотомия	9,2	12,0	12,2	8,4	11,7	11,2
2-я дихотомия	9,4	12,6	12,7	8,5	11,4	11,2
1-я дихотомия	11,1	11,4	13,4	8,2	10,6	11,7

В антропогенной среде в нижних частях растения содержание сухого вещества осенью в 1,4 раза больше, чем весной, и в 1,1 раза больше, чем летом. Во второй и третьей дихотомиях содержание сухих веществ максимально в летний период. Во второй дихотомии летом этих веществ в 1,3 раза больше, чем весной, и в 1,0 раза больше, чем осенью. В третьей дихотомии эти показатели равны 1,4 и 1,0 раза соответственно. В самой верхней дихотомии максимальное содержание сухого вещества в антропогенной среде осенью в 1,0 раза больше, чем весной и летом. Таким образом, разница между максимальным и минимальным содержанием сухого вещества в чистой среде весной составляет 17,1%, летом – 29,4%, осенью – 8,9%, а в антропогенной среде – 16,3, 13,7 и 12,8% соответственно.

Полученные данные показывают, что в естественной среде после перемещения пластических веществ в верхние части таллома нижние участки начинают вновь активно ассимилировать, поэтому содержание здесь сухих веществ увеличивается. При этом накопление сухих веществ происходит от весны к осени. В стрессовых условиях растения после производства половых продуктов и экскреции органических веществ не способны воссоздать к осени дополнительное количество ассимилятов.

В табл. 6.5 приведено изменение содержания сухого вещества у пятилетних представителей. На пятом году жизни в естественной и антропогенной среде содержание сухого вещества, как и следовало ожидать, повышается от весны к осени. В чистой среде в нижней части таллома содержание сухого вещества осенью в 1,1 раза больше, чем весной и летом. Во второй, третьей и четвертой дихотомиях эти показатели равны 1,2, 1,1 и 1,1 соответственно, в верхних частях таллома эти показатели – 1,2, 1,4 и 1,4. В антропогенной среде в нижней части таллома содержание сухого вещества осенью в 1,1 раза больше, чем весной и летом. Во второй и четвертой дихотомиях эти показатели составляют 1,2 и 1,1 соответственно, в третьей дихотомии – 1,3 и 1,2.

Таблица 6.5

**Среднее за сезон содержание сухого вещества у пятилетних представителей
Fucus evanescens (%)**

Часть растения	б. Вилючинская			б. Моховая		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
5-я дихотомия	11,0	9,7	13,5	9,9	10,6	11,0
4-я дихотомия	10,7	11,4	12,7	9,7	10,9	11,7
3-я дихотомия	10,9	11,7	12,9	9,4	10,2	11,9
2-я дихотомия	10,9	11,5	13,0	9,5	10,4	11,5
1-я дихотомия	12,4	12,9	13,8	11,1	11,7	12,6

В верхней части растения содержание сухого вещества осенью в 1,1 раза больше, чем весной, и в 1,0 раза больше, чем летом. Разница между минимальным и максимальным содержанием сухого вещества в ненарушенных местообитаниях весной, летом и осенью составляет 13,7, 24,8 и 8% соответственно. В антропогенной среде эти показатели составляют 15,3, 12,8 и 12,7% соответственно.

Полученные данные показывают, что у пятилетних растений сухое вещество накапливается в большей степени в базальной части таллома. Верхние части растения теряют часть полученных пластических веществ, поскольку процесс размножения завершается дополнительной экскрецией низкомолекулярных веществ в окружающую среду. В целом же накопление сухого вещества в этом возрасте в естественной среде происходит у фукуса более интенсивно.

В табл. 6.6 приведены данные по изменению содержания сухого вещества у шестилетних растений.

Таблица 6.6

**Среднее за сезон содержание сухого вещества у шестилетних представителей
Fucus evanescens (%)**

Часть растения	б. Вилючинская			б. Моховая		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
6-я дихотомия	15,7	13,3	9,5	10,4	10,9	10,6
5-я дихотомия	16,1	13,9	9,7	10,2	11,3	10,3
4-я дихотомия	16,5	16,4	10,1	10,0	10,4	10,0
3-я дихотомия	17,7	17,9	10,6	10,3	10,8	10,2
2-я дихотомия	16,9	13,5	10,3	10,4	10,8	10,3
1-я дихотомия	15,0	13,8	10,0	11,2	11,9	9,7

У шестилетних растений содержание сухого вещества, как показывают наши исследования, снижается от весны к осени. Так, нижняя часть растений из чистых местообитаний весной содержит в 1,1 раза больше сухого вещества, чем летом, в 1,5 раза больше, чем осенью.

Во второй дихотомии эти показатели равны 1,3 и 1,6 соответственно. В третьей дихотомии содержание сухого вещества несколько повышается летом, оно больше, чем весной, в 1,01 раза и больше, чем осенью, в 1,7 раза. В четвертой, пятой и шестой дихотомиях, как и в базальной части растения, содержание сухого вещества понижается от весны к осени. В четвертой дихотомии весной содержание сухого вещества в 1,01 раза больше, чем летом, и в 1,6 раза больше, чем осенью. В пятой и шестой дихотомиях эти показатели равны 1,2 и 1,7 соответственно. В антропогенной среде максимальное содержание сухого вещества летом. Но разница между летними показателями содержания сухого вещества и значениями, полученными весной и осенью, незначительна и составляет в среднем 1,03. Разница между минимальным и максимальным содержанием сухого вещества в чистых местообитаниях весной, летом и осенью составляет 15,2, 25,7 и 10,4% соответственно. В антропогенной среде эти показатели имеют значения 10,7, 12,6 и 8,5% соответственно.

Полученные данные говорят о том, что у них, как и у других бурых водорослей, перед разрушением наблюдается экскреция органических веществ в окружающую среду (Ерохин, 1981; Камнев, 1989; Ключкова, Трофимова, 2000). В естественной среде растения теряют сухие вещества к осени, в антропогенной среде происходит накопление сухого вещества от весны к лету, а затем – его потеря по завершении процессов размножения. Понятно, что в условиях загрязнения растения не могут накопить все необходимое количество пластических веществ и впоследствии только расходовать их, им необходимо постоянно накапливать сухое вещество для обеспечения процессов жизнедеятельности и воспроизводства.

В табл. 6.7 приведены данные по изменению содержания сухого вещества у семилетних растений. У семилетних представителей изучаемого вида содержание сухого вещества в естественной и антропогенной среде изменяется одинаково: происходит его снижение от весны к осени.

Таблица 6.7

Среднее за сезон содержание сухого вещества у семилетних представителей *Fucus evanescens* (%)

Часть растения	б. Вилючинская			б. Моховая		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
7-я дихотомия	16,6	13,9	9,9	9,4	9,1	7,3
6-я дихотомия	17,4	14,5	10,4	7,6	9,8	7,5
5-я дихотомия	17,9	14,7	10,7	7,4	9,3	7,8
4-я дихотомия	18,2	15,4	11,1	7,8	9,6	7,4
3-я дихотомия	18,7	15,9	11,3	7,9	9,8	7,5
2-я дихотомия	17,9	15,3	10,8	8,2	9,8	7,7
1-я дихотомия	16,0	14,4	10,6	9,0	10,5	8,2

Причины этого явления были описаны выше. Различия заключаются лишь в количестве сухого вещества, накопленного растениями в естественной и антропогенной среде. В загрязненных районах содержание сухого вещества по всему слоевищу в среднем на 30% меньше, чем в чистом районе.

Анализ полученных данных позволяет сделать следующие выводы: наибольшее содержание сухих веществ одно- – пятилетних растений из чистых местообитаний наблюдается осенью, шести- и семилетних – весной. Это связано с активным их потреблением в конце жизненного цикла и максимальным использованием в ходе формирования репродуктивных органов и созревающих в них половых продуктов, а также с завершением жизненного цикла растения. В антропогенных условиях наименьшая обводненность наблюдается у одно- – пятилетних растений осенью, шести- и семилетних – летом, что связано с более короткими сроками их вегетации.

Накопление сухих веществ в разных частях слоевища неравномерно, что свидетельствует об их разной функциональной роли. В чистом районе в весенний период содержание сухих веществ более высокое в нижних частях у пяти- и шестилетних растений, их максимальное содержание наблюдается в верхушечных дихотомиях у шестилетних растений и по всему слоевищу у семилетних растений. Летом содержание сухих веществ увеличивается в нижних частях трех-, четырех- и пятилетних растений и максимальным является у шестилетних растений. Осенью увеличение содержания сухих веществ наблюдается у одно- – пятилетних растений во всех частях слоевища. Эти изменения хорошо сочетаются с ходом репродуктивных и ассимиляционных процессов.

В антропогенной среде содержание сухих веществ на 30% меньше, чем в чистой среде во все сезоны года, что говорит о резком ухудшении у растений физиологического состояния и изменении метаболизма в сторону снижения синтеза запасных веществ и их более активного потребления. В стрессовых условиях содержание сухих веществ достигает уровня, сопоставимого со средним у растений из чистой среды, только у шестилетних растений осенью.

Данные, полученные в ходе исследований, дают возможность проследить ход сезонных изменений технокимических характеристик кускового сырья и помогают понять особенности биологии развития *F. evanescens* в каждом из периодов его жизненного цикла. Они позволяют судить о функциональном значении разновозрастных особей в жизни популяции. Кроме того, исходя из данных по динамике содержания сухого вещества, можно точнее определять сроки созревания растений и в будущем, возможно, оптимальные сроки их промысла.

Полученные в ходе исследований результаты дают возможность понять некоторые особенности биологии развития изучаемого вида и

изменение стратегии его развития в антропогенной среде. До начала наших исследований в научной литературе существовали лишь упоминания о *F. evanescens* и сведения о его экологии, распределении и биомассе. Изучение фукуса в антропогенной среде было направлено, главным образом, на выявление тератологической изменчивости вида (Березовская, 2002). Суммируя данные, рассмотренные в этой и предыдущих главах, развитие *F. evanescens* можно представить следующим образом.

Прежде всего, данному виду свойственно образование одного дихотомического ветвления в течение года. Максимальная продолжительность жизни фукусов у берегов Камчатки – семь лет. Под воздействием определенных природных факторов она может сокращаться до пяти лет, что было обнаружено в исследуемых районах Авачинской губы. В ненарушенных природных условиях основу популяции составляют одно- и двухлетние растения, в неблагоприятных условиях доминируют по численности растения старших возрастных групп.

Размерно-возрастная структура в течение года претерпевает значительные изменения. С увеличением степени антропогенного воздействия резко снижаются показатели биомассы, длины и массы растений в популяции. На рост и накопление массы влияют периоды длительного иссушения, солнечной активности и в зимний период – образование ледового припая, который в период таяния повреждает самые крупные растения в каждой возрастной группе. Кроме того, прирост в условиях с разной загрязненностью неодинаков. Если в ненарушенной среде рост фукусов равномерный в течение всего летнего периода, то в загрязненной среде он скачкообразный и смещен во вторую половину летнего периода. Созревание рецептакулов, высев гамет и сброс рецептакулов в антропогенных условиях происходят в среднем на 15 сут раньше, чем в чистых.

Накопление сухих веществ в условиях с разным уровнем антропогенного воздействия также различно. Если в ненарушенных условиях растения в начале лета постепенно накапливают сухие вещества до завершения процесса спороношения, а затем теряют их, то в антропогенных условиях постепенного накопления не происходит, идут лишь кратковременные процессы накопления сухих веществ и их экскреции в окружающую среду. Кроме того, фукусы из загрязненных местообитаний содержат на 30% меньше сухих веществ, чем растения из экологически чистых районов произрастания.

Выводы

1. Род *Fucus* имеет повсеместное распространение в умеренных водах Северного полушария. *F. evanescens* среди видов рода имеет самый широкий ареал. У юго-восточной Камчатки он демонстрирует высокую экологическую изменчивость, что позволяет изучать его развитие здесь в разных условиях природной и антропогенно измененной среды.

2. Развитие фукуса на первом году жизни завершается практически всегда с образованием дихотомического ветвления. В течение года у *F. evanescens* образуется одна дихотомия. Возраст фукуса соответствует числу дихотомических ветвлений слоевища. В зависимости от условий обитания продолжительность жизни вида у Камчатки изменяется от пяти до 12 лет, у юго-восточного побережья Камчатки она обычно не превышает семи лет.

3. Период активного линейного роста у фукуса в ненарушенных условиях обитания охватывает период июнь – август и происходит равномерно. Максимальный прирост длины наблюдается у пятилетних растений. В антропогенных условиях активный рост приходится на период июль – август и происходит скачкообразно. Максимальный прирост длины здесь наблюдается у шестилетних растений, и его величина на 40% меньше, чем у растений из чистых местообитаний.

4. В летний период наибольшее воздействие на рост и развитие фукуса оказывает ритмика приливно-отливных колебаний, при которых представители вида способны сохранять жизнедеятельность в течение 20 ч непрерывного иссушения и 6 ч постоянного солнечного освещения. Смена фенологических фаз развития растений привязана к периодам длительного иссушения и условиям формирования и разрушения ледового припая.

5. Активное накопление массы слоевищ приходится на август – сентябрь и совпадает с периодом созревания рецептакулов. У зрелых растений в чистой среде она по сравнению с ранневесенним периодом увеличивается до 80 раз. Наиболее заметно прибавление массы у растений на пятом и шестом годах жизни. После сброса рецептакулов у фертильных растений наблюдается резкое снижение массы, и популяция теряет при этом до 73% от ее максимального значения. В загрязненной среде максимальное накопление массы происходит на 15–17 сут раньше, чем в чистой. При этом масса растений увеличивается в 65–70 раз, наибольшее ее прибавление наблюдается у шести- и семилетних растений. Потеря массы популяции после сброса рецептакулов составляет 75%.

6. В ненарушенной природной среде растения вступают в размножение в возрасте четырех лет, созревание рецептакулов продолжается до первой декады сентября. Период высева гамет очень кратковремен-

ный, и сброс рецептакулов завершается в сентябре. Основной вклад в воспроизводство популяции вносят пяти- и шестилетние растения. В грязной среде растения становятся половозрелыми в возрасте трех лет. Созревание рецептакулов и их сброс завершаются в последнюю декаду августа. Основной вклад в воспроизводство популяции вносят четырех- и пятилетние растения.

7. В ненарушенной природной среде в разновозрастных популяциях по численности преобладали одно- и двухлетние растения, в антропогенной среде в период исследований численность растений младших возрастов была заметно меньшей и преобладали четырех-, пяти- и шестилетние растения. Это свидетельствует о том, что при подпороговом уровне загрязнения погибают представители самых младших возрастов. Межгодовые изменения размерно-возрастной структуры популяций определяются как успехом размножения в каждом из годов жизни, так и воздействием внешних факторов. Наиболее резкие изменения она претерпевает ранней весной в период разрушения ледового припая. Основные ее изменения направлены на элиминацию наиболее крупных растений в каждой возрастной группе в связи с выраженной у фукуса тенденцией группового произрастания одновозрастных растений.

8. Изучение сезонной динамики содержания сухих веществ в отдельных частях растений фукуса из разных условий обитания показывает, что в чистой среде наблюдаются существенные различия ее хода как по возрастам, так и по сезонам года. Сезонный ход изменения содержания сухих веществ по слоевищу у растений разного возраста находится в прямой зависимости от фенологической стадии развития, функциональной роли части слоевища, а также от вклада в воспроизводство популяции той или иной возрастной группы.

9. В загрязненной среде сезонные, возрастные и пространственные (по слоевищу) изменения содержания сухих веществ практически не выражены. Здесь во все сезоны года оно почти на 30% меньше, чем в чистой. Это говорит о резком ухудшении у растений физиологического состояния и изменении метаболизма в сторону снижения синтеза запасных веществ и их более активного потребления. В стрессовых условиях обитания содержание сухих веществ у фукуса заметно повышается только у растений шестого года жизни осенью, и при этом не достигает среднего уровня содержания сухих веществ у растений из чистой среды.

10. Основные изменения биологии развития фукуса в условиях антропогенного загрязнения сводятся к сокращению сроков вегетации растений, вступлению в размножение молодых представителей популяции, к изменению распределения репродуктивной нагрузки между представителями разных возрастных групп, а также к снижению продукционных показателей. Все эти изменения достаточно различны в

местах с разным уровнем загрязнения, носят адаптивный характер и направлены на сохранение вида в условиях стрессовых нагрузок и могут использоваться для мониторинга состояния прибрежных вод.

11. Данные изучения биологии развития фукуса показывают, что в ходе его промысла целесообразно выборочное изъятие растений пятого и шестого годов жизни в период июля – августа, когда у фукуса наблюдается максимальное содержание сухих веществ и максимальная биомасса. Период эксплуатации одной популяции не должен превышать трех лет, и для обеспечения нормального воспроизводства фукуса объем изъятия не должен превышать 30% от общего количества растений, произрастающих в районе сбора.

Литература

1. Барашиков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. – М.: Пищ. пром-сть, 1972. – 336 с.
2. Бек Т.А., Потапова Л.И. Разложение макрофитов в литоральной зоне Белого моря // Экология. – 1986. – № 1. – С. 79–82.
3. Березовская В.А. Гидрохимический режим Авачинской губы // Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. – Ростов н/Д, 1988. – 25 с.
4. Березовская В.А. Авачинская губа. Гидрохимический режим, антропогенное воздействие. – Петропавловск-Камчатский: КГАРФ, 1999. – 156 с.
5. 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: КамчатГТУ, 2001. – Вып. 13. – С. 7–11.
6. Березовская В.А. Макрофитобентос как показатель состояния среды в прибрежных водах Камчатки // Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. – Владивосток, 2002. – 49 с.
7. Березовская В.А., Клочкова Н.Г. Содержание кислорода, биогенных и загрязняющих веществ в воде Авачинской губы // Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Изд-во Госкамчатэкология, 1998. – С. 19–26.
8. Березовская В.А., Клочкова Н.Г. Изменение стратегии жизненного цикла *Laminaria bongardiana* в неблагоприятных условиях // Тез. докл. науч.-техн. симпозиума «Современные средства воспроизводства и использ. водных биоресурсов». – СПб., 2000. – Т. 1. – С. 60–63.
9. Блинова Е.И. Вертикальное распределение и количественный учет макрофитов Айновских островов (Баренцево море) // Тр. Мурманского морского биологического института. – Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1965а. – Вып. 8/12. – С. 41–55.
10. Блинова Е.И. Распределение и количественные показатели промысловых водорослей сублиторали Мурмана (Баренцево море) // Растительные ресурсы. – 1965б. – Т. 1. – Вып. 4. – С. 583–589.
11. Блинова Е.И. Морские водоросли северо-восточной части Охотского моря // Новости сист. низш. раст. – Л., 1968а. – С. 33–38.
12. Блинова Е.И. Видовой состав и вертикальное распределение морских водорослей в Пенжинской губе (Охотское море) // Океанология. – 1968б. – Т. 8. – Вып. 2. – С. 279–286.
13. Блинова Е.И. Морские водоросли северо-восточной части Охотского моря / Морские подводные исследования. – М.: Наука, 1969. – С. 114–120.
14. Блинова Е.И., Возжинская В.Б. Морские макрофиты и растительные ресурсы океана // Основы биол. продуктивности океана и ее использование. – М.: Наука, 1971.

15. *Богданов К.Т., Мороз В.В.* Структура, динамика и гидролого-акустические характеристики вод проливов Курильской гряды. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – 152 с.

16. *Вербина Н.М.* Гидромикробиология. – М.: Пищ. пром-сть, 1980. – 283 с.

17. *Витюк Д.М.* Взвешенное вещество и его биогенные компоненты. – Киев: Наук. думка, 1983. – 210 с.

18. *Виноградова К.Л.* Видовой состав водорослей литорали о-ва Куба // *Новости сист. низш. раст.* – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. – С. 94–101.

19. *Виноградова К.Л.* Водоросли юго-западного побережья Берингова моря // *Новости сист. низш. раст.* – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. – С. 3–11.

20. *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.

21. *Возжинская В.Б.* Распределение водорослей на литорали бухты Гроссевичи (Японское море) // *Бот. журнал.* – М.: Наука, 1964. – С. 712–714.

22. *Возжинская В.Б.* Морские водоросли западного побережья Камчатки // *Новости сист. низш. раст.* – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1965. – С. 73–78.

23. *Возжинская В.Б., Селицкая (Вишневецкая) Н.М.* Видовой состав, распределение и запасы фукоидов в Охотском море // *Тр. Института океанологии.* – 1970. – Т. 88. – С. 281–288.

24. *Возжинская В.Б.* К продуктивности макрофитобентоса Охотского моря // *Всесоюзное совещ. по морской альгологии-макробентосу: Тез. докл.* – М., 1974. – С. 31–33.

25. *Возжинская В.Б.* Сезонные изменения макрофитобентоса Кандакшского залива Белого моря. – М., 1980. – С. 85–93.

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

27. *Возжинская В.Б.* Макрофитобентос высокобореальных (холодноводно-умеренных) морей России // *Автореф. дис. ... докт. биол. наук.* – М., 1996 – 45 с.

28. *Промысловые водоросли СССР. Справочник / В.Б. Возжинская, А.С. Цапко, Е.И. Блинова, А.А. Калугина, Ю.Е. Петров.* – М.: Пищ. пром-сть, 1971. – 270 с.

29. *Возжинская В.Б., Ярцева Н.Е., Максимова О.В.* Особенности суммарного фотосинтеза некоторых фукоидов Белого и Японского морей // *Экология фауны и флоры прибрежных зон океана.* – М.: Институт океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР, 1985. – С. 46–52.

30. ГОСТ 7636-85. Рыба, морские млекопитающие, морские беспозвоночные и продукты их переработки. Методы анализа // Государственные стандарты – М.: Изд-во стандартов, 1998. – С. 36–121.

31. *Гринталь А.Р.* Состав и распределение сообществ водорослей на литорали губ Ярнышной и Подпахты (Восточный Мурман) // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 23–40.

32. *Гурьянова Е.Ф.* Командорские острова и их морская прибрежная фауна и флора. – Природа, 1935. – № 11. – С. 64–72.

33. *Гусарова И.С.* Макрофиты сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп, Симушир (Большая Курильская гряда) // Новости сист. низш. раст. – Л., 1975. – С. 111–118.

34. *Гусарова И.С.* Видовой состав макрофитов б. Рудная (Японское море) // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука. Ленинград. отделение, 1982. – С. 3–16.

35. *Гусарова И.С.* Видовой состав макрофитов лагуны Семячик (юго-восточная Камчатка) // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука, 1987. – С. 22–25.

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

37. *Ерохин В.Е., Карнаухов В.Н.* Состояние энергетического аппарата макрофитов в норме и при фенольной интоксикации // Экология моря. – 1981. – Вып. 6. – С. 61–66.

38. *Ефименко А.К.* Предисловие // Сб. науч. ст. по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский – Токио, 1998. – С. 3–5.

39. *Зенин А.А., Березовская В.А.* Антропогенное воздействие на загрязненность Авачинской губы и ее притоков // Тез. докл. 28 Всесоюз. гидрохим. совещ. – Ростов н/Д, 1984. – С. 18.

40. *Зинова А.Д.* Список морских водорослей южного Сахалина и южных островов Курильской гряды // Исслед. дальневост. морей СССР. – 1959. – Вып. 6. – С. 146–161.

41. *Зинова А.Д.* К вопросу о фитогеографическом районировании прибрежной полосы Мирового океана // Тез. докл. конф. по совместным исслед. флоры и фауны. – Л., 1962. – С. 1–9.

42. *Зинова А.Д.* Новые данные о морских водорослях из Чаунской губы (Восточно-Сибирское море) // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. – С. 102–107.

43. *Зинова Е.С.* Водоросли Охотского моря с побережий Большого Шантарского острова // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. – 1930. – Т. 60. – Вып. 3. – С. 81–125.

44. *Зинова Е.С.* Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. – 1954. – Сер. 2. – Вып. 9. – С. 365–400.
45. *Иванюшина Е.А.* Изменения в бентосе Авачинской губы под влиянием антропогенного загрязнения // Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Изд-во Госкамчатэкология, 1998. – С. 47–51.
46. *Камнев А.Н.* Структура и функции бурых водорослей. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 198 с.
47. *Кацыка А.П.* Климат // Сб. статей и очерков по географии. – Петропавловск-Камчатский, 1966. – С. 60–66.
48. *Кизеветтер И.В., Грюнер В.С., Евтушенко В.А.* Переработка морских водорослей и других промысловых водных растений. – М.: Пищ. пром-сть, 1967. – 416 с.
49. *Клочкова Н.Г.* Видовой состав водорослей литорали и сублиторали Камчатского залива // Новости сист. низш. раст. – Л., 1976. – Т. 13. – С. 20–24.
50. *Клочкова Н.Г.* Аннотированная библиография по морским водорослям-макрофитам Татарского пролива (Японское море). (Первая ревизия флоры). – Владивосток: Дальнаука, 1994. – 108 с.
51. *Клочкова Н.Г.* Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 288 с.
52. *Клочкова Н.Г.* Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Владивосток, 1998. – 45 с.
53. *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, 1998. – С. 129–131.
54. *Клочкова Н.Г., Березовская В.А.* Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 208 с.
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)
56. *Ковальчук Н.А.* Видовой состав и биомасса макрофитов цистозиреи из акваторий нескольких крымских пляжей // Альгология. – 1992. – Т. 2. – С. 48–52.
57. *Кондратюк В.И.* Климат Камчатки. – М.: Гидрометеиздат, 1974. – 202 с.
58. *Константинов А.С.* Общая гидробиология. – М.: Высш. шк., 1986. – 472 с.
59. *Копылов Б.И., Павлова В.П.* Экология Авачинской губы: источники загрязнения, проблемы, решения, перспективы // Сб. науч. статей

по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский: Изд-во Госкамчатэкология, 1998. – С. 11–18.

60. *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.

61. *Кузнецов В.В.* Влияние зимнего ледяного припая на морфологию побережья фауны и флоры литорали Белого моря // Работы Мор. биол. станции. – 1948. – Вып. 1. – С. 44–57.

62. *Кузнецов В.В.* Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 322 с.

63. *Кузнецов В.В.* Биологические особенности основных представителей беломорской флоры и условия их промышленного использования // Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой промышленности. – Архангельск, 1962. – С. 131–140.

64. *Кудряшов В.А., Тараканова Т.Ф., Иванова М.Б.* О фауне и флоре осушной зоне Шантарских островов // Прибрежные сообщества дальневост. морей. – ДВНЦ АН СССР, 1976. – Сб. 6. – С. 22–63.

65. *Кусакин О.Г.* Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне Южных Курильских о-вов // Исслед. дальневост. морей СССР. – 1961. – Вып. 7. – С. 312–343.

66. *Кусакин О.Г.* Состав и распределение макробентоса в осушной зоне о-ва Симушир Курильской гряды // Прибрежные сообщества дальневост. морей. – ДВНЦ АН СССР, 1976. – Сб. 6. – С. 5–11.

67. *Кусакин О.Г., Иванова М.Б.* Берингоморская литораль Чукотки // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. – М.: Наука, 1978. – С. 10–40.

68. *Кусакин О.Г., Иванова М.Б.* Макрофитобентос литоральных сообществ о-ва Медный (Командорские острова) // Биол. моря. – 1995. – Т. 21, № 2. – С. 99–107.

69. *Кукк Х.А.* Новые водоросли острова Ытыгран (Берингово море) и Колючинской губы (Охотское море) // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. – С. 23–25.

70. *Ле Нгуен Хиеу.* Морские водоросли северного Вьетнама // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. – С. 71–81.

71. *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.

72. *Макиенко В.Ф.* Водоросли-макрофиты залива Восток (Японское море) // Биология моря. – 1975. – № 2. – С. 45–47.

73. *Максимова Н.Я.* Моря, омывающие Камчатку // Сб. статей и очерков по географии. – Петропавловск-Камчатский, 1966. – С. 17–24.

74. Максимова О.В. Некоторые сезонные особенности развития и определения возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей СССР. – М.: Наука, 1980. – С. 73–78.

75. Малиновская Т.М. Содержание металлов в разновозрастных талломах бурой водоросли *Fucus evanescens* Курильских островов // Биология моря. – 1998. – Т. 24, № 6. – С. 397–399.

76. Мейер К.И. Материалы по флоре водорослей Белого моря // Тр. ВНИРО. – М., 1938. – Т. 7. – С. 5–28.

77. Мелекесцев И.В. Рельеф // Сб. статей и очерков по географии. – Петропавловск-Камчатский, 1966. – С. 25–31.

78. Мессинева Е.М. Возрастная морфофизиология промысловых представителей семейства Cystoseiraceae морей России // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2003. – 22 с.

70. Михайлова Н.Ф. Распределение высших водорослей вдоль берегов о-ва Шикотан // Ботан. журн. – 1959. – Т. 44, № 3. – С. 379–386.

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

81. Перестенко Л.П. Распределение водорослей на литорали губ Плохие и Большие Чевры (Восточный Мурман) // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 13–22.

82. Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. – 232 с.

83. Перестенко Л.П. Фитоценозы сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Бот. журн. – 1996. – Т. 81, № 7. – С. 41–100.

84. Петров Ю.Е. *Fucus distichus* L. Emend Powell и *F. evanescens* Ag. // Новости сист. низш. раст. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1965. – С. 64–70.

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

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

87. Постельс А., Рупрехт Ф.И. Изображения и описания морских растений, собранных в северном Тихом океане у берегов Российских владений в Азии и Америке. – СПб., 1840. – 22 с.

88. Силкин В.А., Хайлов К.М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1988. – 230 с.

89. Спасский Н.Н. Литораль юго-восточного побережья Камчатки // Исслед. дальневост. морей СССР, 1961. – Вып. 7. – С. 261–311.

90. Суховеева М.В. Распределение водорослей вдоль берегов Приморья // Известия ТИНРО. – Владивосток: Кн. изд-во, 1967. – С. 255–260.

91. Тараканова Т.Ф. Количественное распределение макробентоса на литорали острова Беринга // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. – М.: Наука, 1978. – С. 63–77.

92. Тиховская З.П. Видовой состав морских водорослей в районе Мурманской биологической станции // Тр. Мурманской биол. станции, 1948. – С. 189–191.

93. Толстикова Н.Е. Распределение водорослей и характеристика состояния запасов промысловых водорослей в Анадырском заливе // Научный отчет. – М.: ВНИРО, 1973. – 92 с.

94. Толстикова Н.Е. Новые данные по экологии сублиторальных макрофитов в Анадырском заливе Берингова моря // Новости сист. низш. раст. – Л., 1974. – Т. 11. – С. 147–152.

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

96. Ушаков П.В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. – АН СССР, 1953. – С. 317–326.

97. 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.

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

99. Христофорова Н.К. Использование бурых водорослей фукусов для индикации состояния прибрежных морских вод // Сихотэ-Алиньский биосферный район: принципы и методы биологического мониторинга. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 118–127.

100. Христофорова Н.К. Биоиндикация и мониторинг загрязнения морских вод тяжелыми металлами. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1989. – 192 с.

101. Христофорова Н.К., Малиновская Т.М. Содержание металлов в фукусах бухты Кратерной (Курильские острова) в связи с условиями существования // Биол. моря. – 1995. – Т. 21, № 1. – С. 77–82.

102. Чмыхалова В.Б. Результаты изучения размерно-возрастной структуры популяции *F. evanescens* (Ag.) на острове Парамушир // Материалы 3 науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 298–299.

103. Шошина Е.В. Дополнение к флоре водорослей Белого моря // Новости сист. низш. раст. – Л., 1979. – С. 28–33.

104. Щапова Т.Ф. Литоральная флора материкового побережья Японского моря // Тр. Института океанологии, 1957. – Т. 23. – С. 21–66.

105. *Щапова Т.Ф., Возжинская В.Б.* Водоросли литорали западного побережья Сахалина // Тр. Института океанологии, 1960. – Т. 34. – С. 123–146.
106. *Щапова Т.Ф., Мокиевский О.Б., Пастернак Ф.А.* Флора и фауна литорали западного Сахалина // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. – 1957. – Т. 23. – С. 102–111.
107. *Agardh C.A.* Species algarum rite cognitae cum synonymis differentiis specificis et descriptionibus succinetis // Lund, 1820. – Vol. 1. – Part 1. – 268 p.
108. *Berezovskaya V.A., Klochkova N.G.* Pollution of the Avacha Bay and Changes in its Hydro-Chemical Properties and Macrophytobenthos // XVIth International Seaweed Symposium.: Abstracts, Programs and Directory (Cebu City, Philippines, April 12–17, 1998). – 1998. – P. 48.
109. *Bolton J.J., Lüning K.* Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria* species (Phaeophyta) in culture // Mar Biol. – 1982. – Vol. 66. – P.89–94.
110. *Cheney D.R.* The determining effects of snail herbivore density of intertidal algal recruitment and composition // Abstr. Ist. Int. Phycol. Congr. – Newfoundland, 1982. – P. 48.
111. *Clayton M.N.* Evolution of the *Phaeophyta* with particular reference to the *Fucales* // Progress in Phycological Research. – Biopress Ltd., 1984. – Vol. 3. – P. 11–46.
112. *Fritsch F.E.* The structure and reproduction of the algae. – Cambridge, 1945. – 936 p.
113. *Gardner N.L.* The genus *Fucus* on the pacific coast of North America. – Univ. Calif. Publ. Bot., 1922. – V. 10, № 1. – 180 p.
114. *Graham L.E., Wilcor l.W.* Algae. Prentice hall. upper. saddle river, NJ, 07485. – USA: University of Wisconsin, 2000. – 640 p.
115. *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.
116. *Hansen G.I.* A morphological study of *Fibriofolium*, a new genus in the *Cystocloniaceae* (Gigartinales, Rhodophyta) // J. Phycol. – 1980. – № 16. – P. 207–217.
117. *Hansen G.I.* A revised checklist and preliminary assessment of the macrobenthic marine algae and seagrasses of Oregon // Conservation and Management of Native Flora and fungi. Nativ Plant Society of Oregon, Corvallis. – 1997. – P.175–200.
118. *Jensen A.* Morphological studies in *Cystoseiraceae* and *Sargassaceae* (Phaeophyceae) with special reference to apical organization // Univ. Calif. Publ. Bot. – 1974. – № 68. – P. 1–61.

119. *Keser M., Vadas R., Larson B.* Regrowth of *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* under various harvesting regimes in marine. USA // *Bot. Mar.* – 1981. – V. 24. – P. 29–38.
120. *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.
121. *Knight M., Parke V.* A biological study of *Fucus vesiculosus* and *Fucus serratus* // *J. Mar. Biol. Ass.* – 1950. – V. 29, № 2. – P. 439–514.
122. *Levring T.* Potential yields of Marine algae with emphasis on European Species // *The Marine plant Biomass of the Pacific Northwest Coast*. Ed. R. W. Krauss. – Oregon State University Press, 1977. – P. 251–270.
123. *Lindstrom S.C.* An annotated bibliography of the benthic marine algae of Alaska. – Alaska department of Fish and Game, 1977. – 172 p.
124. *Linnaeus C.* Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus secundum systema sexuale digestas. – Stockholm, 1753. – Ed. 1. – 378 p.
125. *Los Petes P.I.* Aanmerkingen over de focus soorten van de Belgische kust // *Dumortiera*. – 1982. – № 23. – P. 9–16.
126. *Moss B.* Growth and regeneration of *Fucus vesiculosus* in culture // *Brit. Phycol. Bull.* – 1964. – Vol. 2. – P. 5–6.
127. *Muller-stoll W.R., Kunzenbach R.* Über die standortbedingten wachformen von *Fucus vesiculosus* in den Gewässern der Insel Hiddensee // *Arch. Fur. Protistenkunde*. – 1956. – B. 101. – P. 289–334.
128. *Munda S.* On the chemical composition, distribution and ecology of some N common benthic marine algae from Iceland // *Botanica Marina*. – 1972. – V. XXV, 31. – P. 24–41.
129. *O'Clair R.M., Lindstrom, S.C.* North Pacific Seaweeds. Auke Bay Alaska: Plant Press, 2001. – 159 p.
130. *Parker J.* Seasonal changes in coldhardiness of *Fucus vesiculosus* // *Biol. Bull.* – 1960. – Vol. 119, № 2. – P. 474–478.
131. *Printz H.* Algenvegetation des Trondjemsfjordes // *Skr. Norske Vidensk. Acad. Oslo. J. Mar. – Nat. KL.* – 1926. – № 5. – 273 p.
132. *Phinney H.K.* Macrophytic Marine algae of Oregon // *The Marine plant Biomass of the Pacific Northwest Coast*. Ed. R.W. Krauss. – Oregon State University Press, 1977. – P. 93–115.
133. *Powell H.T.* Speciation in the genus *Fucus* L., and related genera // *Syst. Assoc. publ.* – 1963. – № 5. – P. 63–77.
134. *Rawlence D.J.* An ultrastructural study of the relationship between the rhizoides of *Polysiphonia lanosa* (L.). Tandy (Rhodophyceae) and the tissue of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Phaeophyceae). – 1972. *Phycologia*, 11. – P. 279–290.

135. *Ruprecht F.I.* Tange des Ochtskischen Meeres // Sibirische Reise. Botanik Ed. A.T. von. Meddendorff. – St.-Peterburg, 1851. – Vol. 1, № 2. – P. 193–435.

136. *Schonbeck M., Norton T.A.* Factors controlling the upper limit of fucoid algae on the shore. // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1978. – P. 303–330.

137. *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.

138. *South G.R., Wittick A.* Introduction to Phycology // Blackwell Scientific Publication. – Oxford – London – Edinburgh, 1987. – P. 74–88.

139. *Stomps T.J.* Studes topographiques sur la variabilite des *Fucus vesiculosus* L., *plalycarpus* Thur. et *seranoides* L // *Rec. Inst. Bot.* 1911. «Leo Errera», Brux., 8. – P. 325–377.

140. *Tan I.H., Druehl L.D.* A ribosomal DNA phylogeny supports the close evolutionary relationships among the Sporochnales, Desmsrestiales, and Laminariales (Phaeophyceae) // *J. Phycol.* – 1996. – 32, № 1. – P. 112–118.

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

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

143. *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.

144. *Wynne M.J., Loiseaux S.* Resent advances in life history studies of the Phaeophyta // *Phycologia.* – 1976. – Vol. 15. – N ¾. – P. 435–452.

Монография

Чмыхалова Виктория Борисовна

**ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ФУКУСА
В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ**

Редактор О.В. Ольхина
Технический редактор О.А. Лыгина
Набор текста В.Б. Чмыхалова
Верстка, оригинал-макет О.А. Лыгина

Подписано в печать 12.12.2010 г.
Формат 61*86/16. Печать цифровая. Гарнитура Times New Roman
Авт. л. 6,76. Уч.-изд. л. 7,02. Усл. печ. л. 6,39
Тираж 500 экз. Заказ № 134

Издательство
Камчатского государственного технического университета

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