

*На правах рукописи*



**Очеретяна Светлана Олеговна**

**ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА АЛЬГОСООБЩЕСТВ  
«ЗЕЛЕННЫХ ПРИЛИВОВ» В АВАЧИНСКОЙ ГУБЕ  
И УСТОЙЧИВОСТЬ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ-МАКРОФИТОВ  
К НЕБЛАГОПРИЯТНОМУ ВОЗДЕЙСТВИЮ**

03.02.08 – Экология (биология)

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Петропавловск-Камчатский – 2017

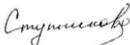
Работа выполнена на кафедре экологии и природопользования Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Камчатский государственный технический университет» (ФГБОУ ВО «КамчатГТУ»)

- Научный руководитель:** **Клочкова Татьяна Андреевна**  
кандидат биологических наук,  
ФГБОУ ВО «Камчатский государственный технический университет»,  
доцент кафедры экологии и природопользования
- Официальные оппоненты:** **Воскобойников Григорий Михайлович**,  
доктор биологических наук, профессор,  
ФГБУН «Мурманский морской биологический институт» Кольского научного центра Российской академии наук, заведующий лабораторией альгологии
- Шошина Елена Васильевна**,  
доктор биологических наук, профессор,  
ФГБОУ ВО «Мурманский государственный технический университет»,  
заведующая кафедрой биологии
- Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «СахНИРО»),  
г. Южно-Сахалинск

Защита состоится «17» мая 2017 г. в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д 307.008.01 в ФГБОУ ВО «Камчатский государственный технический университет» по адресу: г. Петропавловск-Камчатский, ул. Вилейская, 56.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке КамчатГТУ и на сайте ФГБОУ ВО «КамчатГТУ» [www.kamchatgtu.ru](http://www.kamchatgtu.ru)

Автореферат разослан «15» марта 2017 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук 

Ступникова Н.А.

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования и степень разработанности выбранной темы.** С середины прошлого столетия в связи с усиливающимся загрязнением прибрежных морских вод резко обозначилась проблема сокращения биоразнообразия прибрежных экосистем и деструкции морских донных биоценозов (Н. Клочкова, Березовская, 2001; Адрианов, 2004). Изменение видового состава и структуры сообществ затронуло все уровни экосистемы, включая продукционный, который в мелководной зоне шельфа обеспечивают, главным образом, многолетние водоросли-макрофиты и морские травы. Трансформацию донных сообществ регистрируют в прибрежных зонах разных районов Мирового океана (Fletcher, 1996; Ohno et al., 2001; Blomster et al., 2002; Leliaert, 2009). В сообществах макроводорослей она протекает достаточно однообразно и выражается в сокращении экологической и ценотической роли красных и бурых водорослей и увеличении доли зеленых (Н. Клочкова, Березовская, 2001). Абсолютное доминирование в подводной растительности представителей последней группы получило в морской экологии название «зеленый прилив», и его появление свидетельствует об экологическом неблагополучии прибрежной экосистемы.

У берегов Камчатки самой грязной из бухт является Авачинская губа, хотя прежде она характеризовалась высочайшими биопродуктивностью и биоразнообразием (Н. Клочкова, Березовская, 1997, 2001). В настоящее время здесь почти повсеместно пояс водорослей сужен до нескольких метров и поджат к урезу воды, и большинство видов прежде богатейшей литоральной флоры уже не встречаются. Место высокопродуктивных сообществ литоральных бурых и красных водорослей заняли представители отдела Chlorophyta.

Анализ научной литературы, содержащей сведения по зеленым водорослям, показывает, что она посвящена в основном изучению их таксономии, распространения и распределения. Представители этой группы макрофитов нередко становились объектами изучения жизненных циклов водорослей, цитологии, культивирования (Hoek et al., 1995; Bae et al., 2010). Однако в настоящее время в связи с появлением новых типов альгоценозов, формируемых исключительно короткоцикловыми эфемерными видами, необходимо всестороннее изучение закономерностей их функционирования. Экологическая ситуация, складывающаяся в прибрежных морских водах российского Дальнего Востока, требует ответа на целый ряд вопросов: насколько устойчивы зеленые водоросли к стрессовому воздействию среды, насколько гибка стратегия их воспроизводства, существуют ли закономерности, определяющие структуру их сообществ, что определяет их изменчивость и смену одних эфемерных видов другими, насколько эти сообщества восполняют потребности гидробионтов в первичной продукции.

Решение этих и связанных с ними вопросов имеет важное научное и практическое значение, поскольку, с одной стороны, зеленые водоросли могут служить объектами изучения способов адаптации видов к комплексно-

му антропогенному загрязнению, с другой стороны, они – последние представители литорального макрофитобентоса, и их исчезновение чревато полным опустыниванием морского дна и последующим катастрофическим снижением биоразнообразия донных биоценозов. Все сказанное выше определяет актуальность проведенных нами исследований и определяет его цель и задачи.

**Цель работы** – определить состав альгофлоры зеленых водорослей Авачинской губы, закономерности формирования и сезонную смену их сообществ, способы адаптации видов к стрессовому воздействию, сохранения их жизнедеятельности и способности к воспроизводству в неблагоприятных условиях.

Для достижения цели было необходимо решить следующие **задачи**:

1. Провести инвентаризацию альгофлоры зеленых водорослей района исследования и определить степень ее оригинальности на основе проведения фитогеографического анализа и выявления особенностей географического распространения ее родов и видов.

2. На основе многолетних круглогодичных наблюдений за изменениями состава и структуры альгоценозов выявить виды, активно участвующие в формировании «зеленых приливов» в разные сезоны, определить периоды их вегетации, срок жизни одной генерации и термотатические характеристики.

3. Определить влияние комплексного металлического, нефтяного и фенольного загрязнений на морфофизиологическое состояние массовых видов зеленых водорослей и выявить аномалии их развития в загрязненной среде.

4. На основании изучения биологии развития определить степень устойчивости отдельных видов к экстремальным воздействиям экологических факторов: перепадам температуры и освещения, длительному обезвоживанию и замораживанию, биогенному питанию.

5. Изучить воздействие экологических факторов на реализацию жизненных циклов зеленых водорослей, выявить механизмы, обеспечивающие их ускоренное успешное воспроизводство и адаптацию к стрессовому воздействию.

**Научная новизна.** Показано, что состав массовых видов Chlorophyta, формирующих «зеленые приливы» в Авачинской губе, включает не менее 26 видов и характеризуется высоким уровнем банальности. Обнаружено, что *Prasiola borealis*, *Percursaria percursa* и *Urospora vancouveriana* большую часть своего жизненного цикла проводят в покоящихся стадиях. В форме многоклеточных макроскопических растений они появляются в губе эпизодически, не каждый год. На основе проведения многолетних сезонных исследований зеленые водоросли разделены на четыре группы с разными термотатическими характеристиками. Впервые обнаружены и описаны закономерности последовательной смены видового состава и ценотической структуры альгоценозов зеленых водорослей и показано, что в стрессовых условиях даже у самых короткоживущих видов заметно сокращаются сроки вегетации. Виды *Kormmannia zostericola* и *Protomonostroma undulatum* при этом способны к неотеническому развитию в холодную половину года. У *Blidingia minima*

впервые обнаружена способность к формированию апланоспор и апланоспорангиев в ответ на стрессовое воздействие. Впервые описаны способность к восстановлению активной жизнедеятельности у видов *Prasiola delicata* и *Rosenvingiella constricta* после 3-4-летнего экстремального обезвоживания и у *B. minima* после 3-летнего замораживания. У пластинчатых водорослей *Ulvaria splendens* и *Ulva fenestrata* зарегистрирована способность к формированию слоевищ трубчатой формы.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Данные проведенного исследования могут быть использованы для оценки экологического состояния морских прибрежных экосистем. Они дают основание предложить вид *Ulvaria splendens* как показатель загрязнения среды свинцом, никелем, а нитчатые виды родов *Ulothrix* и *Urospora* – медью и цинком. Данные, полученные в ходе изучения сезонной вегетации водорослей в условиях высокой эвтрофикации, повышенного прогрева и пониженной солености дают возможность разработки биотехники их культивирования в условиях камчатского климата. В целом данные диссертационного исследования могут быть использованы в учебном процессе при подготовке морских экологов и гидробиологов.

**Методология и методы диссертационного исследования.** Описанные в диссертации виды водорослей культивировались автором в лабораторных условиях. Изучение структуры водорослевых сообществ на выбранных полигонах проводилось систематически в разные сезоны года в течение нескольких лет. В ходе исследования были использованы современные методы морфолого-анатомических, экологических, химических и гидробиологических исследований.

**Положения, выносимые на защиту.**

1. Антропогенная трансформация флоры Авачинской губы к настоящему времени завершилась чрезвычайным ее обеднением, утратой ее оригинальности и формированием вдоль большей части побережья «зеленых приливов».

2. Существуют определенные закономерности сезонной смены видового состава и структуры сообществ зеленых водорослей, обусловленные существованием четырех разных по термотатическим характеристикам групп видов.

3. Отдельные виды зеленых водорослей способны сохранять исключительную жизнеспособность и способность к активному расширенному воспроизводству в условиях стрессового воздействия среды.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность диссертационной работы подтверждена большим объемом обработанного материала и многолетними исследованиями, которые отражены в восьми отчетах по следующим темам НИР: «Адаптация короткоциклового и многолетних видов водорослей-макрофитов к изменяющимся условиям среды и антропогенному загрязнению морских водоемов» (РК № И 130226042751, Петропавловск-Камчатский, 2013); «Видовой состав и структура макрофитобентоса, их ихтиофауны и орнитофауны в местах воспроизводства тихоокеанской сельди у побережья восточной

Камчатки» (РК № 2150126000106, Петропавловск-Камчатский, 2014); «Биология развития массовых видов камчатской морской альгофлоры как показатель физиологического состояния растений и состояния среды обитания» (РК № 1 150121056772, Петропавловск-Камчатский, 2015); «Влияние природных и антропогенных факторов на изучение состава, структуры и биологии развития его массовых представителей у побережья восточной Камчатки» (Регистрационный номер НИОКТР АААА-А16-116072810063-1, Петропавловск-Камчатский, 2016) и др.

**Личный вклад автора.** Автор собрала изученные виды водорослей и культивировала их в лабораторных условиях, самостоятельно выполнила все микроскопические исследования и фотографирование объектов. Планирование исследовательских работ по теме диссертации, их реализация и последующий анализ полученных данных выполнены автором также самостоятельно. Автор была организатором, ответственным исполнителем и участником исследований, проведенных в Авачинской губе, участвовала в обработке собранных материалов, их последующем анализе и обобщении.

**Апробация результатов.** Результаты, представленные в диссертационной работе, докладывались автором на следующих международных, всероссийских и региональных научных конференциях и форумах: Международные научные чтения «Приморские зори – 2009» (Владивосток, 2009); Региональная научно-практическая студенческая конференция «Человек и природа: взгляд молодого исследователя» (Петропавловск-Камчатский, 2009); Межрегиональная научно-практическая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Природно-ресурсный потенциал региона: современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование» (Петропавловск-Камчатский, 2010); ежегодная конференция Корейского альгологического общества (Korean Society of Phycology (KSP), Вандо, Республика Корея, 2010); XI международная научная конференция «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2010); Тихоокеанско-азиатский альгологический форум (Asian Pacific Phycological Forum, Ёсу, Республика Корея, 2011); Межрегиональная научно-практическая конференция «Теория и практика современных гуманитарных и естественных наук» (Петропавловск-Камчатский, 2011, 2013); III, IV, V Всероссийская научно-практическая конференция «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование» (Петропавловск-Камчатский, 2012–2014); XIII съезд Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 2013); заседания Камчатского отделения Русского ботанического общества (Петропавловск-Камчатский, 2013, 2016, 2017).

Инновационный проект автора «Зеленые водоросли Камчатского шельфа как объекты марикультуры для производства пищевой лечебно-профилактической продукции» участвовал в выставке молодежных проектов «Инициатива-2012» (диплом I ст., Петропавловск-Камчатский, 2012);

технологической экспертизе «Зворыкинская премия» (Москва, о. Селигер, 2012); молодежном научно-инновационном конкурсе «У.М.Н.И.К.» Государственного Фонда содействия развитию малых форм предприятий в научно-технической сфере (Владивосток, 2010; Петропавловск-Камчатский, 2012); XII Всероссийской выставке научно-технического творчества молодежи (Петропавловск-Камчатский, 2013); региональном этапе Всероссийской выставки научно-технического творчества молодежи «Шаг в будущее – 2013» (диплом II ст., Петропавловск-Камчатский, 2013).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 19 работ, в том числе 4 статьи в рецензируемых научных журналах из списка ВАК.

**Структура и объем диссертационной работы.** Диссертация изложена на 191 странице, состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения, включает 50 рисунков и 29 таблиц. Список литературы включает 282 публикации, из них 219 иностранных и 2 ссылки на интернет-источники.

**Благодарности.** Выражаю благодарность научному руководителю к.б.н., доценту ФГБОУ ВО «КамчатГТУ» Т.А. Клочковой и директору ЦНОНИП «КамчатГТУ» д.б.н. Н.Г. Клочковой за ценные указания, консультации и помощь в выполнении исследований и написании настоящей диссертации. Автор весьма признательна директору ФГУ «Камчаттехмор-дирекции» Е.В. Касперович и заведующей кафедрой «Технология пищевых продуктов» «КамчатГТУ» М.В. Ефимовой за сотрудничество в исследованиях по тяжелым металлам и определению пигментного состава у зеленых водорослей, сотрудникам отдела науки и инноваций «КамчатГТУ» А.В. Климовой и КФ ТИГ ДВО РАН: к.б.н. Н.А. Лопатиной, к.б.н. Н.П. Санамян, к.б.н. Е.Г. Паниной за помощь в сборе научного материала. Автор также благодарит профессора Национального университета Конджу (Республика Корея) Г.Х. Кима (Prof., Dr. Kim Gwang Hoon, Kongju National University), в лаборатории которого она проходила стажировку в 2011 г., за возможность использовать научное оборудование его лаборатории и предоставление литературы по зеленым водорослям.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Обзор литературы (**глава 1**) включает три раздела. В **разделе 1.1** приводится обзор развития таксономии зеленых водорослей в мире. Их первое описание было сделано 264 года назад К. Линнеем (Linnaeus, 1753), а в числе самых первых видов он описал *Ulva lactuca*. Революционные преобразования систематики зеленых водорослей длились с начала и до конца 19-го века (De Toni, 1889). Стоит отметить, что подавляющее большинство ученых, заложивших основы морской альгологии, работали по материалам, собранным в Атлантике или в атлантическом секторе Арктики. Из числа работ по зеленым водорослям североамериканского побережья следует упомянуть

ревизии Р.Ф. Скагеля, выполненные на основе таксономических признаков, экологии и распространения видов (Scagel, 1957, 1966). Что касается азиатского побережья Пацифики, включая разные районы российского Дальнего Востока, к наиболее значимым таксономическим работам по зеленым водорослям следует отнести флористические сводки Е.С. Зиновой (1933, 1940, 1954а,б), работы японских авторов М. Нагаи (Nagai, 1940) и Ю. Токиды (Tokida, 1954), а также работы К.Л. Виноградовой (1974, 1979), Л.П. Перестенко (1980) и Н.Г. Клочковой (1996).

В **разделе 1.2** приводится обзор истории альгофлористических исследований в Авачинской губе. По данным Н.Г. Клочковой и В.А. Березовской (1997, 2001) исходная альгофлора Авачинской губы до 1970-х г. включала более 150 видов водорослей-макрофитов, однако к 2000 г. из-за антропогенного загрязнения их количество сократилась почти в три раза.

В **разделе 1.3** приводится обзор явления «зеленые приливы». Об этой экологической проблеме впервые стали говорить в первой половине XX в., а в последние десятилетия ее стали регистрировать по всему миру (Калугина-Гутник, 1975; Fletcher, 1996; Ohno et al., 2001; Largo et al., 2004; Blomster et al., 2002). В Авачинской губе «зеленые приливы» как заключительную стадию трансформации альгоценозов зарегистрировали в конце 1990-х гг. (Н. Клочкова, Березовская, 1997, 2001; Н. Клочкова, Т. Клочкова, 1998), однако знания о них ограничились в основном определением видового состава зеленых водорослей. Изучение фитоценотической структуры их сообществ, сезонной смены альгоценозов, продолжительности вегетации и адаптивных стратегий видов вплоть до начала наших исследований не проводилось.

В **главе 2** приводится описание физико-географических и экологических характеристик Авачинской губы, а также ее антропогенного загрязнения различными поллютантами. Так, наибольшее загрязнение нефтепродуктами наблюдается у ее северо-восточного берега, а по остальной акватории они распределяются относительно равномерно под воздействием приливно-отливных течений и ветра. С середины 1970-х до начала 1990-х г. максимальные значения нефтепродуктов на поверхности, без учета залповых выбросов, достигали 4,1 мг/л (82 ПДК), а у дна – 3,6 мг/л (72 ПДК). Их средняя концентрация во всей толще воды составляла 0,52 мг/л (чуть более 10 ПДК) и изменялась от 0,4 до 0,7 мг/л, что соответствует 8-14 ПДК. При такой концентрации в Авачинской губе постоянно содержалось около 2000 тонн нефтепродуктов (Н. Клочкова, Березовская, 2001). С конца 1990-х г. их количество снизилось, но продолжает оставаться достаточно высоким и относительно стабильным по всей акватории губы, особенно в местах бункеровок флота и перевалки нефтепродуктов (Касперович, 2011).

С середины 1970-х до начала 1990-х г. концентрация фенолов в Авачинской губе колебалась в широких пределах (0,127 мг/л (127 ПДК) на поверхности, 0,135 мг/л (135 ПДК) у дна, 0,015 мг/л (15 ПДК) во всей толще

воды). С 1995 г. их концентрация в водах губы уменьшилась (Н. Ключкова, Березовская, 2001). В настоящее время наибольшее фенольное загрязнение наблюдается в местах поступления промышленных и хозяйственно-бытовых стоков у северо-восточного берега.

Загрязненность синтетически поверхностно-активными веществами (СПАВ) по сравнению с другими поллютантами относительно невелика, и с середины 1970-х гг. и до настоящего времени их концентрация колебалась от 0,0 до 0,91 мг/л. В среднем по всей толще воды она составляла 0,13 мг/л. Наиболее загрязнен участок берега, находящийся между бух. Сероглазка и м. Сигнальный.

Что касается загрязнения тяжелыми металлами, самыми грязными участками в Авачинской губе являются территория СРМЗ (судоремонтный завод), бух. Раковая и Сероглазка, поскольку там регистрировали наибольшее снижение уровня морского биоразнообразия (Н. Ключкова, Березовская, 2001).

### **Глава 3. Материалы и методы исследований**

Зеленые водоросли для настоящего исследования были собраны в разных районах Авачинской губы и Авачинского залива в период с 2009 по 2016 гг. Регулярные наблюдения и сбор проб водорослей проводили на восьми участках берега, расположенных у сопки Никольской (два участка) и в районе между производственной зоной ООО «Акрос» и судоремонтным заводом (шесть участков) с апреля 2009 г. по сентябрь 2011 г. Пробы собирали во все месяцы года, кроме февраля, марта и начала апреля, поскольку в это время в Авачинском заливе закрыта навигация маломерного флота, а в прибрежье развиты мощный ледовый припай и высокий снежный покров. Пробы собирали во время сизигийных отливов в верхнем, среднем и нижнем горизонтах литорали и в верхней сублиторали до глубин 2–4 м. Участки побережья посещали каждые 2-3 недели. В ходе полевых исследований определяли температуру воды и воздуха. Описание распределения водорослей в местах сбора материала сопровождали фотосъемкой, при этом в каждом из мест сбора водорослей фотографировали одни и те же участки дна.

Собранные водоросли упаковывали в полиэтиленовые мешки или небольшие пластмассовые емкости с морской водой, снабжали этикеткой и доставляли в лабораторию. Пробы хранили в холодильнике при температуре 4°C или же подвергали медленной заморозке и затем хранили в морозильной камере при температуре от –10 до –18°C. Препараты для изучения внутреннего строения водорослей изготавливали лезвием безопасной бритвы и изучали под микроскопами Olympus SZ7 и Olympus BX50 (Токуо, Japan). Микрофотографии и измерение клеток выполняли с помощью фотонасадки Infinity-2 и компьютерной программы Infinity analyze.

Оценку экологического состояния Авачинской губы производили в местах бункеровок флора, разгрузки нефтеналивных судов и перекачки на берег нефтепродуктов. В ходе этих исследований у зеленых водорослей определяли содержание тяжелых металлов, нефтепродуктов и фенолов.

Также определяли видовой состав и количественные соотношения видов в пробе и морфометрические характеристики растений. Анализы по определению загрязнения воды и водорослей тяжелыми металлами, нефтепродуктами и фенолами были проведены в геохимической лаборатории АО «Камчатгеология».

Для оценки совокупного влияния на водоросли разных факторов среды анализировали представленные в Интернете для г. Петропавловска-Камчатского ежедневные данные по температуре воздуха, облачности, количеству осадков, высоте приливов и отливов за период 2009–2011 гг. Для анализа их изменений в течение месяца, года или в одном месяце разных лет наблюдений значения всех этих показателей использовали для построения единого графика. Сравнительное изучение помесячных изменений условий обитания водорослей, их ценотической роли и присутствия или отсутствия в районах побережья, где они встречались в другие сезоны года, позволило выявить условия, способствующие активной вегетации водорослей и вызывающие у них состояние, близкое к анабиозу или стимулирующее переход в другую фазу развития.

Изучение влияния различного абиотического стресса провели на нескольких видах. Так, влияние иссушения изучили на примере родов *Prasiola* и *Rosenvingiella*. Собранные в природе растения высушили в силикагеле до полной потери внутриклеточной жидкости и затем хранили в сухом виде при температуре 4°C в течение трех – четырех лет. Затем небольшое количество сухих растений переносили пинцетом в стерильную морскую среду для культивирования и вели наблюдения за состоянием регидрируемого материала. Для изучения влияния замораживания использовали *Blidingia minima*. Собранные в природе растения подвергли медленной заморозке и затем хранили в морозильной камере при температуре от –14 до –18°C в течение около трех лет. Затем замороженные растения подвергли оттаиванию и дальнейшему лабораторному культивированию. Для изучения влияния абиотического стресса на массовый вид *Ulva fenestrata* собранные в природе растения содержали при аномально высокой температуре 32–38°C и дневном освещении (1-я группа образцов); при 23°C и избыточном освещении (2-я группа образцов); при 8–10°C и полной темноте (3-я группа образцов); при 18–20°C и дневном освещении (4-я группа образцов). В ходе лабораторного культивирования регистрировали физиологическое состояние растений в каждой группе.

Для определения степени оригинальности флористического комплекса, участвующего в формировании «зеленых приливов» в Авачинской губе, было изучено географическое распространение родов и проведен сравнительный фитогеографический анализ флоры. Для определения ареалов водорослей использовали международную электронную базу данных Algaebase (Guiry, Guiry, 2017). Сведения, полученные в ходе анализа представленной в ней информации, использовали для составления таблиц, дающих представление об объеме родов, участвующих в формировании

флоры Авачинской губы, распространении в Мировом океане входящих в них видов и центрах их основного видового разнообразия.

#### Главы 4–6. (Результаты исследования и их обсуждение)

В главе 4 даются описания и цветные иллюстрации 27 видов водорослей, участвующих в формировании «зеленых приливов» в Авачинской губе, составленные по результатам собственных исследований (раздел 4.1). Всего нами в альгофлоре этого района было встречено более 40 видов зеленых водорослей, однако описания исключительно редких для изученного района видов, таких как *Ulva procera*, *Monostroma crassiderrum*, представителей родов *Rhizoclonium*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, а также микроскопических эпи- и эндофитов в работе не приводятся, поскольку их роль в формировании «зеленых приливов» ничтожна. Исключением является редкий вид *Percursaria percursa*, поскольку он был обнаружен нами для флоры района впервые. Некоторые представители улотриковых и прازیоловых водорослей имеют гетероморфные циклы развития, в которых разные генерации представлены растениями с очень отличающейся морфологией. Микроскопические стадии развития улотриковых, известные под названиями *Codiolum* и *Chlorochytrium*, описываются в числе 27 видов как самостоятельные, поскольку биология их развития значительно отличается от таковой у представителей их многоклеточных поколений. Ниже в качестве примера мы приводим вид *Urospora vancouveriana*. Примечательно, что во флоре Авачинской губы он был обнаружен нами впервые.

#### *Urospora vancouveriana* (Tilden) Setchell et Gardner – Уроспора ванкуверанская (рисунок 1)

*Типовое местообитание.* о. Ванкувер, Канада.

*Ареал.* Предпочитает холодноумеренные воды Тихого океана (Виноградова, 1979; Scagel et al., 1989; Н. Клочкова и др., 2009).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Зинова, 1954б), район IV (Зинова, 1940, как *Chaetomorpha torta* f. *moniliformis* и как *Chaetomorpha spiralis* f. *recta*, цит. по Виноградова, 1979).

*Описание.* Неразветвленные нити до 12 см длины, ярко-зеленого или в зрелом состоянии темно-оливкового цвета, прикрепляется к грунту базальной клеткой. Нити заметно утолщаются от основания к верхушке от 80–130 мкм до 500–1500 (2000) мкм, состоят из округлых клеток и имеют четкообразный вид, особенно в верхней трети слоевища. Верхушечные клетки почти сферические. Клетки, расположенные у основания слоевища, имеют небольшие ризоидальные выросты, обеспечивающие дополнительное сцепление нитей с субстратом. Хлоропласт цельный или вторично перфорированный. По мере выхода продуктов

размножения верхушечные клетки разрушаются, в средней части нити пустые клетки некоторое время сохраняются.

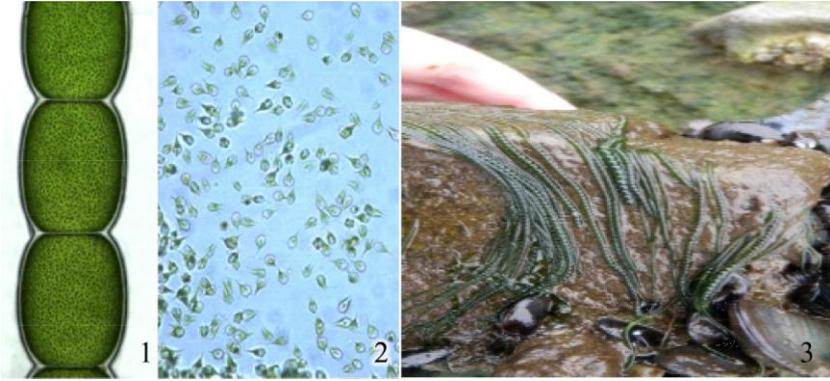


Рисунок 1 – *Urospora vancouveriana*. 1 – нить под микроскопом; 2 – подвижные четырехжгутиковые зооспоры заостренной формы; 3 – внешний вид растений в природных зарослях

*Экологическая характеристика.* Встречается редко, только в благоприятные для ее вегетации годы. Поселяется в нижнем горизонте литорали на границе с сублиторальной каймой, на окатанных крупных камнях, покрывая их целиком. Смешанных сообществ с другими представителями зеленых водорослей не образует.

Судя по нашим наблюдениям, присутствие или отсутствие в альгоценозах этого вида во многом определяется уровнем нефтяного загрязнения. Так, в 2009 и 2012 гг. в бухте Сероглазка в весеннее время имели место разливы нефтепродуктов, и именно в эти годы *U. vancouveriana* в местах обычного произрастания отсутствовала.

*Сезонное развитие вида.* Период вегетации достаточно короткий, приурочен к весеннему времени. Появляется в начале апреля и достигает массового развития в середине мая, затем резко исчезает и замещается другими представителями рода. Осенняя генерация отсутствует.

*Аномалии развития и уродства.* Не обнаружены.

*Отношение к загрязнению.* Мезосапробный вид.

Далее в **разделе 4.2** описаны фитогеографические особенности альгофлоры зеленых водорослей в Авачинской губе. Важнейшей характеристикой региональных флористических комплексов является определение степени их оригинальности, и чем больше во флоре эндемичных и узкоареальных видов, придающих ей неповторимое своеобразие, тем она более уникальна. Утрата таких видов ведет не только к сокращению биоразнообразия, но и превращает флору в банальную, состоящую из широкоареальных

видов. В этом случае она ничем не отличается от обедненных флор других районов, порой весьма отдаленных в географическом отношении.

Антропогенное загрязнение Авачинской губы привело к катастрофическому снижению биоразнообразия ее макрофитобентоса, и в настоящее время он на большей части ее побережья слагается сообществами эфемерных зеленых водорослей. Эндемичные виды зеленых водорослей в ней отсутствуют, и большинство видов имеют очень широкие ареалы. Самый высокий уровень связи по видовому составу Chlorophyta флора Авачинской губы имеет с флорой Антарктического района. Это, с одной стороны, говорит о банальности флористического комплекса, участвующего в формировании «зеленых приливов», и опасности, которую несет их появление для биоразнообразия и оригинальности флоры. С другой стороны, широкое участие в формировании «зеленых приливов» широкоареальных видов, характеризующихся мультizonальным и космополитическим распространением, свидетельствует об их высокой приспособленности к изменениям климатической, гидрологической и экологической обстановки.

В **главе 5** дается характеристика сообществ водорослей, формирующих «зеленые приливы» в Авачинской губе. Для определения направлений изменений их видового состава и условий, благоприятных для массового развития или, напротив, сокращения численности видов, автор диссертации провела анализ состояния среды их обитания. Для этого регистрировали посуточные изменения температуры воздуха в разные месяцы 2009, 2010 и 2011 гг. и анализировали состояние облачности, используя принятые в гидрометеослужбе баллы. Анализ этих данных, наряду с учетом воздействия температурного фактора и приливно-отливных колебаний, позволил определить количество неблагоприятных дней, в течение которых водоросли подвергались сильному ультрафиолетовому воздействию и сильному иссушению или же сильному опреснению. Для проведения комплексного анализа суточные изменения этих факторов совмещались на одном графике, что позволило провести сравнительный анализ условий обитания водорослей в разные годы вегетации.

Проведенное нами изучение гидрологических и климатических факторов (**раздел 5.1**) показало, что каждый год проведения альгологических наблюдений и даже каждый месяц года, в течение которого выполнялись наблюдения за изменениями состава и структуры литоральных сообществ зеленых водорослей, характеризовались неповторимыми особенностями. Определенные сочетания погодных и гидрологических условий способствовали более активному развитию каких-либо видов и обеспечивали им конкурентные преимущества. Даже незначительные изменения температуры оказывали влияние на скорость протекания жизненных циклов водорослей, ускоряли или замедляли их рост, стимулировали или подавляли размножение и вызывали развитие покоящихся спор. Все это влияло на ход флороценологических изменений в сообществах короткоцикловых ви-

дов-эфемеров в Авачинской губе. Сезонные изменения видового состава сообществ зеленых водорослей были определены в ходе обработки проб макрофитобентоса, собранных на восьми полигонах. Сбор проб при этом сопровождался регулярной фотосъемкой одних и тех же участков литорали. В диссертации эти данные представлены в виде таблиц. Одна из них приводится ниже (таблица 1).

Таблица 1

Изменения видового состава и структуры сообществ водорослей-макрофитов в верхнем горизонте литорали на участке побережья между судоремонтным заводом и причалами ООО «Акрос» (май – октябрь 2009 г.)

Месяц	Внешний вид полигона №3	Виды зеленых водорослей макрофитов
Май		<i>Ulothrix flacca</i> <i>Ulothrix pseudoflacca</i> <i>Ulothrix implexa</i> <i>Urospora penicilliformis</i> <i>Urospora elongata</i> <i>Urospora wormskjoldii</i>
Июнь		<i>Blidingia minima</i> <i>Ulva prolifera</i>
Июль		<i>Blidingia minima</i> <i>Ulva prolifera</i>
Август		<i>Acrosiphonia saxatilis</i> <i>Blidingia minima</i> <i>Ulva clathrata</i> <i>Ulva prolifera</i>
Сентябрь	—————	<i>Blidingia chadefaudii</i> <i>Ulva prolifera</i>
Октябрь	—————	<i>Codiolum gregarium</i> <i>Ulothrix implexa</i> <i>Ulothrix flacca</i> <i>Urospora penicilliformis</i> <i>Ulva prolifera</i>

В разделе 5.2 дано описание сезонной динамики видового состава и структуры сообществ зеленых водорослей в Авачинской губе. Для этого литоральная зона была условно разделена на три горизонта, в каждом из которых была определена растительность. Проведенные нами исследования показали, что «зеленые приливы» в Авачинской губе развиваются по определенному сценарию и характеризуются закономерной сменой доминантов в каждом горизонте литорали и практически в каждом из месяцев вегетационного периода.

Для подтверждения последнего утверждения, в разделе 5.3 приводится описание межгодовых изменений структуры сообществ «зеленых приливов» в Авачинской губе, на основании которых нами были выявлены особенности биологии развития видов и определена их термопатия. Для сравнительного анализа особенностей количественного развития видов были составлены диаграммы, в которых ценотическая роль определенного вида в разные месяцы года была представлена тремя градациями встречаемости: редко, часто и в массовом количестве. Сравнение особенностей вегетации одного и того же вида в разные годы и погодных условий тех лет позволила нам выявить условия произрастания, усилившие его конкурентные преимущества перед другими видами. Сравнение особенностей вегетации разных видов позволило нам разделить их на несколько групп: 1 – виды весенне-осеннего холодноводного комплекса, 2 – виды летнего и ранне-осеннего тепловодного комплекса, 3 – асезонные виды и 4 – короткоцикловые виды с очень ограниченным сроком вегетации. Ниже в качестве примера показан видовой состав и ценотическая роль представителей весенне-осеннего холодноводного комплекса (рисунок 2).

В целом наше исследование показало, что «зеленые приливы» в Авачинской губе имеют определенную ценотическую структуру и закономерную смену видового состава в течение всего вегетативного периода. Они обусловлены приливно-отливной ритмикой колебаний, сезонными изменениями температуры воздуха и поверхностного слоя воды, а также уровнем антропогенного воздействия. В поздне-весенний и летний периоды в альгоценозе доминируют и развиваются в массовых количествах практически одни и те же виды зеленых водорослей: *Blidingia minima*, *Ulva clathrata*, *Ulva prolifera*, *Monostroma grevillei*, *Ulvaria splendens*. Их постоянное присутствие обеспечивает частая смена генераций. В весенний и осенний периоды года в Авачинской губе преобладают нитчатые водоросли *Ulothrix implexa*, *Ulothrix flacca*, *Urospora penicilliformis* и др.

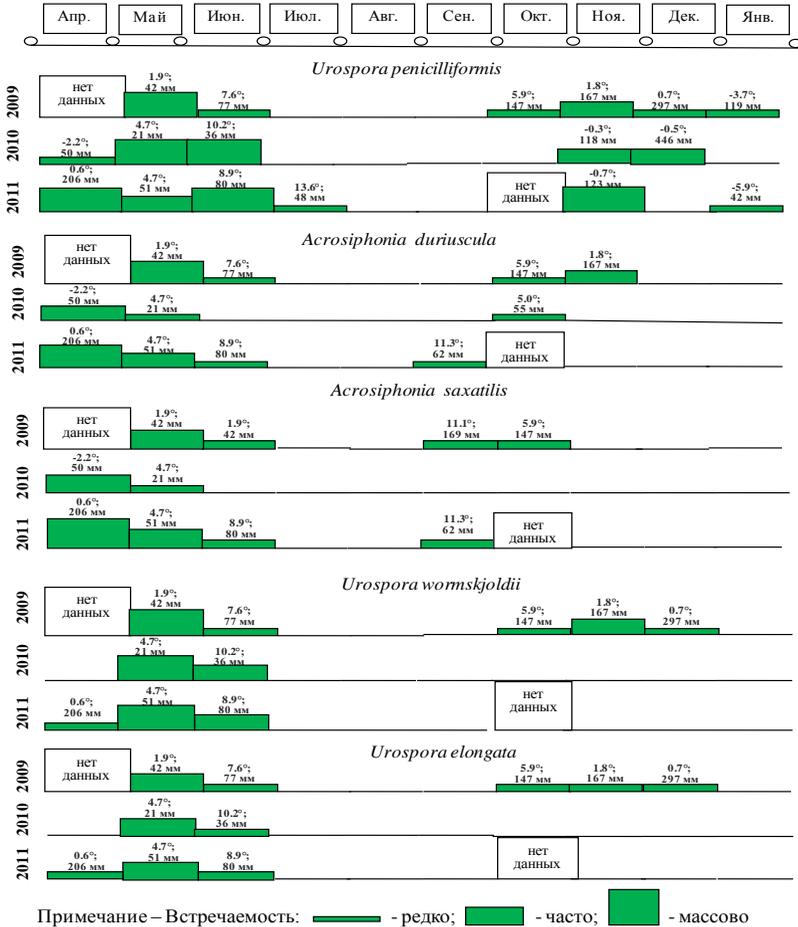


Рисунок 2 – Видовой состав и ценотическая роль представителей весенне-осеннего холодноводного комплекса

В разделе 5.4 обсуждаются сезонные изменения альгоценозов зеленых водорослей в условиях высокой эвтрофикации и опреснения прибрежных вод. Наши наблюдения показали, что прогрев воды, концентрация биогенов и значительные колебания солености оказывают очень большое влияние на рост и развитие зеленых водорослей, и их виды активно конкурируют за пространственные и световые ресурсы в сообществах. При оптимальном для их развития сочетании экологических факторов они становятся абсолютными доминантами и вытесняют своих конкурентов. Сроки их вегетации могут значительно сокращаться в зависимости от

условий обитания, в первую очередь от температуры. В условиях высокой эвтрофикации некоторые виды становятся гигантских размеров.

В главе 6 описана способность зеленых водорослей аккумулировать загрязняющие вещества из водной среды в концентрациях, значительно превышающих их уровень в водной среде (раздел 6.1). С этой целью мы провели сбор проб зеленых водорослей в нескольких районах восточного побережья Авачинской губы, характеризующихся сильным хроническим загрязнением. Как оказалось, в каждом из них видовой состав имеет неповторимые особенности. Концентрации поллютантов и морфофизиологическая реакция на состояние среды у одних и тех же видов, собранных в разных местах, и у разных видов, собранных в одном и том же месте, имели хорошо выраженные различия.

Практически все виды имели аномалии развития, такие как ненормальное деление клеток, деформированные хлоропласты (ассиметричные, свернутые, разорванные или с иной аномальной формой), толстые, плотные, часто ненормально слизистые оболочки (рисунок 3). Известно, что плотный покровный слой слизи и густая протоплазма защищают клетку от проникновения в нее токсических веществ, в том числе заряженных ионов. В нитях практически всех видов наряду с живыми клетками, заполненными клеточным содержимым, имелись одиночные или расположенные сериями пустые мертвые клетки. Судя по их форме и общей фертилизации материнских растений, мы полагаем, что они стали пустыми не после выхода зооспор, а просто погибли. О вялом физиологическом состоянии растений также можно было судить и по уменьшению размеров клеток, поскольку они были заметно меньше, чем в чистых районах. У фертильных клеток клеточные стенки часто разрывались до созревания спор, и их содержимое изливалось *in vitro*. Такие ступки недозревших спор практически не имели шансов на выживание.

В клетках разных видов водорослей из исследованных загрязненных районов побережья находились инородные включения в виде черных и бурых точек (рисунок 3.4). Чаще всего они обильно покрывали поверхность хлоропластов, но иногда просматривались и в кутикулярном слое между клетками. Мы полагаем, что бурые капли в клетках исследованных нами водорослей являются накопленными метаболитами, не выведенными в связи с нарушениями каких-либо клеточных функций. Совокупность всех описанных выше аномалий и их отсутствие у растений из чистых мест обитания позволяют предположить, что они появились под воздействием антропогенного загрязнения.

Ниже в таблице 2 приводятся концентрации фенолов, нефтепродуктов и тяжелых металлов, зарегистрированные у зеленых водорослей в одном из исследованных районов Авачинской губы. Всего в ходе этого исследования нами были изучены пробы из девяти районов побережья. Наши исследования показали, что разные виды зеленых водорослей способны в очень больших количествах накапливать тяжелые металлы, фенолы и нефтепродукты, и по их суммарному содержанию можно судить об антропогенно-

импактных условиях отдельных районов побережья Авачинской губы. Подавляющее большинство бурых и практически все красные водоросли не выдерживают таких высоких концентраций поллютантов.

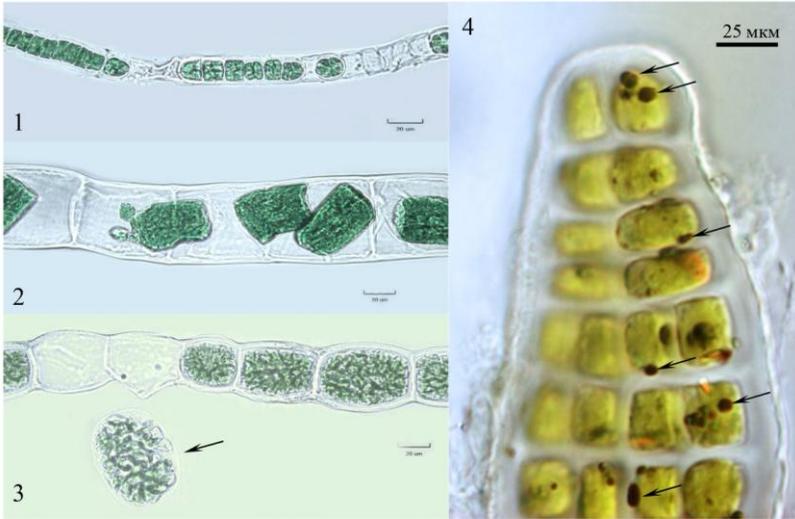


Рисунок 3 – Аномалии развития у зеленых водорослей из Авачинской губы. 1 – фрагментация нити *Ulothrix pseudoflaccida*; 2 – аномальное положение хлоропластов в клетках *Urospora wormskioldii*; 3 – вывалившиеся из клетки *U. wormskioldii* незрелые зооспоры (показаны стрелкой); 4 – пластины *Kormmannia zostericola* с бурыми или ярко-оранжевыми каплями внутри клеток (показаны стрелками)

Таблица 2

Абсолютное (мг/кг, Р 0,95) содержание тяжелых металлов и загрязняющих веществ у зеленых водорослей, собранных в районе камчатских ТЭЦ

Место сбора проб	Cu	Zn	Pb	Cd	Ni	Нефте-продукты	Летучие фенолы
1	7.5±1.5	49.0±9.8	1.0±0.5	0.11±0.03	1.4±0.4	<100	0.8±0.4
2	16.0±3.2	101±20	51.0±25.0	<0.1	7.5±1.9	270± 67	6.0±3.0
3	12.0±2.4	28.0±5.6	3.32±1.66	<0.1	1.5±0.4	2020±202	2.3±1.1
4	1.2±0.2	7.7±1.5	1.62±0.81	<1.0	<0.1	<100	<0.5

В последнем разделе **главы 6** описана чрезвычайная устойчивость видов-компонентов «зеленых приливов» к абиотическому стрессу (**раздел 6.2**). Известно, что обитающие на скалах в зоне брызг или верхнем этаже верхне-

го горизонта литорали виды подвержены воздействию различных абиотических факторов, таких как регулярное иссушение во время отливов, воздействие высокой солнечной, в том числе ультрафиолетовой радиации, повторяющиеся циклы замерзания и оттаивания в холодные осенне-зимние месяцы, а также высокий прогрев в солнечные дни летних месяцев.

Для того чтобы установить, какой период иссушения/степень обезвоживания являются критичными у зеленых водорослей, использовали виды *Prasiola delicata* и *Rosenvingiella constricta*, высушенные в силикагеле до абсолютно сухого состояния. Оказалось, что они крайне устойчивы к экстремальному иссушению (потеря практически 100% внутриклеточной жидкости) и могут восстановиться и начать размножение автоспорами в морской среде через 3-4 года полного обезвоживания. Даже одно перенесенное экстремальное стресс, но сохранившее жизнеспособность растение способно обеспечить сохранение вида, поскольку в среднем от одной регидрированной материнской пластины получается от нескольких десятков до более сотни новых дочерних растений.

Для того чтобы выяснить, насколько устойчивы зеленые водоросли к заморозке и оттаиванию, использовали вид *Blidingia minima*. Собранные в природе живые растения подвергли заморозке в морозильной камере при температуре от  $-10^{\circ}\text{C}$  до  $-18^{\circ}\text{C}$  и хранили в замороженном состоянии около трех лет. Затем их подвергли оттаиванию, после чего поместили в морскую среду для культивирования при температуре  $14-18^{\circ}\text{C}$  и естественном освещении. В этих условиях растения начинали быстро формировать апланоспоры, способные прорасти в новые растения. Таким образом, медленная заморозка и последующее длительное хранение в замороженном состоянии не вызвала смерть растений у *B. minima*.

Адаптация к стрессовым условиям среды была также изучена на примере *Ulva fenestrata*. Как показали наши исследования, этот вид является очень пластичным в экологическом отношении, может переносить аномально высокую температуру до  $38^{\circ}\text{C}$ , в течение долгого времени оставаться живым при постоянном ярком свете и в полной темноте. В неблагоприятные периоды он существует в виде покоящихся апланоспор, благодаря чему может встречаться в литоральных и сублиторальных альгоценозах в течение всего вегетационного периода в виде сменяющих друг друга генераций и формировать плотные заросли.

Таким образом, проведенные нами многолетние наблюдения и лабораторные эксперименты показали, что зеленым водорослям свойственна многообразная и очень гибкая стратегия воспроизводства. Они сами и продукты их размножения способны к длительному выживанию в условиях полного обезвоживания, аномально высоких температур, длительного промерзания, воздействия яркого света и полной темноты. Кроме того, они обладают способностью накапливать тяжелые металлы, фенолы и нефтепродукты в количествах, смертельных для других групп гидробионтов. Все это позволяет понять причины, обуславливающие их доминирование в альгоценозах в местах с высоким антропогенным воздействием.

## ВЫВОДЫ

1. В настоящее время альгофлора зеленых водорослей Авачинской губы включает более 40 видов, в формировании «зеленых приливов» в этом районе активное участие принимают 26. Остальные являются редкими. Впервые во флоре Авачинской губы обнаружена *Percursaria percursa*, *Ulothrix implexa* и *Urospora vancouveriana*, а *Prasiola delicata* впервые обнаружена во флоре холодоумеренных районов западной Пацифики. На основании изучения микроскопических стадий развития представителей улотриковых и акросифониевых водорослей из состава северо-западной Пацифики исключен ранее указывавшийся здесь вид *Spongomorpha aeruginosa*.

2. Виды-участники «зеленых приливов» в Авачинской губе принадлежат к широко распространенным в Мировом океане родам. Виды, участвующие в формировании «зеленых приливов» в Авачинской губе, в составе этих родов являются самыми широкоареальными и имеют биполярное и мультизональное распространение (59%), арктическо-бореальное или высокобореальное (41%). Этот комплекс по составу родов и видов наиболее близок к антарктическому, что свидетельствует о том, что появление «зеленых приливов» приводит к катастрофическому снижению уровня оригинальности флор.

3. Изменения состава и структуры литоральных альгоценозов происходят ежемесячно и характеризуются закономерной сменой видов-доминантов в каждом горизонте литорали. Исходя из различий в сроках массового развития видов, они разделены на четыре термопатические группы: 1 – виды весенне-осеннего холодноводного комплекса, 2 – виды летнего и ранне-осеннего тепловодного комплекса, 3 – асезонные виды и 4 – короткоцикловые виды с ограниченным сроком вегетации. Так, виды *Prasiola borealis*, *Percursaria percursa* и *Urospora vancouveriana* большую часть своего жизненного цикла проводят в покоящихся стадиях, и их макроскопические растения появляются не каждый год.

4. Большинство обнаруженных видов зеленых водорослей присутствуют в альгоценозах постоянно, однако пики массового развития у них не совпадают. Образующие ими литоральные заросли обычно представляют собой разновозрастные перекрывающиеся во времени генерации. В условиях сильного загрязнения сроки вегетации видов заметно сокращаются, в отдельных случаях до трех недель. При этом у них имеет место синхронное созревание продуктов размножения, а период вегетации и присутствия в альгоценозах сокращается.

5. Межгодовые колебания погодных и гидрологических условий оказывают очень большое влияние на структуру сообществ зеленых водорослей. При совместном произрастании виды зеленых водорослей используют малейшие конкурентные преимущества и занимают освобождающиеся участки субстрата или вытесняют виды с меньшей скоростью роста. Высокая межгодовая изменчивость условий обитания вызывает постоянную смену доминантов в альгоценозах зеленых водорослей и позволяет им максимально эффективно использовать ресурсы среды.

6. В исследованных районах в пробах зеленых водорослей максимально зафиксированная концентрация нефтепродуктов была равна  $2020 \pm 202$  мг/кг, летучих фенолов –  $6.0 \pm 3.0$  мг/кг, меди –  $16.0 \pm 3.2$  мг/кг, цинка –  $101 \pm 20$  мг/кг, ртути –  $51.0 \pm 25.0$  мг/кг, никеля –  $7.5 \pm 1.9$  мг/кг, кадмия –  $0.11 \pm 0.03$  мг/кг. В условиях загрязнения у зеленых водорослей наблюдается аномальное деление клеток, развитие толстых, плотных, ненормально слизистых клеточных оболочек, деформация хлоропластов, аномальные внутриклеточные включения.

7. Виды *Prasiola delicata* и *Rosenvingiella constricta* демонстрируют исключительную способность к выживанию и восстановлению активной жизнедеятельности после трех – четырех лет полного иссушения, а *Blidingia minima* способна восстановиться и начать размножение апланоспорами через три года перемерзания. *Ulva fenestrata* может длительно переносить аномально высокую до  $38^\circ\text{C}$  температуру, постоянный свет интенсивностью 4000 К и полную темноту. В неблагоприятные периоды она длительное время сохраняется в виде покоящихся апланоспор. Высокая концентрация биогенов в сочетании с высокой температурой воды и слабым волнением приводит к появлению растений *Monostroma grevillei* с гигантскими размерами, до 1,5 м в поперечнике при норме до 20 см.

8. Виды водорослей-компонентов «зеленых приливов» имеют низкую избирательную способность к субстрату и встречаются как свободноживущие, эпи- и эндофиты и эпизоиды. Они характеризуются гибкой стратегией воспроизводства. Впервые у *Kornmannia zostericola* и *Protomonostroma undulatum* обнаружена способность к размножению неотенически развитых растений, у *Blidingia minima* способность к автономному существованию апланоспорангиев, к прорастанию апланоспор *Ulva fenestrata* на материнском растении. У других видов при стрессовом воздействии среды отмечается массовая фертилизация вегетативных клеток.

9. Гибкая стратегия воспроизводства представителей «зеленых приливов», способность переживать зимний период в слоевищах других макроводорослей или проводить часть своего жизненного цикла в покоящихся стадиях, наряду с чрезвычайной устойчивостью к абиотическим и антропогенным факторам способствуют их выживанию и процветанию во флоре Мирового океана.

## Список публикаций по материалам диссертации

### Российские рецензируемые научные журналы (\* издания, рекомендованные ВАК РФ):

1. **Очеретяна, С.О.** Позднеосенний состав зеленых эфемерных водорослей в районах бункеровок флота в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) / **С.О. Очеретяна, Н.Г. Клочкова** // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2010. № 11. С. 58–65.

2. **Очеретяна, С.О.** Новые для флоры Авачинской губы виды зеленых водорослей (Chlorophyta) / **С.О. Очеретяна** // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2010. № 14. С. 20–25.
3. **Очеретяна, С.О.** Накопление тяжелых металлов у зеленых водорослей-макрофитов в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) / **С.О. Очеретяна** // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2011. № 16. С. 38–44.
4. **Очеретяна, С.О.** Влияние света и температуры на развитие в лабораторных условиях морской водоросли *Ulva fenestrata* (Chlorophyta, Ulvales) // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2012. № 22. С. 82–86.
5. \* **Очеретяна, С.О.** Исследование химического состава массовых видов зеленых водорослей прибрежных вод Камчатки / **С.О. Очеретяна, М.А. Походина, И.А. Якушева** // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2014. № 2. С. 70–78 (<http://elibrary.ru/item.asp?id=21510240>).
6. Климова, А.В. Случай необычного нахождения одноклеточной эндوفитной зеленой водоросли в слоевище *Saccharina bongardiana* (Phaeophyceae, Laminariales) / А.В. Климова, **С.О. Очеретяна, Н.Г. Ключкова** // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2014. № 30. С. 80–88 (<http://elibrary.ru/item.asp?id=23056982>).
7. \* **Очеретяна, С.О.** Сезонный состав «зеленых приливов» в Авачинской губе и влияние антропогенного загрязнения на физиологию и рост некоторых зеленых водорослей / **С.О. Очеретяна, Н.Г. Ключкова, Т.А. Ключкова** // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2015. № 33. С. 30–36 (DOI: 10.17217/2079-0333-2015-33-30-36).
8. \* Ключкова, Т.А. Влияние долговременного обезвреживания на морские зеленые водоросли *Prasiola delicata* и *Rosenvingiella constricta* (Chlorophyta, Prasiolales) / Т.А. Ключкова, Н.Г. Ключкова, **С.О. Очеретяна, Г.Х. Ким** // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2015. № 34. С. 33–45 (DOI: 10.17217/2079-0333-2015-34-33-45).
9. \* Ключкова, Н.Г. Воздействие антропогенного загрязнения на состояние макробентоса в бухте Раковая (Авачинская губа, юго-восточная Камчатка) / Н.Г. Ключкова, А.В. Климова, **С.О. Очеретяна, А.Э. Кусиди, Е.В. Касперович** // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of Kamchatka State Technical University]. 2016. № 35. С. 53–64 (DOI: 10.17217/2079-0333-2016-35-53-64).

#### Публикации в других изданиях:

10. **Очеретяна, С.О.** К нахождению редкой для Авачинской губы водоросли *Percursaria percursa* (Ag.) Vory (Chlorophyta, Ulvales) / **С.О. Очеретяна, Н.Г. Ключкова** // Мат. межд. неуч. чтений «Приморские зори – 2009». Владивосток: ТАНЭБ. 2009. С. 227–230.

11. **Очеретяна С.О.** Влияние загрязнения на литоральную альгофлору побережья Авачинской губы, испытывающего длительную антропогенную нагрузку / **С.О. Очеретяна**, А.В. Куплинова // Мат. межрег. науч.-практ. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Природно-ресурсный потенциал региона: современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование». Петр.-Камч.: КамчатГТУ. 2010. С. 86–88.
12. **Очеретяна С.О.** Состав, структура и динамика эфемерных литоральных сообществ зеленых водорослей в районах сильного антропогенного загрязнения в Авачинской губе / **С.О. Очеретяна**, А.В. Куплинова // Мат. XI межд. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петр.-Камч.: Камчатпресс. 2010. С. 194–198.
13. **Ocheretryana S.O.** Macroalgal communities in various areas of the Avacha Bay (Kamchatka, Russia) suffering from long-term anthropogenic pollution / **S.O. Ocheretryana**, T.A. Klochkova // Prog. & Proc. Kor. Soc. Phycol. 2010. P. 80.
14. **Ocheretryana S.O.** Seasonal development of filamentous green algae under conditions of the anthropogenic pollution in the Avacha Bay (Southeast Kamchatka) // **S.O. Ocheretryana**, N.G. Klochkova / Prog. & Proc. VI Asian Pacific Phycological Forum. Yeosu, Korea. 2011. P. 270.
15. **Очеретяна С.О.** Динамика развития биомассы зеленых водорослей в условиях высокого прогрева и опреснения морских вод / **С.О. Очеретяна** // Мат. III Всерос. науч.-практ. конф. «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование». Петр.-Камч.: КамчатГТУ. 2012. С. 134–138.
16. **Очеретяна С.О.** Морфофизиологические изменения водорослей-макрофитов Авачинской губы, связанные с антропогенным загрязнением / **С.О. Очеретяна** // Мат. ежегодн. межрег. науч.-практ. конф. «Теория и практика современных гуманитарных и естественных наук». Петр.-Камч.: КамГУ им. Витуса Беринга. 2012. С. 29–32 (<http://elibrary.ru/item.asp?id=2621763>).
17. **Очеретяна С.О.** Распространение представителей рода *Ulothrix* в Мировом океане и географическая характеристика его камчатских представителей / **С.О. Очеретяна**, Е.А. Сергиенко // Всерос. науч.-практ. конф. «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование». Петр.-Камч.: КамчатГТУ. 2013. С.186–191.
18. **Очеретяна С.О.** Влияние природных и антропогенных факторов среды на развитие и химический состав зеленых водорослей (Chlorophyta) на литораль юго-восточной Камчатки / **С.О. Очеретяна** // Труды XIII съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна». Тольятти: Кассандра. 2013. С. 121–122.
19. Сергиенко Е.А. Зонально-географическое распространение зеленых водорослей-макрофитов порядка Prasiolales в Мировом океане и во флоре Авачинской губы / Е.А. Сергиенко, **С.О. Очеретяна** // Мат. V Всерос. науч.-практ. конф. «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование». Петр.-Камч.: КамчатГТУ. 2014. Ч. 1. С. 134–138.

**Очеретяна Светлана Олеговна**

**ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА АЛЬГОСООБЩЕСТВ  
«ЗЕЛЕННЫХ ПРИЛИВОВ» В АВАЧИНСКОЙ ГУБЕ  
И УСТОЙЧИВОСТЬ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ-МАКРОФИТОВ  
К НЕБЛАГОПРИЯТНОМУ ВОЗДЕЙСТВИЮ**

*Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук*

В авторской редакции  
Технический редактор О.А. Лыгина  
Набор текста С.О. Очеретяна  
Верстка, оригинал-макет О.А. Лыгина

Подписано в печать 10.03.2017 г.  
Формат 60\*84/16. Печать цифровая. Гарнитура TimesNewRoman  
Авт. 1,17 л. Уч.-изд. 1,28 л. Усл. печ. 1,4 л.  
Тираж 100 экз. Заказ № 5

Издательство  
Камчатского государственного технического университета  
Отпечатано участком оперативной полиграфии издательства КамчатГТУ  
683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35