

Т. А. Клочкова, А. Н. Кашутин,  
А. В. Климова, Н. Г. Клочкова

**БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ И ЭКОЛОГИЯ  
БУРОЙ ВОДОРОСЛИ *FUCUS DISTICHUS*  
В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КАМЧАТКИ**

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
Камчатский государственный технический университет

**Т. А. Ключкова, А. Н. Кашутин,  
А. В. Климова, Н. Г. Ключкова**

**БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ И ЭКОЛОГИЯ  
БУРОЙ ВОДОРОСЛИ *FUCUS DISTICHUS*  
В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КАМЧАТКИ**

*Монография*

Издательство



КамчатГТУ

Петропавловск-Камчатский  
2021

УДК 582.272.84  
ББК 28.591  
Б63

Рекомендовано к изданию научно-техническим и ученым советами  
ФГБОУ ВО «Камчатский государственный технический университет»

Рецензенты:

*Г. М. Воскобойников,*  
доктор биологических наук,  
заведующий лабораторией альгологии  
Мурманского морского биологического института РАН

*Е. Г. Панина,*  
кандидат биологических наук,  
научный сотрудник лаборатории гидробиологии  
Тихоокеанского института географии ДВО РАН

Б63 **Биология развития и экология бурой водоросли *Fucus distichus* в прибрежных водах Камчатки** : монография / Т. А. Ключкова, А. Н. Кашутин, А. В. Климова, Н. Г. Ключкова. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2021. – 128 с.

ISBN 978-5-328-00419-0

В монографии представлены результаты эколого-фенологического и морфолого-анатомического изучения широко распространенной в прибрежных водах Камчатки бурой водоросли *Fucus distichus* Linnaeus (Fucales, Phaeophyceae). В работе описаны и проиллюстрированы особенности анатомического строения репродуктивных органов от закладки до полного созревания и биология развития вида от зиготы до зиготы. На данных изучения меченых растений показано, что фукус живет три и более лет и за один вегетационный сезон в зоне экологического оптимума может формировать до девяти дихотомических ветвлений слоевища. На основе лабораторных экспериментов с проростками и зрелыми растениями фукуса установлено, что фукус имеет растянутый период размножения с двумя пиками массового выхода зигот. Ему свойственна высокая экологическая пластичность, позволяющая выдерживать высокое опреснение, воздействие льда, промораживание на разных стадиях развития. В работе приводятся результаты изучения искусственного воспроизводства вида в естественной среде путем осаждения зигот на антропогенный и природный субстрат. Показано, что он является перспективным объектом товарной и санитарной марикультуры.

Издание предназначено для морских альгологов и гидробиологов, аспирантов, студентов, преподавателей вузов, специалистов по выращиванию морских водорослей.

УДК 582.272.84  
ББК 28.591

ISBN 978-5-328-00419-0

© КамчатГТУ, 2021  
© Авторы, 2021

Kamchatka State Technical University

**T. A. Klochkova, A. N. Kashutin,  
A. V. Klimova, N. G. Klochkova**

**DEVELOPMENTAL BIOLOGY AND ECOLOGY  
OF THE BROWN ALGA *FUCUS DISTICHUS*  
FROM THE COASTAL WATERS OF KAMCHATKA**

*Monograph*

Издательство



КамчатГТУ

Petropavlovsk-Kamchatsky  
2021

Recommended for publication by scientific-technical and academic councils  
of Kamchatka State Technical University

Reviewers:

*G. M. Voskoboynikov*,  
Doctor of Biological Sciences,  
Head of Laboratory of Phycology,  
Murmansk Marine Biological Institute RAS

*E. G. Panina*,  
Candidate of Biological Sciences,  
Scientific researcher, Laboratory of Hydrobiology,  
Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute FEB RAS

**Developmental biology and ecology of the brown alga *Fucus distichus* from the coastal waters of Kamchatka** : monograph / T. A. Klochkova, A. N. Kashutin, A. V. Klimova, N. G. Klochkova. – Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatGTU, 2021. – 128 p.

ISBN 978-5-328-00419-0

The results of ecological-phenological and morphological-anatomical study of the brown alga *Fucus distichus* Linnaeus (Fucales, Phaeophyceae), which is widely distributed in the coastal waters of Kamchatka are presented in the monograph. The anatomical characteristics of reproductive structures occurring from the origin to full maturation and the developmental biology from zygote to zygote are described. Investigation of the individual plants labeled in the field condition showed that in the zone of ecological optimum *Fucus* plants can live for 3 to more years and are able to develop up to 9 dichotomous branches on the thallus during one growing season. Based on laboratory experiments with seedlings and mature plants, we showed that *Fucus* has an extended period of reproduction with two peaks of the most abundant release of zygotes. This species is characterized by a high ecological plasticity, which allows withstanding high desalination, exposure to ice, and freezing at different developmental stages. In addition, we studied artificial reproduction of the species in the natural environment by zygotes deposition on the anthropogenic and natural substrates. As shown, *Fucus* is a promising object for commercial and sanitary aquaculture.

To be recommended for marine phycologists and hydrobiologists, postgraduates, students, university teachers, and specialists in seaweed aquaculture.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	6
Глава 1. Литературный обзор.....	10
Глава 2. Физико-географическая характеристика района проведения исследований.....	22
Глава 3. Материалы и методы исследований.....	32
Глава 4. Общая характеристика морфологии, вегетативной и генеративной анатомии и биологии развития <i>Fucus distichus</i> у юго-восточной Камчатки.....	41
4.1. Морфолого-анатомическая организация.....	41
4.2. Особенности размножения.....	44
4.2.1. Формирование генеративных органов и этапы их развития.....	44
4.2.2. Прорастание зигот.....	52
4.3. Морфологическое развитие и размножение фукуса.....	55
4.3.1. Изучение роста и спороношения меченых растений в природной среде.....	55
4.3.2. Изучение развития взрослых растений фукуса в искусственной среде.....	66
Глава 5. Влияние экологических факторов на развитие фукуса.....	73
5.1. Влияние ледового покрова.....	73
5.2. Соленость как фактор развития фукуса.....	83
5.2.1. Развитие природных популяций фукуса в условиях изменяющейся солености.....	83
5.2.2. Влияние солености на развитие зигот.....	84
5.3. Влияние температуры на развитие фукуса.....	86
5.3.1. Рост и развитие взрослых растений в искусственной среде в условиях низких и отрицательных температур.....	86
5.3.2. Раннее эмбриональное развитие в искусственной среде в условиях короткого дня и низких и отрицательных температур.....	89
5.3.3. Влияние глубокой заморозки эмбрионов фукуса на их жизнеспособность.....	91
Глава 6. Практическое использование фукуса и возможности его искусственного выращивания в прикамчатских водах.....	95
6.1. Обоснование к выбору мест искусственного выращивания фукуса в природной среде и на антропогенном субстрате.....	95
6.2. Результаты экспериментов по искусственному воспроизводству.....	98
6.2.1. Выращивание на искусственном субстрате.....	98
6.2.2. Выращивание на естественном валунном субстрате.....	103
Заключение.....	109
Литература.....	112

## ВВЕДЕНИЕ

*Fucus distichus* – представитель особой группы бурых фукусовых водорослей, у которых в жизненном цикле отсутствует смена диплоидной гаметофитной и гаплоидной спорофитной генерации. Им единственным из водорослей-макрофитов свойствен такой же, как у животных, цикл развития, в ходе которого одинарный, гаплоидный набор хромосом имеют только половые клетки, а все остальные являются диплоидными. Это обстоятельство делает иной стратегию воспроизводства вида и поддержания численности и гетерозиготности его популяций.

Среди известных представителей рода *Fucus* только *F. distichus* широко распространен в литоральных альгоценозах холодных и холодоумеренных вод Северного полушария: Арктики, северной Атлантики и северных районов Тихого океана. Повсюду на жестких неподвижных грунтах он формирует обширные по площади заросли. В полярных и приполярных широтах, где развитию растительности на литорали препятствует суровая ледовая обстановка, местом основного произрастания фукуса становится сублиторальная зона (Толстикова, 1973).

В литоральной зоне *F. distichus*, будучи многолетним видом, активно участвует в формировании высокопродуктивных климаксных сообществ. Они характеризуются исключительной устойчивостью и биоразнообразием. Так, именно в местах развития фукусового покрова можно встретить самые разные виды зеленых, бурых и красных водорослей. Для многих из них, эпифитов и эндофитов, стареющие растения *F. distichus* выполняют роль базифита. Многочисленные беспозвоночные животные находят в зарослях фукуса приют, пищу, защиту от неблагоприятного воздействия экологических факторов, особенно от осыхания во время отлива. Последняя протекторная функция обеспечивается наличием обильной слизи, особенно в период зрелости репродуктивных ветвей.

В зависимости от биоэкономического типа побережья *F. distichus* может заселять разные горизонты литорали и даже супралитораль, но более всего он предпочитает средний горизонт, который в районах с высокими полусуточными приливами наиболее регулярно подвергается осушению. Но оно даже полезно для фукуса, поскольку, как это будет показано ниже, стимулирует процессы его размножения. Исключительная устойчивость вида к опреснению, солнечной инсоляции, гидродинамическим факторам позволяет ему подниматься в верхний горизонт или даже в супралиторальную зону. Но там, где он может довольствоваться лишь заплесками волн, он испытывает сильную ингибицию и живет не столь долго, как в зоне экологического оптимума. Сохранение высокой продуктивности вида и его экологической роли в пределах современного ареала является гарантией стабильности литоральных сообществ. Поэтому так важно знать требования фукусов к условиям произрастания и особенностям их воспроизводства.

Фукусовым водорослям, и в частности изученному авторами монографии виду *F. distichus*, посвящено огромное количество самых разных научных работ, причем не только в области биологии, но и в области химии водорослей (Облучинская и др., 2002; 2004; Клиндух, 2009, 2010, 2012; Клиндух и др., 2011; Репина, 2005а; 2005б). В результате ученые приоткрыли многие тайны, касающиеся взаимоотношений фукуса с другими обитателями литорали. Так, оказалось, что некоторые экзометаболиты фукуса во время отлива образуют поверхностную пленку, снижающую воздействие на обитателей дна губительной ультрафиолетовой радиации. Другие метаболиты подавляют развитие патогенных вирусов, бактерий и грибов (Имбс, Звягинцева, 2018; Zvyagintseva et al., 2005). Известна и другая роль фукусов – регулирующая, санитарная, продукционная. Неудивительно, что деградация их сообществ вызывает негативную цепь событий и ведет к последующей трансформации литоральной биоты (Клочкова, Березовская, 2001).

Изучение биологии развития фукусов активно велось в стране и за рубежом (Чмыхалова, 2005; Селиванова, Жигадлова, 2009; Powell, 1957; Edelstein et al., 1976; Rice, Chapman, 1982; Sideman, Mathieson, 1983a). Однако данные этих исследований все еще не полны и порой противоречивы. Так, исследования одних ученых свидетельствуют о крайне низких темпах роста фукусов, в том числе у вида, произрастающего у Камчатки (Кузнецов, 1960; Максимова, 1980; Чмыхалова, 2005; и др.). О. Н. Селиванова, Г. Г. Жигадлова (2009), напротив, считают, что обсуждаемому виду свойствен активный рост и высокая годовая продукция. В специальном литературном обзоре состояние их изученности авторы обсудят более подробно.

Среди многочисленных бурых водорослей, имеющих практическое использование, *F. distichus* ценится за свой химический состав, и особенно за высокое содержание сульфатированного полисахарида фукоидана, обладающего антикоагулянтным, противовирусным, антиоксидантным, гипополипидемическим, противовоспалительным, противоопухолевым и другими действиями. Поток фармакологических и медицинских исследований, направленных на изучение влияния биологически активных веществ, содержащихся у фукусов, на живые организмы, в том числе и на человека, активно возрастает (Кузнецова и др., 2012; Иванушко, Имбс, 2017; Крыжановский и др., 2017; Беседнова и др., 2015; Перервенко и др., 2019).

Отметим также, что фукус является ценным пищевым сырьем. Традиции использования его в пищу у северных народов восходят еще к прошлым векам. Они ценили его не только за хороший вкус, но и за целебные свойства. В прошлом веке, особенно после Второй мировой войны, пищевое использование фукусов и других видов водорослей резко сократилось. Однако в настоящее время спрос на фукусовое сырье благодаря выявленным у фукусов лечебным свойствам постоянно растет.

Для получения из *F. distichus* продуктов лечебно-профилактического и диетического питания, и особенно для производства медицинских препаратов и введения их в фармакопею, необходимо сырье с постоянным химическим составом. Собрать таковое в природе, как известно, невозможно из-за его различий у растений, произрастающих в разных экологических условиях и в разных географических районах. Добиться однородия химического состава у этого вида можно только путем его искусственного выращивания в контролируемых условиях среды, но для разработки биотехники товарного культивирования вида необходимо знание биологии его развития, сезонных и возрастных изменений химического состава и влияния на него разных условий произрастания.

Отметим еще одну уникальную способность представителей обсуждаемого рода. Для них характерна способность к сорбции и трансформации нефтяных углеводородов и накоплению в больших концентрациях тяжелых металлов (Христофорова, Малиновская, 1995; Пуговкин, 2016; Позолотина и др., 2020; и др.). С этой точки зрения изучаемый вид весьма перспективен как объект санитарной марикультуры. Для ее постановки необходимы глубокие знания о влиянии на его развитие (особенно на ранних стадиях эмбриогенеза) антропогенного загрязнения, о способности к его развитию на искусственных и естественных субстратах, формированию продукции в искусственных поселениях. Для непрерывного получения урожая фукуса и сокращения сроков его вегетации в искусственных условиях необходима разработка биотехники получения рассады. Это также требует знания особенностей эмбрионального и раннего постэмбрионального развития вида, времени, в течение которого его представители достигают высоких размерно-массовых показателей и накапливают те или иные химические соединения.

Начиная свое многолетнее исследование по биологии развития *F. distichus*, авторы направляли свои основные усилия на определение темпов его роста и времени развития от стадии зиготы до половозрелого растения в погодно-климатических условиях Камчатского региона. Важно было выявить стратегию воспроизводства *F. distichus*, механизмы поддержания стабильности популяций, его устойчивость к неблагоприятным экологическим факторам и как итог этих исследований – изучить возможность его выращивания на искусственном и естественном субстратах.

Любое научное исследование строится на основании надежной, хорошо разработанной методической базы и методологии исследования. Для выявления хода созревания репродуктивных органов авторам следовало научиться по внешним признакам определять состояние зрелости имеющих у растений рецептакулов. Для этого было необходимо сопоставить между собой данные изучения их внутреннего строения и внешнего вида, выделить этапы созревания репродуктивных структур и соответствующую им морфологию фертильных ветвей.

Для того чтобы изучить раннее развитие фукуса, нужно было научиться получать от маточных растений зрелые зиготы и содержать их в искусственной культуральной среде, а также определить оптимальную периодичность проведения контрольных измерений эмбрионов и ювенильных проростков фукуса и их физиологическое состояние. Только научившись культивировать фукус в лабораторных условиях, авторы данной работы смогли экспериментальным путем определить влияние на прорастание фукуса таких экологических факторов, как световое довольствие, температура и соленость. Ставя в этом направлении эксперименты, биологи имитировали условия освещения и температуры, характерные для зимнего времени. Это позволило получить достоверные сведения о развитии вида в условиях отрицательных температур и самого короткого в году дня.

Чтобы приоткрыть тайну развития популяции, механизмов поддержания ее размерно-возрастной структуры и достоверно выявить срок жизни растений, темпы их морфогенеза, особенности сезонного развития и созревания половых продуктов непосредственно в природной среде, ученые провели мечение разновозрастных растений фукуса и наблюдали за их развитием в течение трех лет.

Авторы монографии изучали воздействие льда на развитие растений в естественной среде, а в условиях лабораторных экспериментов – влияние низких отрицательных температур на жизнеспособность эмбрионов и взрослых растений *F. distichus*. По результатам этих экспериментов был разработан лабораторный способ непрерывного получения половых продуктов и зигот. Он в свою очередь позволил провести эксперименты по искусственному выращиванию фукусов на искусственном и естественном субстратах, которые открыли перспективы его культивирования в естественной морской среде.

Любое исследование считается успешным, если в ходе его проведения удастся получить новые для науки данные. Впервые в практике альгологических исследований на основании изучения развития меченых растений в природной среде и растений, развивавшихся в лабораторных экспериментах, авторам монографии удалось получить точные данные о скорости их роста ( $ARG$  мкм/сут и  $ARG$  мм/мес) в разные сезоны года и размножения разновозрастных представителей популяции. Впервые в ходе экспериментов исследователи определили скорость созревания половых продуктов от стадии закладки до их выхода, доказали, что в прикамчатских водах фукус вегетирует три и более лет, что общий период его развития от оплодотворения яйцеклетки и появления зиготы до состояния растения с созревшими половыми продуктами составляет около года, время развития от едва видимых невооруженным глазом неразветвленных ювенильных проростков до формирования у растений 8–9 дихотомических ветвей в разных условиях произрастания составляет 5–7 месяцев.

В ходе проведения зимних полевых исследований и лабораторных экспериментов по воздействию на растения низких и сверхнизких температур авторы с удивлением выяснили, что такое понятие, как «зимний покой», для которого характерны снижение фотосинтетической активности и уравнивание процессов ассимиляции и диссимиляции, к *F. distichus* неприменимо. На самом деле при отрицательной температуре воды у него продолжают более медленный, чем в остальное время года, рост и формирование органов размножения.

Было выяснено, что устойчивое развитие и постоянное пополнение камчатских популяций фукуса обеспечивается его способностью расти и размножаться в широком диапазоне температур благодаря наличию у этого вида гибких адаптаций к изменениям

светового режима и солености, растянутым и, что важно отметить, не совпадающим у разновозрастных растений периодам размножения. У *F. distichus* он охватывает все месяцы года, кроме двух самых холодных – января и февраля.

Результаты проведенного исследования, безусловно, расширяют представления о биологии развития холодноводных бурых водорослей, их стрессоустойчивости, приспособленности к выживанию при воздействии экстремально низких температур. Они позволяют понять, как при всех изменениях палеорельефа и палеоклимата бореально-арктические виды смогли сохранить свое присутствие в современной альгофлоре.

Изучение особенностей раннего развития фукуса и эксперименты по его искусственному воспроизводству в природных условиях являются основой для последующей разработки биотехники его культивирования в природной и искусственной среде с контролируемыми параметрами. Разработанная методика лабораторного содержания фукуса позволяет использовать его для проведения научных экспериментов в самых разных направлениях в качестве модельного объекта.

Все перечисленные выше новые для науки данные удалось получить благодаря возможности использовать в ходе исследования приборы и микроскопическую технику, аккумулированную в секторе коллективного использования научного оборудования КамчатГТУ. Их безукоризненную работу обеспечивала А. В. Климова. Она же следила за точным выполнением требований к проведению экспериментов, большинство которых провел А. Н. Кашутин в ходе обучения в аспирантуре КамчатГТУ, участвовала наряду с Н. Г. Ключковой в обсуждении и интерпретации результатов исследования. Т. А. Ключкова осуществляла общее методическое руководство работой, определяла направление исследований, использовала свой богатый опыт лабораторного выращивания водорослей в искусственных средах и морской воде. Она же секвенировала камчатские образцы фукуса и показала их идентичность с *F. distichus*.

Публикуя полученные в ходе изучения биологии развития фукуса данные, авторы надеются, что подготовленная монография будет полезна учащимся вузов и востребована морскими альгологами, гидробиологами, альгохимиками, специалистами, связанными с охраной природы и практическим использованием морских растительных ресурсов, а также же всем лицам, интересующимся жизнью моря и его обитателей.

## Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Латинское слово *fucus* происходит от греческого *phykos*, что значит водоросль. До того как Карл Линней заложил основы биологической систематики, его использовали в качестве тривиального названия морских водорослей. После введения бинарной номенклатуры он латинизировал это название и использовал его для описания рода *Fucus* – одного из четырех родов, к которым он отнес все известные к этому времени виды морских макрофитов (Linnaeus, 1753). Уместно напомнить, что таковыми стали роды *Chara* и *Ulva*, объединившие харовые и зеленые водоросли, род *Conferva*, включивший в свой состав всех багрянок, и род *Fucus*. К последнему К. Линней отнес все бурые водоросли. В целом этот гениальный исследователь очень верно определил природу высших таксонов водорослей-макрофитов и предугадал исключительное таксономическое значение различий в составе их пигментов.

Типовым видом рода *Fucus* К. Линней выбрал *F. vesiculosus*. Со временем после выделения из этого рода множества других родов бурых водорослей в нем остались только виды с родоспецифическими морфологическими признаками рода, важнейшими из которых являются наличие слоевища в виде уплощенного дихотомически разветвленного кустика и развитие органов размножения на апикальных ветвях, называемых рецептакулами. Исследователи, занимавшиеся систематикой высших таксонов бурых водорослей и определением их филогенетических связей, едины в том, что фукусковые водоросли, к которым кроме семейства Fucaceae относится еще несколько семейств, занимают среди них совершенно особое положение. Благодаря наличию у них моногенетического цикла развития, в котором, как было сказано выше (во введении), отсутствует чередование гаплоидной и диплоидной стадий развития, свойственных всем споровым растениям.

Представителям рода *Fucus* свойственна исключительная морфологическая изменчивость. Подробно этот вопрос авторы монографии рассмотрели в основной ее части. Здесь отметим, что именно благодаря этому обстоятельству в прошлые столетия в ходе активной инвентаризации региональных морских альгофлор Северного полушария разные исследователи описали для рода *Fucus* более тысячи видовых и внутривидовых таксонов (Guiry, Guiry, 2021). В последующем в ходе изучения сезонной, возрастной, экологической, географической и индивидуальной изменчивости было замечено, что в одних и тех же районах произрастания встречаются всевозможные переходы между крайними морфологическими формами фукуса. Это послужило основой для упразднения ряда его видов и форм (Borgesen, 1902; Jonsson, 1903; Powell, 1957; и др.).

В настоящее время согласно международной информационной базе данных Algaebase.org. обсуждаемый род включает девять видов: *F. ceranoides* Linnaeus, *F. chalonii* Feldmann, *F. cottonii* Wynne, Magne, *Fucus distichus* Linnaeus, *F. radicans* Begstrom et Kautsky, *F. serratus* Linnaeus, *F. spiralis* Linnaeus, *F. vesiculosus* Linnaeus, *F. virsoides* C. Agardh. Но многие исследователи полагают, что часть этих видов не являются валидными, и сведение их в синонимы к известным видам всего лишь дело времени.

Ареал рода *Fucus* охватывает атлантический и тихоокеанский секторы Арктики, где его указывали разные исследователи (Taylor, 1956; Gulliksen et al., 1999; Fredriksen, Kile, 2012; и др.). У атлантического побережья его представители встречаются у берегов Гренландии (Pedersen, 2011), Исландии (Coyer et al., 2006), Северной Европы (Nielsen et al., 1995; Schnittler, Ludwig, 1996; Brattegard, Holthe, 1997; Nielsen, Gunnarsson, 2001; Hardy, Guiry, 2003; Larsen, Sand-Jensen, 2005; Coyer et al., 2006; Fredriksen, Kile, 2012; Guiry, 2012; Kontula, Furhapter, 2012; Brodie et al., 2016) и Северной Америки, от штата Квебек до штата Вирджиния включительно (Taylor, 1956; Coleman, Brawley, 2005; и др.).

Именно в пределах аркто-атлантической части родового ареала встречается все видовое разнообразие рода *Fucus*, в том числе обсуждаемый в настоящей монографии вид. Он единственный из представителей рода имеет аркто-тихоокеанско-атлантическое распространение. У тихоокеанского побережья Северной Америки *F. distichus* встречается от штата Аляска до штата Орегон (Setchell, Gardner, 1925; Abbott, Hollenberg, 1976; Schneider et al., 1979; Mathieson, Hehre, 1986; Mathieson et al., 2001; и др.) включительно, у азиатского побережья – от Берингова пролива до п-ова Корея и о. Хоккайдо (Петров, 1975; Okamura, 1936; Yoshida, 1998; Motomura, Nagasato, 2009; Yoshida et al., 2015; и др.). По данным М. Нагаи (Nagai, 1940), этот вид может проникать даже к берегам Китая, в частности к п-ову Шаньдунский и о. Циндао.

Стоит отметить, что вплоть до середины прошлого столетия вид *F. distichus*, описанный К. Линнеем, было принято относить к *F. inflatus*, пока Н. Powell (Powell, 1957) не восстановил его валидность и не показал, что *F. inflatus* является синонимом *F. distichus* (а не наоборот) рода *Fucus*. В той же работе Н. Powell выделил для последнего вида четыре подвида: *distichus*, *anceps* (Harv et Ward) Powell, *edentatus* (De la Pyl.) Powell и *evanescens* C. Ag. Powell. К последнему описанному Н. Powell виду были отнесены его представители, встречающиеся в тихоокеанской части ареала.

Позже Ю. Е. Петров (1965) в своей кандидатской диссертации, посвященной изучению рода *Fucus*, высказал мысль о том, что выделенные Н. Powell подвиды *F. distichus* не являются географически обособленными и, исходя из норм систематики, предложенных Э. Майром с соавторами (1956), не могут считаться подвидами. Он полагал, что в Атлантике и атлантическом секторе Арктики произрастает вид *F. distichus* L. emend. Powell, а в Тихом океане и прилежащих к нему арктических районах распространен самостоятельный вид *F. evanescens* C. Ag.

Последний из указанных видов был описан во флористической сводке «Species Algarum» еще в начале позапрошлого века (Agardh, 1820), и в качестве его типовых образцов были выбраны растения, собранные у Камчатки естествоиспытателем А. П. Шамиссо, участником кругосветной экспедиции, совершенной в период 1815–1818 гг. на бриге «Рюрик» под командованием О. Е. Коцебу.

До выхода в свет работы Ю. Е. Петрова (1965) исследователи альгофлоры российских морей Дальнего Востока указывали в ее составе *F. filiformis* Gmel. (Е. Зинова, 1954а; А. Зинова, 1959; Возжинская, 1965), *F. inflatus* Vahl. (Е. Зинова, 1930; Ушаков, 1953; Куцакин, 1956; А. Зинова, 1959; Михайлова, 1959; и др.), *F. edentatus* De La Pyl. (А. Зинова, 1959). В японской части ареала обсуждаемый вид чаще всего цитировался под названием *F. distichus* f. *evanescens* или *F. evanescens* (Okamura, 1916; Kawai, Kurogi, 1982; Yoshida et al., 1990; и др.). В российских водах Арктики разные авторы указывали *F. vesiculosus*, *F. serratus*, *F. distichus*, *F. spirralis* (Мейер, 1938; Гемп, 1962; Возжинская и др., 1971; Шошина, 1979; Максимова, 1980; Бек, Потапова, 1986; Михайлова, 2000; и др.).

С появлением молекулярно-генетических методов исследований существенно изменились представления о таксономическом положении разных групп водорослей, их внутриродовой и внутривидовой систематике. В ходе развития генотипической систематики были изучены также представители рода *Fucus*. Эти исследования показали, что виды *F. distichus* и *F. evanescens* конспецифичны (Coeyer et al., 2002). Однако и после выхода этой работы *F. evanescens* в публикациях по дальневосточной альгофлоре еще долго указывался как валидный (Селиванова, Жигадлова, 2009; Чмыхалова, 2010).

В силу высокой практической значимости, широкого распространения в Северном полушарии представителей рода *Fucus* и легкости их сбора упоминаются в огромном количестве научных работ, в том числе российских исследователей. Первая работа, посвященная альгофлоре северных морей России, была написана С. Г. Гмелиным (Gmelin, 1768). В ней было указано около 20 видов макро- и микроводорослей, в том числе фукус. Активным изучением различных представителей отдела Phaeophyta занимался И. Г. Кельрейтер. В 1767 г. на основе собственных исследований

он указал фукус в Белом море, чуть позднее, в 1775 г., И. И. Лепехин, изучив собранный там материал, отметил для этого района четыре вида фукуса (Кривина, 2015). В северных морях России их ареалы простираются до Баренцева моря включительно, однако в Восточно-Сибирском море известен уже только один вид фукусов – *F. distichus* (Петров, 1965, 1974). Его указывают и в Балтийском море. Здесь он соседствует с *F. vesiculosus* (Гоби, 1879; Арциховский, 1905; Киреева, 1960; Трей, 1976).

Значительным этапом в изучении фукуса было определение ценотической роли его представителей и описание состава и структуры образуемых ими сообществ. Исследования в этом направлении велись главным образом в северных морях России (Тиховская, 1948; Гринталь, 1965; Перестенко, 1965; Петров, 1975; Толстикова, 1980; Шошина, Аверинцева, 1994; Блинова, 2007; Гончарова, Шошина, 2013; и др.). При этом среди представителей рода основное внимание указанные авторы уделили виду *F. vesiculosus* как наиболее массовому.

Первые сборы морских водорослей на российском Дальнем Востоке, в частности у юго-восточной Камчатки, были произведены И. Ридером, участником экспедиции Врангеля (1820–1824). Они, как и последующие сборы К. Г. Мертенса, Г. Кастальского и А. Ф. Постельса, участвовавших в экспедиции Литке (1826–1829), легли в основу монографии А. Постельса и Ф. Рупрехта (1840), посвященной описанию альгофлоры северных районов Тихого океана. В этой работе среди прочих водорослей они указали и фукус. Первая альгофлористическая сводка по водорослям Охотского моря была опубликована в 1850 г. (Ruprecht, 1850). В ней среди других видов также упоминается фукус.

Первое описание ценотической роли фукуса в дальневосточных морях России дал П. В. Савич. Он был участником экспедиции, вошедшей в историю российской науки под названием Камчатская комплексная экспедиция Русского географического общества (РГО) 1908–1910 гг., или экспедиция Рябушинского, по имени ее спонсора – Федора Павловича Рябушинского. В трудах этой экспедиции он оставил описание макрофитобентоса Авачинской губы, в котором сообщил, что вдоль всего побережья ее внутренней части в литоральной зоне встречаются плотные заросли фукуса (Савич, 1914), и он является здесь фонообразующим видом.

Исследования, проведенные в прошлом веке, показали, что фукус широко распространен вдоль всего побережья российского Дальнего Востока: у Чукотки (Е. Зинова, 1952; Толстикова, 1973; Кусакин, Иванова, 1978; и др.), вдоль всей восточной и западной Камчатки (Е. Зинова, 1954а, 1954б; Спасский, 1961; Возжинская, 1965; Ошурков и др., 1989), Командорских островов (Гурьянова, 1935; Кусакин, Иванова, 1978; и др.), у материкового побережья Охотского моря от Шантарских островов до северных районов залива Шелихова (Закс, 1929; Ушаков, 1953; Е. Зинова, 1954б; Блинова, 1968; Возжинская, Селицкая (Вишневская), 1970), вдоль островов Курильской гряды (Okamura, 1916; Nagai, 1940; А. Зинова, 1959; и др.), у побережья о. Сахалин (Гайл, 1949; Tokida, 1954; Возжинская, 1964; Клочкова, 1996; и др.), вдоль материкового побережья Японского моря, от залива Чихачева до залива Петра Великого включительно (Мокиевский, 1953; Е. Зинова, 1954б; Кашин, 1975; Перестенко, 1980; Кафанов, Жуков, 1993).

Кроме упомянутых выше работ, сведения о распределении и количественном развитии фукуса в разных районах российского Дальнего Востока встречаются в большом количестве публикаций, вышедших в конце прошлого – начале нынешнего столетия (Петров, 1975; Виноградова и др., 1978; Гусарова и др., 1993; Клочкова, 1996; Клочкова, Березовская, 1997; Кусакин, Чавтур, 2000; Суховеева, Подкорытова, 2006; Дуленин, 2008; Евсеева, 2009; Селиванова, Жигадлова, 2009; Белый, 2011; Klochkova, 1998; и др.).

Несмотря на массовое развитие и практически повсеместную встречаемость фукуса в российских морях Дальнего Востока, его высокую промысловую ценность, биология его развития в приазиатской части ареала вплоть до исследований, проведенных у юго-восточной Камчатки В. Б. Чмыхаловой (2005), не являлась предметом специального изучения. Упомянутый выше автор изучила у фукуса особенности сезонного

линейного роста и накопления массы в разных экологических условиях. Кроме этого, она рассмотрела в своей работе особенности распределения в слоевище сухого вещества, полагая, что этот показатель отражает физиологическое состояние организма.

Отметим, что вслед за другими исследователями (Тиховская, 1955; Максимова, 1980), она считала, что *F. distichus* относится к числу медленно растущих видов и в течение одного вегетационного сезона он способен формировать не более 1–2 дихотомий. Ошибочные представления В. Б. Чмыхаловой о морфогенетическом развитии вида привели ее к некоторым неверным выводам, однако полученные ею данные важны для понимания ответных реакций растений на антропогенное загрязнение.

Существующие ныне представления об особенностях развития *F. distichus* и других представителей рода *Fucus* до проведенных авторами исследований были основаны главным образом на данных их изучения в атлантической части ареала (Тиховская, 1948; Кузнецов, 1960; Возжинская, 1986; Рыжик, Колбеева, 2002; Матишов, Макаров, 2004; Тропин, Макаров, 2004; Рыжик, 2005; Воскобойников, 2006; Воскобойников и др., 2006, 2007; Рыжик, Макаров, 2008; Макаров, 2010; Макаров и др., 2007, 2010; Малавенда, 2007; и др.). Перечисленные выше авторы изучали разные аспекты биологии развития фукоидов: биологический отклик на воздействие экологических факторов, разные физиологические процессы, размножение.

Исследования М. В. Макарова с соавторами позволили выявить механизмы, обеспечивающие существование водорослей в высоких широтах. Одним из приспособлений к изменению интенсивности освещения является структурная и функциональная перестройка фотосинтетического аппарата, направленная на изменение содержания и соотношения фотосинтетических и экранирующих пигментов (Матишов, Макаров, 2004; Тропин, Макаров, 2004). Другим адаптивным приспособлением у фукусов является переход на гетеротрофный способ питания при отсутствии освещения, когда их фотосинтетический аппарат остается в интактном состоянии (Макаров, 2010). В последней из процитированных работ М. В. Макаров показал, что функционирование фотосинтетического аппарата регулируется длительностью и интенсивностью освещения. Осеннее сокращение длины дня переключает направление физиологических процессов с активного линейного роста на синтез запасных веществ.

На физиологию фукусов большое регулирующее влияние оказывает солнечная радиация, и особенно ультрафиолетовая. Известно, что в направлении от высоких широт к экватору УФ-индекс повышается. М. В. Макаров (1999), проведя специальные исследования в приполярных широтах, показал, что уровень природной радиации на побережье Баренцева моря, в частности электромагнитное излучение с длиной волны 320–360 нм, подавляет рост фукусов.

Недавнее изучение воздействия ультрафиолетового излучения на развитие фукусов Баренцева моря, проведенное Г. М. Воскобойниковым с соавторами (2015), показало, что скорость их роста максимальна при отсутствии ультрафиолетового излучения. Она остается на том же уровне или немного снижается под воздействием ультрафиолета с длиной волны 320–400 нм, заметно уменьшается при длине волны 280–320 нм.

Специальное исследование И. В. Рыжик (2005) было посвящено изучению влияния на баренцевоморские популяции фукусов гидродинамического фактора, солености и отсутствия освещения. О влиянии последнего фактора она судила по изменениям состава фотосинтетических пигментов и состоянию клеточных структур. Так, например, И. В. Рыжик показала, что каротиноиды у *F. serratus* и *F. vesiculosus* могут выполнять разные функции: у первого вида играть роль дополнительных светособирающих пигментов, эффективно использующих поступающую ФАР, у второго – выполнять защитную фотопротекторную функцию. Также автор показала, что разные представители рода фукус приспособлены к разному диапазону изменений солености. Наиболее эвригалинным среди них является *F. vesiculosus*. Он не теряет свою жизнеспособность, живя в течение 28 суток в средах с соленостью от 2 до 50‰.

Соленость в значительной степени влияет на формообразование фукусовых (Калугина-Гутник, 1975; Максимова, Мюге, 2007) даже на стадии проростков (Кашутин, Климова, 2019). А. Н. Камнев (1989) обратил внимание на то, что общим явлением у растений, населяющих водоемы с прогрессивно убывающей соленостью, является уменьшение размеров талломов, что, по его мнению, наилучшим образом прослеживается у *F. vesiculosus*.

Проведя эксперименты с видами, произрастающими в сублиторали (*F. serratus*) и на литорали (*F. vesiculosus*), Л. Д. Гапочка (1981) установила, что литоральные водоросли более адаптированы к изменению солености, чем сублиторальные. Эксперименты по содержанию *F. vesiculosus* в воде с низкой соленостью показали, что в течение шести дней фотосинтез у него не отличался от такового у контрольных образцов, содержащихся при нормальной солености (35‰). У *F. serratus* уменьшение интенсивности фотосинтеза в опресненной воде наблюдалось уже через три дня.

В ходе экспериментальных исследований Г. М. Воскобойникова с коллегами (2005) было установлено, что *F. vesiculosus* способен выдерживать опреснение до 2,5‰, что равное соотношение полов у двудомных видов фукуса наблюдается в кутовых зонах при умеренном распреснении и что продолжительность жизни растений и приводит к значительному преобладанию в популяции из опресненных мест обитания женских особей.

Исследования, проведенные И. В. Тропиным и М. В. Макаровым (2004), показали, что при солености воды 10‰ и ниже в клетках водорослей происходит постепенная деградация аппарата Гольджи, хлоропластов, митохондрий и ядер, ведущая к блокированию энергетического и белоксинтезирующего аппарата клеток и в конечном итоге вызывающая гибель клеток, некроз тканей и полную потерю жизнеспособности растений.

Специальное изучение влияния солености на развитие *F. distichus* провели С. В. Малавенда самостоятельно и с соавторами (Малавенда, 2007; Малавенда, Малавенда, 2005; Малавенда и др., 2007). Экспериментальным путем они выявили нижние границы устойчивости представителей его баренцевоморской популяции к этому фактору и показали, что у *F. distichus* эта граница лежит в пределах 5–10‰. Показатели солености выше этих значений не влияют на его рост. Дополнительно С. В. Малавенда показала, что при пониженной солености необходимым условием развития *F. distichus* является интенсивное движение воды. При распреснении воды до границы устойчивости в месте его произрастания у этого вида снижается средняя продолжительность жизни. Рассуждая о связи между устойчивостью к колебаниям солености и интенсивностью фотосинтеза, С. В. Малавенда отметила, что ряды устойчивости фукоидов к распреснению, замораживанию и высушиванию совпадают. Толерантность к этим неблагоприятным воздействиям она объяснила разным содержанием у разных видов маннита, пролита и других химических соединений, выполняющих функцию осмолитиков и криопротекторов. Важная роль в этом ряду принадлежит манниту, являющемуся первичным продуктом фотосинтеза.

Морфофизиологические особенности *F. distichus* в экосистемах Баренцева моря изучал С. С. Малавенда (2008). Он продемонстрировал, что удельные показатели, характеризующие процессы его физиологического и морфогенетического развития и продуктивность, зависят от комплексного воздействия условий произрастания. Знакомство с этой и другими его работами позволяет сделать заключение о том, что он, как и предыдущие исследователи, изучавшие популяцию *F. distichus* в северных морях России, считал, что этот вид имеет в полярных широтах низкую скорость роста.

Известно, что не менее значительную роль в жизни морских литоральных макрофитов играет температура водной и воздушной среды. В работах разных авторов было показано ее регулирующее воздействие на реализацию жизненных циклов водорослей (Перестенко, 1998; Lüning, 1984; Cambridge et al., 1990; и др.), смену фаз их фенологического развития (Кашутин и др., 2019), пространственно-временное распределение, особенно у сезонных и эфемерных зеленых водорослей (Очеретяна, 2017).

Сравнительное изучение биологии развития водорослей в условиях низких температур показало, что их адаптация к таким температурам осуществляется путем выработки ферментов, регулирующих скорость биохимических реакций в определенных термических условиях (Хайлов, 1971; Хочачка, Сомеро, 1977; Гапочка, 1981). Прямая зависимость роста макрофитов Баренцева моря от температуры была обнаружена Г. М. Воскобойниковым с соавторами (2005). Они пришли к выводу, что для роста большинства из них оптимальными являются ее колебания от 10 до 15°C, у немногих видов – от 5 до 10°C и только у единичных – от 20 до 22°C.

Проведенные этими авторами исследования показали, что водоросли Баренцева моря в течение месяца способны существовать при температуре минус 1,5°C. При этом наибольшая устойчивость к низким температурам была обнаружена у *F. vesiculosus*. Необратимые повреждения слоевищ у него начинали проявляться только при температуре минус 20°C. На основании данных, полученных в условиях экспериментов, было установлено, что холодоустойчивость фукусовых водорослей проявляется в следующей последовательности: *F. vesiculosus* > *F. distichus* > *F. serratus*. При этом был сделан вывод о генетическом закреплении признаков, определяющих их термотолерантность. Полученные этой группой исследователей выводы хорошо согласуются с особенностями вертикального распределения фукусов на литорали Баренцева моря.

В работе G. Pearson и S. Brawley (Pearson, Brawley, 1996) в ходе лабораторных экспериментов было показано, что низкая температура тормозит выработку у зигот и проростков фукуса адгезивных веществ. В результате этого в холодную половину года их прикрепление происходит не столь активно, как в теплое. Вместе с тем именно в этот холодный период года, когда у большинства водорослей-макрофитов заканчивается вегетация и они освобождают донный субстрат, неприкрепленные зиготы и проростки фукуса активно разносятся вдоль побережья течениями и волнами и колонизируют свободные участки дна.

Об исключительной приспособленности фукуса к отрицательным температурам и способности вмёрзнуть в ледовый припай сообщается в ряде работ российских и зарубежных авторов (Чмыхалова, Королёва, 2004; Воскобойников, 2006; Кашутин и др., 2018; Кашутин и др., 2020; Bird, McLachlan, 1974; Pearson, Brawley, 1996; и др.). Так, Г. М. Воскобойников (2006) в ходе своих экспериментов по замораживанию *F. vesiculosus* показал, что он не теряет своей жизнеспособности в течение шести месяцев даже при замораживании в жидком азоте.

Основным местом обитания фукусов является осушенная зона шельфа. Однако в приполярных и полярных районах они способны опускаться в сублитораль. Так, Н. Е. Толстикова (1973) показала, что на севере Берингова моря, в Анадырском заливе *F. distichus* произрастает на глубинах 3–5 м. Выше на основе анализа научной литературы было показано, что вертикальное распределение фукусов зависит от сочетанного воздействия на них нескольких факторов. Но если верхнюю границу его произрастания определяют в основном условия среды обитания, то нижнюю – биотические факторы, главным образом межвидовая конкуренция (Kiirikki, 1996; Макаров и др., 2012).

Данные изучения взаимоотношений между разными видами водорослей показывают, что конкурируют за пространственные ресурсы чаще всего не два, а несколько видов. Успех в колонизации субстрата тем или иным из них является важным фактором, определяющим структуру макрофитобентоса. В работе Д. Любченко (Lubchenco, 1983), например, было показано, что плотные заросли хондруса препятствуют развитию на литорали *F. vesiculosus* и *F. distichus*. В то же время выживание их проростков в плотных зарослях других быстрорастущих водорослей может быть выше, чем на голом субстрате (Coleman, 2003; Набивайло, Титлянов, 2006).

Наблюдения за развитием сообществ фукусов позволили выявить такой не менее важный фактор, определяющий успех в колонизации ими субстрата, как выедание проростков и ювенильных растений фитофагами. Так, специальными исследованиями было

показано, что брюхоногий моллюск *Littorina* из многих морских макрофитов предпочитает *Enteromorpha*, но лучше всего существует на смешанном рационе из багрянки рода *Chondrus* и молодых проростков *Fucus* (Cheney, 1982).

В ряде случаев фитофаги, напротив, способствуют освоению фукусом свободного субстрата, поскольку его главный конкурент *Enteromorpha* активно поедается рыбами и морскими ежами (Lubchenco, 1983). Проведенные в разные годы полевые исследования (Paine, 1966; Dudgeon et al., 1999; и др.) показали, что разные условия обитания, поедание фитофагами представителей одних видов водорослей и безразличие к другим являются факторами, снижающими или повышающими их конкурентные преимущества. В. Б. Чмыхалова (2010) также отмечала, что у юго-восточной Камчатки фукус является излюбленной пищей брюхоногих и морских ежей, их всегда можно найти в его зарослях. Проведенные авторами круглогодичные наблюдения за состоянием сообществ фукуса в Авачинской губе показывают, что выеданию охотно подвергаются не только его проростки, но и взрослые растения, имеющие от 1 до 6–8 дихотомий.

Еще одним важным биотическим фактором, в целом негативно влияющим на развитие фукусовых сообществ, являются эпифиты. Они снижают световое довольствие (Edelstein et al., 1976), потребление питательных веществ (Ryther et al., 1981). Некоторые из эпифитов выделяют аллелопатические вещества, ингибирующие рост своих хозяев (Friedlander et al., 1996). Присутствие обрастателей на растении увеличивает его массу, что в условиях высокой гидродинамической нагрузки способствует отрыву растений от субстрата. Защитой от поселения на растениях других видов водорослей являются экзо-метаболиты, и в первую очередь вырабатываемые фукусом фитотанины. Однако в стрессовых условиях, в частности при сильном антропогенном загрязнении Авачинской губы, физиологическое состояние водорослей ухудшается, и они уже на первом году жизни нередко покрываются эпифитами, главным образом полисапробными видами ульвовых и эктокарповых водорослей, из которых наиболее распространены *Kornmannia leptoderma* и представители родов *Laminariocolax*, *Ectocarpus* и *Pyliaella*.

А. Н. Камнев (1989), изучая фитоценотические взаимоотношения водорослей, высказал мысль о том, что их макроскопические представители, в том числе фукусовые, растут не во всех подходящих для их развития местах, а прежде всего там, где их прикреплению и развитию не препятствуют другие виды. Так, большое значение для развития фукусовых сообществ имеет характер субстрата и рельеф береговой линии. Наблюдения авторов показали, что наилучшим субстратом для прикрепления *F. distichus* служат шершавые камни и скальные породы. Песчаный и галечный грунт с присутствием отдельных камней, особенно в прибойных участках побережья, непригодны для его прикрепления и развития. Крупногалечные и щебенчатые грунты в местах, защищенных от сильного воздействия волн, обильно зарастают фукусами и другими макрофитами. Это отмечали разные авторы (Sanderson, 1990; Дуленин, 2008; и др.).

Каждый вид водорослей приспособлен к определенному диапазону гидродинамической нагрузки, при которой он демонстрирует максимум физиологических возможностей. Движение воды доставляет растениям питательные вещества из омывающего их слоя воды. Оно разрушает и сносит слой воды, лишенный биогенов и растворенных газов, а взамен приносит питательные вещества (Whitford, 1960). Важным шагом в объяснении механизма влияния движения воды на морские водоросли-макрофиты были работы, показавшие, что в большинстве случаев гидродинамический фактор можно рассматривать как основной, определяющий композицию и распределение видов (Петров, 1977; Ковардаков, 1983; Воскобойников и др., 2007; Blanchette, 1997).

На развитие фукуса огромное значение оказывает периодическое обсыхание во время отлива. Распространению фукусов к верхнему урезу воды препятствует сильное, не совместимое с жизнью высыхание (Schonbeck, Norton, 1978; Dring, Brown, 1982). В. П. Андреев с соавторами (2012) выявил у трех видов рода *Fucus* (*F. vesiculosus*, *F. serratus* и *F. distichus*) взаимосвязь между продолжительностью осушения и фотосин-

тетической активностью и показал, что ее значения во многом определяют вертикальное распределение этих видов по горизонтам литорали. Полученные этой группой исследователей данные свидетельствуют о различиях адаптивных возможностей изученных ими видов. Так, у литоральных видов *F. vesiculosus* и *F. distichus* благодаря хорошо выраженной влагоудерживающей способности фотосинтетический аппарат даже при нахождении растений в воздушной среде в течение суток заметным образом не повреждается, у поселяющегося в сублиторали *F. serratus* устойчивость заметно ниже. Именно поэтому он не живет в осушенной зоне.

В Авачинской губе наблюдаются неправильные полусуточные приливы, в недолгие периоды, когда они заменяются суточными отливами, фукус может находиться в воздушной среде почти 10 ч. При этом большая часть этого времени приходится на светлое время суток. В солнечный день этого времени достаточно для его высыхания практически до роговидного состояния. Однако такое сильное обезвоживание не приводит к его гибели. В последующем во время прилива кустики фукуса активно пропитываются водой и продолжают рост и развитие.

Важное место в изучении биологии развития водорослей занимает изучение их воспроизводства. Исследование особенностей протекания этих процессов у представителей порядка *Fucales* всегда занимало особое место в альгологических исследованиях в связи с наличием у них несвойственного для других макроводорослей моногенетического жизненного цикла. Первое упоминание о наличии половых органов у *Fucus* встречается у Де-Ремю (De Reaumur, 1711), а прорастание его зигот впервые описал Д. Стакхаус (Stackhouse, 1801).

В середине прошлого века в Ботаническом институте РАН, где еще только начинал свои исследования Ю. Е. Петров, полным ходом изучались генетические преобразования, происходящие у высших растений в ходе формирования семян, и расшифровывались их замаскированные, крайне редуцированные дипло-гаплобионтные жизненные циклы. Эти исследования направляли и научные интересы Ю. Е. Петрова. Он, изучив анатомическое строение концептакулов фукусовых на разных стадиях развития от их закладки до созревания, пришел к выводу о том, что фукусам, как и семенным растениям, свойствен замаскированный жизненный цикл с крайней редукцией гаплоидной стадии. Развитие гаметофитов у представителей рода *Fucus*, по его мнению, начинается на материнском растении от крупных диплоидных клеток, возникающих как ответвление апикальной клетки, обеспечивающей верхушечный рост ветвей. Их последующее деление приводит к появлению клеточного слоя, выстилающего внутреннюю поверхность концептакулов, именно от его клеток впоследствии развиваются половые органы (Smith, Walker, 1980). Ю. Е. Петров считал эти клетки аналогами спор и называл их проспорами. Кариологические исследования, позволяющие определять в разных клетках хромосомные числа, он не проводил, поэтому его рассуждения были умозрительными.

В настоящее время известно, что гаплоидными у фукусовых водорослей являются только крупные неподвижные яйцеклетки и мелкие, активно передвигающиеся сперматозоиды. Присущий им оогамный половой процесс обеспечивает появление крупных зигот, чрезвычайно удобных для проведения наблюдений за последующим эмбриональным развитием.

Изучению развития зигот и поляризации молодых проростков фукусовых водорослей посвящено достаточно много работ (Максимова, Сажин, 2010; Евсева, 2015; Брокераева, Воскобойников, 2018; Torrey, Galun, 1970; Nagasato et al., 1999), в том числе данная монография, основанная на изучении ранних стадий развития камчатских представителей *Fucus distichus* (Климова, Кашутин, 2016). В перечисленных работах детально описано оплодотворение и внутриклеточные изменения, обеспечивающие первое митотическое деление и последующую морфологическую и функциональную дифференциацию появившихся при этом дочерних клеток. Некоторые другие публикации описывают результаты изучения влияния на эмбриогенез *F. distichus*, *F. vesiculosus*

и *F. serratus* условий среды: гидродинамического и температурного режимов, биогенного питания, влияния некоторых химических соединений, регулирующих физиологические процессы (Тараховская и др., 2008; Steen, Scrosati, 2004).

Изучением особенностей сезонного развития *F. distichus* в Авачинской губе в разные годы занимались В. Б. Чмыхалова (2002), О. Н. Селиванова и Г. Г. Жигадлова (Selivanova, Zhigadlova, 2009). Данные авторы утверждали, что в зимнее время рост фукуса в осушной зоне, находящейся под ледовым припаем, приостанавливается. При этом они ссылались на исследования, проводимые в арктических морях, где из-за толстого ледового покрова водоросли в литоральной зоне обычно отсутствуют. Стоит отметить, что свои исследования указанные выше авторы проводили только в природной среде в период с начала мая до начала ноября. В остальное время из-за наличия мощного ледового припая и высокого снежного покрова отбор проб фукуса не производился. Это не позволило указанным выше исследователям получить полные данные о развитии *F. distichus*.

Анализ работ, касающихся экологии и биологии развития фукусов, показывает, что на сегодняшний день имеются значительные успехи в их изучении, вместе с тем многие аспекты их жизнедеятельности, и особенно ранние стадии развития, остаются все еще недостаточно или вовсе не изученными. Что касается вида, которому посвящена настоящая монография, отметим следующее. Для азиатской популяции *F. distichus* до начала исследований авторов монографии оставались неизвестными продолжительность его жизни, сезонная скорость роста и морфогенетических преобразований, стратегия воспроизводства, длительность периода от закладки генеративной ткани до созревания половых продуктов и периода от формирования зиготы до появления видимого невооруженным глазом проростка. Недостаток или отсутствие данных по этим вопросам и некоторые ошибочные представления о том, что *F. distichus* имеет низкий годовой прирост, для него свойствен длительный зимний покой, сформировали представление о том, что *F. distichus* бесперспективен как объект культивирования. Необходимость же введения его в марикультуру вполне очевидна. В следующем разделе литературного обзора для обоснования этого утверждения авторы рассмотрели уникальный химический состав фукусовых водорослей и самого *F. distichus* и представили информацию о возможностях его практического использования.

### **Уникальные медико-биологические свойства фукуса**

В научном мире в настоящее время накоплен огромный опыт использования морских водорослей-макрофитов и большой объем информации об их полезных свойствах. По этому поводу написано множество монографий, обзорных, специальных и научно-популярных статей, рекламных буклетов, защищено множество кандидатских и докторских диссертаций, запатентованы способы получения из них уникальных, не имеющих синтетических аналогов природных соединений, водорослевых препаратов, БАДов, пищевой и иной продукции с включением водорослей или извлеченных из них веществ (Чепмэн, 1953; Облучинская, 2004; 2008; Репина, 2005а, 2005б; Гурулева, 2006, Коровкина, 2007; Вафина, 2010; и др.).

В последние десятилетия проведены многочисленные исследования в области фармакологии, медицины, направленные на изучение воздействия содержащихся в водорослях химических соединений на работу клеток, функционирования разных органов и систем органов у человека и животных. Было выполнено множество исследований, направленных на изучение воздействия водорослевых препаратов или выделенных из них соединений на вирусы, бактерии, патогенные грибки (Cumashi et al., 2007; Voopathy, Kathiresan, 2010). Во многих из указанных выше направлений исследований использовались фукусовые водоросли, в том числе представители рода *Fucus*, а в числе его видов – *F. distichus* (Суховеева, Подкорытова, 2006; Облучинская, Шошина, 2008; Вафина, 2010; Облучинская, 2001, 2018 и др.).

В настоящее время химический состав этого и других видов фукуса полнее изучен в атлантической части ареала, в том числе в атлантическом секторе Арктики. Для этого района имеются данные по сезонным изменениям химического состава фукусовых и влиянии на них факторов среды.

В дальневосточных морях России влияние возраста, фенофазы и экологических условий на химический состав фукуса практически не изучалось. Литературные данные свидетельствуют о том, что для определения содержания у него отдельных органических веществ, микро- и макроэлементов разные исследователи чаще всего использовали однократно собранные летние пробы. Так, на основе анализа летних сборов у командорского фукуса было определено количественное содержание витаминов В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, РР и эссенциальных элементов (Алфимов, Петров, 1972). Только у летних образцов фукуса из Авачинского залива было определено содержание полисахаридов (Усов и др., 2001; Гурулева, Аминина, 2013).

Фукусы, как и другие бурые водоросли, содержат в своем химическом составе высоко- и низкомолекулярные полисахариды, флоротанины, витамины, гормоноподобные соединения, полиненасыщенные жирные кислоты и другие ценные соединения. Обзор их полезных свойств и возможностей использования не входит в задачи данного исследования. Авторам важно показать высокую промысловую значимость фукуса и необходимость разработки методов его искусственного воспроизводства.

Среди других промысловых и потенциально промысловых видов бурых водорослей фукус является одним из видов, для которого характерно высокое накопление фукоидана. Изучение возможностей использования его в медицине для лечения и профилактики разных заболеваний ведется как в России (Фильченков и др. 2001; 2006; Саканян, 2008; Кузнецова и др., 2012; Запорожец, Беседнова, 2007; Иванушко, Имбс, 2017; Крыжановский и др., 2017; Беседнова и др., 2018; и др.), так и за рубежом (Chida, Yamamoto, 1987; Riou et al, 1996; Fischer et al., 2003; Sagawa, Kato, 2003; Haneji et al., 2005; Wang, et al., 2015; и др.). Эти и другие многочисленные исследования показали, что фукоиданы воздействуют на организм человека как поливалентные биомодуляторы. Они стимулируют выработку интерферонов и повышают клеточный иммунитет, стимулируют рост клеток иммунной системы, активность макрофагов, подавляют аллергические реакции, влияют на сигнальные системы клеток, участвующих в регуляции деятельности органов и тканей.

Научные исследования подтвердили, что как антиоксидант фукоидан способствует «гашению» свободных радикалов, оказывает противовоспалительное влияние, предотвращает развитие артритов. Он эффективно препятствует тромбообразованию, улучшает работу желудочно-кишечного тракта, оказывает противотоксическое влияние на ткань печени, препятствуя ее повреждению токсическими соединениями. Фукоидан, кроме того, понижает гликемический коэффициент углеводов и тем способствует нормализации содержания в крови сахара. Он также снижает уровень липидов крови и концентрацию липопротеинов низкой плотности, тем самым препятствует развитию диабета и ожирения. Не столь давно в ходе экспериментов было показано, что этот водорослевый полисахарид улучшает когнитивные функции и этим препятствует развитию болезней Альцгеймера и Паркинсона.

В середине прошлого десятилетия было установлено, что молекулы фукоидана различаются по химической структуре не только у разных, но даже у одного и того же вида водорослей в зависимости от выполняемых ими физиолого-биохимических функций. Так, некоторые из них усиливают апоптоз (естественную гибель) раковых клеток, тормозят их миграцию и инвазию (метастазирование), ингибируют разрастание кровеносных сосудов в опухолевой ткани и лишают ее клетки питательных соединений и жизненно необходимого кислорода. Все это тормозит рост и деление атипических клеток. При этом на нормотипичные клетки фукоидан не оказывает никакого вредного воздействия.

Благодаря исследованиям ученых в настоящее время в общих чертах стало понятно, как работает этот водорослевый полисахарид на молекулярном уровне. Оказывается, что он связывается с рецептором клеточной мембраны и активирует ферменты, запускающие процесс апоптоза, ведущий к деструктивным изменениям раковых клеток и их последующему уничтожению макрофагами. Под воздействием фукоидана происходит массовая гибель раковых клеток как в основном очаге, так и в метастазах. Иммунная система вместо «затяжной войны» быстро уничтожает их остатки.

Не менее широки возможности использования в медицине входящих в состав фукуса альгиновых кислот и их разных солей (Клочкова, Березовская, 1997). Они, как и фукоиданы, могут использоваться в гастроэнтерологии, дерматологии, при лечении язвы желудка и двенадцатиперстной кишки, в профилактике колитов, лечении ожогов. Как высокоэффективные энтеросорбенты, детоксиканты и радиопротекторы, они очищают организм от шлаков, тяжелых металлов, радионуклидов. В минеральном составе фукуса высоко содержание йода, бромидов, эссенциальных элементов. Поэтому добавление фукусовой муки в продукты питания может только улучшить их ценность.

В силу исключительности химического состава представителей рода *Fucus* в настоящее время существует большой интерес к их практическому использованию, организации альгохимического производства и включению полученных из них медицинских препаратов в фармакопею. Это, безусловно, требует постоянства их химического состава. Альтернативой природному сырью может быть товарная марикультура фукуса в естественной и искусственной среде с контролируруемыми условиями, обеспечивающими высокое накопление ценных химических соединений.

### **Эффект использования фукуса в санитарной марикультуре**

Исследования последних лет показали, что *F. distichus* демонстрирует высочайшую устойчивость к неблагоприятному воздействию среды, антропогенному загрязнению. При этом он способен поглощать в больших количествах токсические вещества: тяжелые металлы, радионуклиды и трансформировать такие органические загрязнители, как фенол и нефтепродукты. В связи с этим перспективным направлением очистки морских прибрежных акваторий от антропогенного загрязнения является использование его как объекта санитарной марикультуры.

В ходе исследований, проведенных научным коллективом лаборатории альгологии ММБИ КНЦ РАН под руководством Г. М. Воскобойникова в 2007–2008 гг., была разработана технология снижения и предотвращения антропогенного загрязнения прибрежных арктических вод путем организации подвижных заградительных бонов, представляющих собой установки санитарно-водорослевых плантаций. Их создавали для очистки прибрежных вод, испытавших залповые аварийные разливы нефтепродуктов и для очистки вод вблизи источников загрязнения. Исследования показали, что даже при повышении концентрации нефтепродуктов до 100 мг/л и при их содержании до 6 г/кг (в пересчете на сухую массу) фукусовые водоросли на 30–40% сохраняют функциональную активность и осуществляют процессы биоразложения осевшей на их слоевища нефтяной пленки (Пуговкин, 2016).

Изучение эффективности процессов поглощения нефти фукусами на санитарно-водорослевой плантации в Белом море вели 18 месяцев. В результате была выявлена высокая эффективность фукуса как биодеструктора нефтяных углеводородов (Воскобойников, 2005; Пуговкин, 2016). В ходе этих экспериментов биотехника культивирования фукуса не разрабатывалась. Определяя эффективность его использования для ликвидации нефтеразливов, сотрудники ММБИ использовали вплетенные в поводцы молодые, взятые из природных зарослей растения фукуса. Вполне возможно, что причиной тому было не только отсутствие такой задачи, как разработка биотехники культивирования по полному циклу онтогенеза, но и представление о том, что из-за низкой скорости их роста

выращивание проростков фукуса от зигот – процесс долговременный и нецелесообразный с точки зрения временных и экономических затрат.

Камчатский регион расположен в других географических широтах и характеризуется иными, чем в Белом море, природно-климатическими условиями. Здесь нет, как в Заполярье, долгого полярного дня и полярной ночи, другие температурный и гидрологический режимы. В результате этого развитие *F. distichus* у Камчатки протекает иначе. Здесь этот вид (как будет показано ниже, в основном разделе монографии) имеет достаточно высокие темпы роста. Например, в Авачинской губе от его зигот, осевших на грунт поздней осенью, в благоприятных погодных условиях к концу ноября следующего года могут сформироваться кустики до 20 см высоты с 9–11 и более дихотомическими ветвями.

Авачинская губа в настоящее время является одной из самых загрязненных на российском Дальнем Востоке (Березовская, 1999; Лепская и др., 2014). Изучение физико-химических характеристик льяльных вод гражданских судов, базирующихся в этой акватории или периодически заходящих сюда, показало, что содержание растворенных в них нефтепродуктов может превышать 20 мг/л (Исаков, Касперович, 2007). Исследования А. Я. Исакова и Е. В. Касперовича показали, что льяльные воды судов иногда почти на 60% состояли из отходов ГСМ и на 40% из воды. Проведенные биологами расчеты показывают, что в воды Авачинской губы с судов ежегодно сбрасывается около 6 тыс. т льяльных вод, содержащих более 2 т растворенных и эмульгированных нефтепродуктов.

Неудивительно, что к началу 90-х гг. прошлого века макрофитобентос Авачинской губы претерпел глубокую антропогенную трансформацию (Клочкова, Березовская, 2001). В настоящее время он уже не выполняет свою продукционную и санитарную роль. Испарение содержащихся в водах Авачинской губы летучих фракций нефтепродуктов вызывает постоянное загрязнение атмосферного воздуха в прилежащем к ее берегам воздушном бассейне. Это, в свою очередь, негативно сказывается на состоянии городской среды и здоровье населения Петропавловск-Елизово-Виллючинской городской агломерации, приводит к ухудшению общественного здоровья. Все вышесказанное определяет необходимость принятия мер по биорекультивации и очистке Авачинской губы.

Одним из действенных способов оздоровления этой и других загрязненных акваторий не только у Камчатки, но и в других районах произрастания фукуса, является его введение в санитарную марикультуру.

## Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Горизонтальное и вертикальное распределение и развитие водорослей-макрофитов во многом зависит от условий их произрастания. Из многих факторов среды обитания наибольшее воздействие на них оказывают температурный, гидрохимический и гидродинамический режим прибрежных вод, общее количество фотосинтетически активной радиации (ФАР), соленость, длина дня, состав грунтов, льдообразование, приливотливные течения, мутность. На литоральные водоросли исключительное влияние оказывают гидродинамические факторы – прибойность и волнение (Петров, 1975; Кашутин и др., 2017; South, Wittick, 1987; Gerard, DuBois, 1988; и др.).

Полуостров Камчатка расположен на северо-востоке Евразии. Для него, как и для других окраинных районов и островных дуг восточной Азии, характерна четкая линейная зональность главных тектонических и орографических элементов. В рельефе это проявляется в чередовании большей частью вытянутых вдоль полуострова хребтов и гор. Лишь на самом севере полуострова (на западе) и в центральной его части имеются крупные низменности.

Берега Камчатки омывают воды Тихого океана, Охотского и Берингова морей. Тихоокеанское побережье юго-востока Камчатки, где велись авторские исследования, слабо, изрезано. Здесь есть только несколько крупных, широко открытых волновому воздействию заливов – Камчатский, Кроноцкий и Авачинский.

Авачинская губа располагается в Авачинском заливе и занимает в нем центральное положение. Она сформировалась за счет опускания суши и сейсмостектонических процессов, связанных с вулканизмом. По сравнению с другими бухтами восточного берега Камчатки она имеет наибольшие размеры, своеобразные форму и донный рельеф. Поскольку здесь было собрано подавляющее большинство обработанного авторами монографии материала, в настоящем физико-географическом очерке дается подробное описание Авачинской губы. Оно составлено на основе данных, взятых из работ П. В. Бажанова (1943), И. Ф. Баранова (1944), В. Д. Дмитриева и Б. В. Ежова (1977), В. А. Березовской (1988, 1999), Р. А. Ляндзберга и В. А. Березовской (1985), В. В. Ошуркова (2000), А. Н. Кашутина с соавторами (2019).

Крайние границы местоположения губы определяются следующими координатами: 52°53,0' и 53°05,8' с. ш. и 168°24,8' и 158°43,0' в. д. Соединяясь с Тихим океаном узким проливом (горлом), она представляет собой водоем площадью около 215 км<sup>2</sup> и имеет сжатую округлую форму с многочисленными внутренними мысами. Длина всей бухты по меридиану – 16 км, по параллели – 12 км, наибольшая по оси северо-восток – юго-запад – около 20 км. Преобладающие в губе глубины 15–25 м занимают 70% всей ее площади. Общая протяженность береговой линии составляет около 110 км. Длина горла составляет около 8 км, средняя ширина – 3,5 км. Глубины при входе в пролив из Авачинского залива достигают 20–27 м, далее они постепенно уменьшаются до 14 м. При выходе из горла в центральную часть губы глубины вновь увеличиваются и в средней части составляют 28 м. Изобаты 7–10 м подходят близко к берегу. Обширное мелководье развито лишь в северо-западной части губы – в районе устьев рек Авача и Паратунка. Приливы и отливы способствуют значительному изменению площади водного зеркала губы от 230 до 208 км<sup>2</sup>. Объем воды в губе в фазе полного прилива составляет около 4 км<sup>3</sup>.

Морские берега в Авачинской губе изрезаны многочисленными небольшими бухточками, сформированными главным образом волновыми процессами. Наиболее крупные они во внутренней части. Это бухты Крашенинникова, Сельдевая, Раковая, Бабыя, Петропавловский Ковш, Сероглазка и Моховая. Южный, юго-западный и восточный

берега губы образованы склонами гор вулканического происхождения высотой 400–500 м. Северо-западный берег представляет собой низменную болотистую равнину, образованную дельтами рек Авача и Паратунка. Западное побережье горла губы тянется от мыса Безымянного до мыса Углового на 8 км. Почти на всем его протяжении берег скалистый и обрывистый, кроме тех мест, где он прорезан долинами небольших речек, впадающих в бухты Безымянную и Станицкого.

Климат Авачинской губы, по мнению В. И. Кондратюка (1974), имеет неповторимое своеобразие и относится к одному из шести выделенных им для Камчатки климатических районов. Зима здесь сравнительно мягкая. Средняя зимняя температура воздуха составляет минус 5,3°C. Наиболее холодные месяцы – январь и февраль. Средняя температура воздуха этих месяцев составляет минус 8,8°C, а общая годовая амплитуда колебаний температур воздуха достигает 20–25°C. Среднемесячное количество атмосферных осадков в зимнее время достигает 200 мм, а в отдельные годы превышает 500 мм. В целом за зиму в виде дождя и мокрого снега выпадает более 650 мм осадков, что составляет почти половину их среднегодового количества, равного 1000–1500 мм (Виноградов, 1964).

Вследствие охлаждающего влияния Тихого океана весна в районе губы прохладная и затяжная. В этот период начинает развиваться бризовая циркуляция, что приводит к похолоданию. По этой причине средняя температура мая не превышает 1,5°C. Весеннему времени свойственны знакопеременные суточные колебания температуры. В отдельные дни они могут достигать 5–7°C и более. На вторую половину весны приходится минимальное количество осадков (60–100 мм). Однако в мае возможно их выпадение до 20 мм и более.

Лето – период со средней температурой воздуха выше 10°C. В это время неглубокие циклоны смещаются преимущественно с запада на восток. Градиенты давления при этом минимальны. Основной отличительной чертой летнего сезона является низкий температурный фон. Средняя температура августа, самого теплого месяца, составляет около 12–13°C. Летняя сумма осадков в это время сравнительно невелика – менее 250 мм. Тем не менее возможны значительные осадки, как это имело место летом 2018 г., когда среднесуточное количество осадков достигло 45 мм. Другой особенностью летнего периода являются частые густые туманы, особенно в утренние часы. Они задерживают нагревание прибрежных вод солнечными лучами. Общее количество туманных дней в течение лета составляет в среднем около 15 дней, а максимальное может достигать 30 дней (Научно-прикладной справочник ..., 2001).

Осень является наиболее благоприятным сезоном с относительно устойчивым температурным режимом. Несмотря на то что в этот период выпадает большое количество осадков, обусловленных воздействием южных циклонов, до 20–25 сентября обычно наблюдается теплая малооблачная погода с понижением температуры воздуха ночью. Интенсивное понижение температуры воздуха происходит обычно в октябре. В районе Авачинской губы за два осенних месяца атмосферных осадков выпадает более 250 мм.

Большое воздействие на вегетацию литоральных водорослей оказывают солнечное сияние и радиационный режим. Наблюдаемая продолжительность солнечного сияния в районе Авачинской губы минимальна в короткие облачные зимние дни. Максимальное его значение приходится на конец весны – начало лета, когда существенно увеличивается продолжительность дня, а повторяемость облачности сравнительно невелика. Годовой ход относительной продолжительности солнечного сияния характеризуется двумя максимумами: октябрьским (54%) и мартовским (52%) и двумя минимумами: июльским (40%) и декабрьским (40%).

Одним из главных факторов, определяющих гидрологический режим Авачинской губы, является ветер. Как известно, межсезонные различия силы и частоты ветров отражаются не только на гидрологии водоема (скорости охлаждения и прогрева вод, их аэрации, перемешивании, изменении солености и др.), но и на развитии и распределении водорослей. Средняя скорость ветра в районе Авачинской губы составляет 5–8 м/с. Максимальные скорости ветра при циклонах превышают 40 м/с. В зимний период в губе

преобладают северо-западные и северные ветры. Их повторяемость составляет 60–70%, сила – 9–10 м/с. Весной, несмотря на общее ослабление скоростей ветра, возможно их усиление до штормового и крайне редко – до ураганного. В апреле наблюдаются в основном северо-западные и северные ветры.

Для мая свойственно увеличение их повторяемости. В летний период преобладают юго-восточные ветры (30–35%). Их средняя скорость в это время уменьшается и составляет около 4 м/с. Осенью в районе Авачинской губы она не превышает 5–8 м/с. Максимальные скорости ветра во время циклонов могут достигать 40 м/с (Кацыка, Скрипков, 1965).

В течение года в Авачинской губе преобладает ветровое волнение с высотой волн 0,25 м, его повторяемость летом достигает 79%, а зимой уменьшается до 58%. Значительное волнение с высотой волн 1,5 м бывает при западных, северо-западных и северных ветрах. Осенью повторяемость такого волнения составляет около 2%, в остальное время года – менее 1%. Волны высотой 2,5 м и более наблюдаются редко и преимущественно зимой (Люция ..., 2004).

Температура является одним из наиболее важных экологических факторов, поскольку существенно влияет на протекание фенологических циклов водорослей (Макаров, 1987; Bolton, Luning, 1982). С изменением температуры у них меняется скорость дыхания, фотосинтеза и других метаболических процессов.

Данные рис. 2.1 показывают, что годичный цикл сезонных изменений температурных факторов в Авачинской губе определяется комплексом присущих ей особенностей. Ранневесеннее изменение температуры приходится на конец марта – апрель, когда получаемое из атмосферы тепло распределяется по всей водной толще губы достаточно равномерно. Весенние изменения, приходящиеся на май – июнь, характеризуются нарастанием температуры в поверхностном слое воды. Этому способствует постепенное ухудшение условий перемешивания, связанное с прогрессирующим распреснением губы тальными водами и уменьшением деятельности ветра.

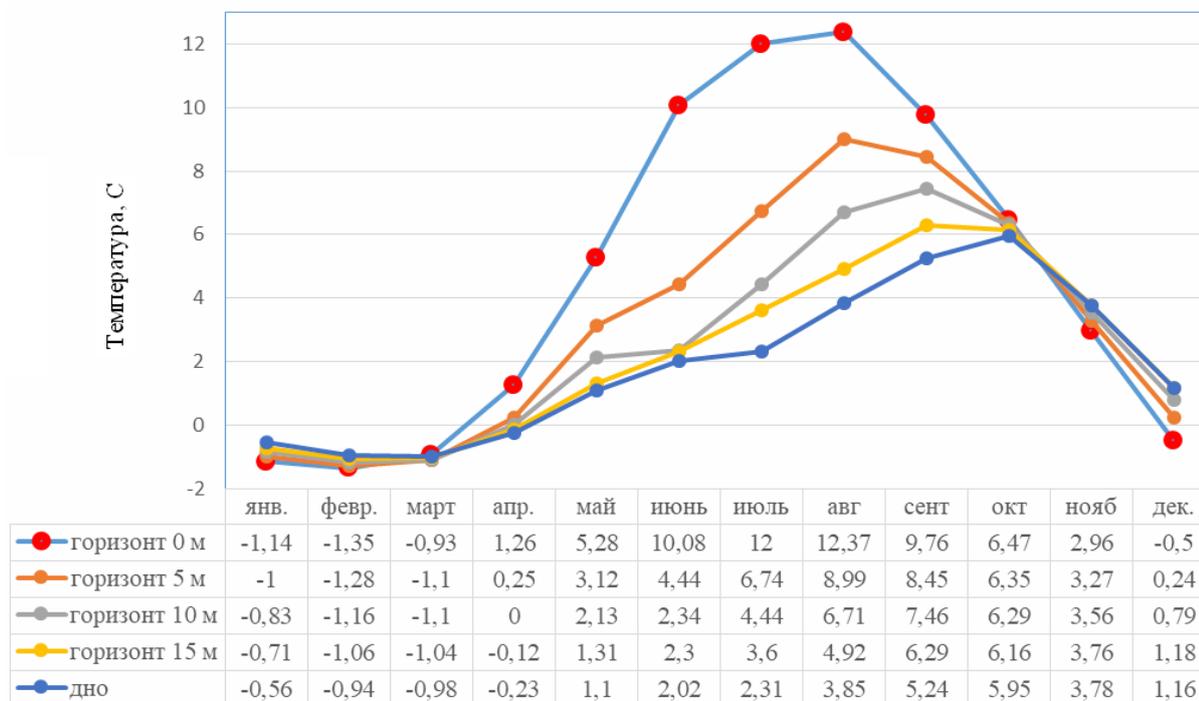


Рис. 2.1. Средняя месячная многолетняя температура Авачинской губы (по данным УКГМС)

Летние (июль – август) пространственные изменения температуры незначительны: от 11,5°C в горле губы до 13,5°C в ее центральной части. Зимняя (декабрь – март) минимальная температура воды приходится на февраль – март. Она составляет минус 1,14 – минус 1,35°C и носит длительный характер. За этот период водоем теряет еще 10–15%

оставшегося после осеннего выхолаживания тепла. Этот процесс прекращается при заметном увеличении длины дня, когда поверхность губы начинает интенсивно поглощать солнечное тепло.

Климатические особенности Авачинской губы определяют существование здесь достаточно суровой ледовой обстановки, оказывающей отрицательное влияние на развитие водорослей-макрофитов, особенно живущих в средних горизонтах литорали (Кузнецов, 1948; Савоськин, 1967; Камнев, 1989; и др.). Водные растения, произрастающие на глубинах 0–0,5 м, испытывают не только истирающее воздействие льда, но и вмерзание в его толщу. Для водорослей, обитающих в нижних горизонтах литорали, ледовый покров заметно меняет световое довольствие, гидрологические и гидрохимические условия (Звалинский и др., 1978; Возжинская, Камнев, 1994; Кашутин и др., 2018; Dring, Brown, 1982; Gendron, 1985; и др.).

Авторами выполнен многолетний анализ данных по льдообразованию, собранных для Авачинской губы с 1929 по 2018 гг. Он показывает, что в этом районе выделяется несколько участков побережья, различающихся сроками появления и исчезновения льда, мощностью ледового покрова и его качественными характеристиками (табл. 2.1).

Первый лед в губе появляется в начале ноября в мелководных районах и предустьевой части р. Авача. В дальнейшем он распространяется на мелководные участки прибрежной зоны. В период с декабря по январь лед появляется в открытой части губы и в неизменном виде сохраняется здесь не более 2–3 дней. По сравнению с открытыми участками побережья губы устойчивое льдообразование происходит в бухтах Крашенинникова, Раковая, Бабья, Петропавловский Ковш и Богатыревка.

Таблица 2.1

Сроки появления и исчезновения льда по районам Авачинской губы (по данным УКГМС)

Район	Первое появление льда в губе			Полное очищение губы от льда		
	Раннее	Позднее	В среднем	Раннее	Позднее	В среднем
Центральная часть губы	27,10	14,12	21,11	21,03	24,05	20,04
Бухта Крашенинникова	24,10	01,12	09,11	13,05	27,05	22,05
Бухта Завойко	23,10	06,12	11,11	13,04	10,06	14,05
Бухта Петропавловский Ковш	16,10	15,11	06,11	19,03	21,05	30,04
Бухта Сероглазка – р-н СРМЗ	27,10	03,11	30,10	21,03	02,04	27,03
Горло губы	21,11	31,12	06,12	05,03	16,05	07,04

Для Авачинской губы характерны неправильные полусуточные приливы с сильно выраженным суточным неравенством полных вод, имеющих небольшие колебания по высоте (Богданов, 1962). Зимой и летом наблюдается большое суточное неравенство высот соседних полных вод, причем амплитуда прилива при этом мала, не превышает 80–85 см (Березовская, 1999). Максимальная высота приливов приходится на апрель – июнь. Средняя продолжительность стояния полных вод составляет около 14 часов. Наибольшая амплитуда прилива достигает 160–180 см.

Разница между сизигийными и квадратурными высотами в весенне-летнее время резко выражена. Максимальные отливы в этот период приходятся на утренние и дневные часы. Большую часть сизигийного периода они не доходят до нуля глубины только на 20–30 см. Во время кратких периодов смены полусуточных приливов на суточные продолжительность осушения литорали достигает 10 часов. С августа по октябрь периоды больших сизигийных отливов смещаются на послеобеденное и вечернее время, а осенью – на ночные часы. Приведенные выше данные показывают, что в верхнем и нижнем горизонтах литорали в теплое время года *F. distichus* испытывает сильное иссушение и значительную инсоляцию, в холодное – сильное промораживание.

Дно Авачинской губы представлено подводными абразиционно-аккумулятивными террасами нескольких уровней с тыловыми швами до глубины 25 м, с вложенными в них частично замытыми речными долинами (Мартыненко, 1991; Дитмар, 2009). Подводные террасы и их склоны со стороны городской черты представлены первой от уреза воды полого-наклонной поверхностью с бровкой на глубине 5 м. Она обрывается подводным склоном на глубинах от 7 до 12 м. У городского берега в ряде мест илы доходят до глубин 14–21 м. Г. Н. Чуян с соавторами (2001) связывает это с антропогенным влиянием.

Весьма интересной особенностью донного рельефа губы является узкая впадина (ширина порядка 50–60 м, глубина до 23 м), находящаяся в непосредственной близости от мыса Сигнальный. Ее крутые борта (угол падения склона порядка 40°) и особенно отсутствие рыхлых осадков на склонах и дне впадины позволяют предположить, что она связана с ядром антиклинали (Селивёрстов, 1977).

На гидрологические и гидрохимические характеристики Авачинской губы существенное влияние оказывает речной сток. Он во многом определяет солевой баланс, формирует термоклиновую структуру, конвенционную циркуляцию водных масс и другие характеристики. В северо-западную часть Авачинской губы впадают две большие реки – Авача и Паратунка. Они дают около 86% общего стока (Ресурсы ..., 1973). Река Авача является основной питающей губу рекой. Во время весенне-летнего половодья, когда проходит 50–70% всего ее стока, она имеет преимущественно снеговое питание (Пармузин, 1967), в то время как основной зимний сток обеспечивают грунтовые воды. Их вклад в общий сток этой реки достигает 25% (Крохин, 1965). Гидрологические характеристики второй по величине реки Паратунка, впадающей в губу, практически не отличаются от таковых реки Авача (Березовская, 1999).

Многие исследователи считают, что движение воды является основным фактором, определяющим рост и распределение водорослей (Ковардаков, 1983; Conover, 1964). Это связано с тем, что в местах с высокой подвижностью воды они лучше обеспечиваются питательными веществами.

Основными слагающими суммарного течения в губе являются приливы и отливы. При рассмотрении схем сезонных течений, представленных в работах разных авторов (Бажанов, 1943; Березовская, 1999; Потапов, 2014), можно отметить их сложный вихревой характер. Главной причиной существования постоянных течений в губе является избыток вливаемой в нее реками и ручьями пресной воды. Отливные течения губы движутся с северо-запада на юго-восток, от дельты рек Авача и Паратунка к горлу. В горле скорость тока воды увеличивается. Здесь, особенно во время отлива, течение захватывает всю толщу воды. Менее интенсивно оно в придонном слое, чем в поверхностном. Смена приливного течения на отливное не влечет за собой сильного смешения прибрежных вод в районе от бухты Моховая до мыса Сигнальный.

Прозрачность Авачинской губы имеет явно выраженный годовой ход, достигая в среднем 4–5 м в зимний период (декабрь – март) и 2,5–3 м в весенний и летний (май – сентябрь). Высокая прозрачность воды в губе наблюдается с декабря по март. Она обусловливается в основном слабым развитием планктона и меньшим, чем в теплую половину года, выносом взвешенного материала. Весеннее уменьшение прозрачности начинается с апреля и обусловлено паводком рек Авача и Паратунка и бурным развитием фитопланктона. Следует отметить, что минимум прозрачности наступает одновременно с минимумом солености и на месяц позже максимума расхода рек.

Между состоянием водорослей и средой обитания существует тесная взаимосвязь (Витюк, 1983; Gagne et al.; 1982; Yarish et al., 1990; и др.). Глубокое знание гидрохимического режима и его сезонных изменений во многом способствует пониманию биологии развития водорослей (Коренников, 1982; Ключкова, 1998; Ключкова, Березовская, 2001; и др.). Ниже дано описание гидрохимического режима губы. Оно основано на данных В. А. Березовской (1999), Н. Г. Ключковой, В. А. Березовской (2001), В. В. Потапова, С. В. Мурадова (2014), а также на годовых отчетах Камчатского УКГС за 2009–2017 гг.

Авачинская губа, как было указано выше, характеризуется сложным комплексом поверхностных течений, которые в значительной степени влияют на ее гидрохимию. Из множества гидрохимических характеристик авторами рассмотрены только наиболее важные – соленость, содержание растворенного в воде кислорода, нитратного азота и минерального фосфора.

Соленость является одной из основных гидрохимических характеристик, влияющих на жизнедеятельность морских водорослей (Калугина-Гутник, 1975; Камнев, 1989; Dring, Brown, 1982; и др.). В Авачинской губе соленость имеет заметные сезонные изменения. В апреле ее показатели в поверхностном слое воды превышают 30‰, а на глубинах 4 и 14 м – 31 и 32‰ соответственно. В июне, июле наиболее распреснены воды северо-западной части губы, куда впадают реки Авача и Паратунка. Во время весеннего паводка распреснение поверхностных вод губы достигает минимума – 15,64‰. Пресная речная вода протекает в основном вдоль западного побережья губы, поэтому соленость вод здесь значительно ниже, чем у восточного берега. У юго-восточного побережья распреснение происходит в основном за счет берегового стока во время таяния снегов, обильных осадков и стока ручьев. С сентября по декабрь соленость поверхностных слоев повышается до 25‰. В январе – марте она во всей толще вод Авачинской губы наибольшая. Своего максимума, 31,46‰, соленость достигает в январе.

Кислород является весьма подвижным и химически активным компонентом. Его присутствие в морской воде необходимо для существования большинства организмов. Кислородный режим Авачинской губы достаточно изменчив во времени и пространстве. В поверхностном слое воды содержание растворенного кислорода меняется от 3,85 до 13,07 мл/л, в придонных слоях – от 1,27 до 11,62 мл/л. Весной его содержание резко возрастает и достигает 120–130% насыщения в поверхностном слое, в летний период уменьшается до 115–120% насыщения. Наибольший дефицит кислорода в придонных слоях наблюдается в центре губы и у западного берега (43–57% насыщения).

Осенью концентрация кислорода в поверхностном слое вновь возрастает. В придонных слоях его дефицит сохраняется. В зимний период степень насыщения кислородом стабильна. У поверхности она составляет 93–95% насыщения, а в придонных слоях – 85–87%.

Нитратный азот в Авачинской губе подвержен сезонным колебаниям. Его концентрация изменяется от 8,50 мкг-атом/л до аналитического нуля. Ранней весной в ее прибрежных районах минимальные концентрации нитратного азота наблюдаются в поверхностном слое и составляют 1,7 мкг-атом/л. Максимальные концентрации этого показателя в поверхностном слое воды, как правило, регистрируются ранней весной и поздней осенью.

Фосфор в морской воде встречается в органической и минеральной формах. Он является одним из основных биогенных элементов, лимитирующих развитие биоты. В вертикальном распределении в зависимости от времени года и района фосфор довольно точно повторяет картину концентрации нитратного азота в Авачинской губе. В поверхностном слое его содержание колеблется от 0,1 до 4,6 мкг-атом/л, на глубине – от 0,2 до 5,2 мкг-атом/л. В наиболее загрязненных районах его концентрация достигает 11,2 мкг-атом/л (Клочкова, Березовская, 2001). Для фосфора, как и для азота, главную роль в распределении по акватории губы играет речной сток (Березовская, 1988, 1999).

С уменьшением летнего речного стока концентрация фосфора падает. Осенью наблюдается ее увеличение по всей акватории губы, особенно в приустьевых участках. По данным В. А. Березовской (1999), концентрация минерального фосфора заметно увеличивается в ноябре, особенно на приустьевых участках: до 3,91 мкг-атом/л у реки Авача и 3,29 мкг-атом/л у мыса Казак. В центре губы она составляет 2,81 мкг-атом/л, в воротах губы – 2,13 мкг-атом/л. В Авачинском заливе она в это время достигает 1,81 мкг-атом/л. Проведенные В. В. Березовской (1999) исследования показали, что неравномерность распределения минерального фосфора по акватории губы проявляется круглогодично и не ограничивается только половодьем.

Нефть и нефтепродукты являются главными загрязнителями акватории Авачинской губы. Основные источники загрязнения – порты, судоремонтные предприятия, суда, нефтебазы, сточные воды и др. (Березовская, Ключкова, 1998; Копылов, Павлова, 1998). Среднегодовое содержание растворенных нефтяных углеводородов в 2017 г. в водах Авачинской губы достигло 2,8 ПДК. Загрязнение морских вод нефтепродуктами отмечалось с мая по сентябрь, но наибольшим оно было в мае (7,6 ПДК в среднем по толще), особенно в бухтах Моховая и Крашенинникова, в центральной части Авачинской губы и на выходе из нее. Годовой максимум (14,8 ПДК) был зафиксирован в акватории Петропавловского судоремонтного завода на поверхности. Концентрации нефтепродуктов, превышающие норму, отмечались в 78% всех отобранных проб, что в два раза выше показателей 2016 г.

Сброс сточных вод в Авачинскую губу является основным фактором загрязнения морской акватории. Их поступление в Авачинскую губу только через 49 выпусков достигает почти 15 млн м<sup>3</sup> в год. Сброс сточных вод еще с 20 бесхозных выпусков (Кашутин и др., 2019) при этом неизвестен. Общее количество загрязняющих веществ в сточных водах за 2016 г. относительно 2013 г. уменьшилось с 60 904,37 тонн до 52 749,04 тонн, т. е. на 13,4%. Уменьшение более чем на 10% отмечается практически по всем основным сбрасываемым загрязняющим веществам.

К факторам загрязнения морских вод можно отнести большое количество затопленных судов. По данным отдела по надзору на море по Камчатскому краю и Чукотскому автономному округу Тихоокеанского морского управления Росприроднадзора по состоянию на 01.01.2016 г. в Авачинской губе находилось более 60 затопленных кораблей, судов и их фрагментов. Наибольшее их количество – в бухтах Южная, Крашенинникова, Сельдевая и в акватории внутренней части губы в районе мыса Санникова (Доклад об экологической ситуации ..., 2015). Учитывая тот факт, что полное обследование Авачинской губы в этом отношении не осуществлялось, можно предположить, что в затопленном состоянии находятся и другие неучтенные объекты.

Результат расчета индекса загрязненности вод (ИЗВ), полученный на основе осредненных концентраций приоритетных для морских вод загрязняющих веществ (фенолы, детергенты, нефтепродукты) и растворенного в воде кислорода, показал, что в 2016 г. вследствие роста содержания в ней загрязняющих веществ, особенно нефтепродуктов (от 1,4 до 2,8 ПДК), ИЗВ увеличился на 50% и воде был присвоен V класс качества – грязные (Доклад об экологической ситуации ..., 2018).

Ниже приведена характеристика мест отбора проб фукуса, расположенных у восточного побережья Авачинской губы. На них с апреля 2016 г. по ноябрь 2019 г. была собрана основная часть количественных и качественных проб и проведены наблюдения за развитием меченых растений.

В ходе авторских исследований в Авачинской губе были выделены семь мест масового произрастания *F. distichus*. Эти участки различаются очертаниями береговой линии, грунтами, гидрологическими и гидрохимическими характеристиками. Их расположение показано на рис. 2.2. Ниже приведено их описание.



Рис. 2.2. Карта-схема расположения у восточного побережья Авачинской губы мест проведения исследований:  
1 – бухта Сероглазка;  
2 – судоремонтный завод;  
3 – бухта Петропавловский Ковш;  
4 – мыс Санникова;  
5 – бухта Завойко;  
6 – мыс Восточный; 7 – мыс Маячный  
(по Кашутину с соавторами, 2018)

*Район 1* расположен в бухте Сероглазка. Здесь распространены смешанные грунты: одиночно разбросанные валуны, обломочный камень, щебень и песок. Около 80% площади литорали заняты подвижными песчаными, галечно-песчаными грунтами и отдельными валунами. В нижнем ее горизонте, на каменистых и скальных грунтах фукус имеет хорошо выраженное поясное распределение, покрытие которого может достигать 60–70%. Стоит отметить, что большая часть побережья занята подвижными грунтами, на которых фукус отсутствует.

*Район 2*, участок берега около судоремонтного завода (СРМЗ), расположенного у основания сопки Мишенная. Литораль здесь преимущественно каменисто-валунная, протяженность полосы неподвижных жестких грунтов составляет 370 м. Фукус образует плотные заросли и формирует достаточно широкий пояс. На галечно-песчаных грунтах он отмечен небольшими куртинами и единичными растениями.

*Район 3* расположен в бухте Петропавловский Ковш. Грунты здесь претерпели антропогенную трансформацию, главным образом сильное заиление, берега и дно бухты загрязнены промышленным и бытовым мусором. Заросли фукуса здесь приурочены к антропогенным субстратам: обломкам древесины, бетонным плитам, канатам, крышкам автомобилей, а также к щеткам мидий. Однако в Петропавловском Ковше водоросли легко срываются с ракушечника волнами кильватерных следов базирующихся там судов.

*Район 4* – участок литоральной зоны у мыса Санникова. Здесь грунты представляют собой смесь песка, щебня, отдельных разбросанных камней и каменных глыб, промышленного и бытового мусора. Достаточно распространены здесь скалистые и смешанные мелко- и крупновалунные грунты. Именно на них формируются плотные поселения фукуса.

*Район 5*, бухта Завойко, имеет форму подковы. В ее юго-западной части располагается плоская скала, сложенная породами вулканического происхождения. От скалы к западу хаотично разбросаны невысокие плоские валуны, на которых в весенне-осенний период хорошо развивается фукус.

Литоральная зона у мыса Восточный, *район 6*, – умеренно-прибойная. Ее верхний горизонт сложен песками, средний и нижний – валунно-глыбовыми россыпями, протяженность которых составляет около 300 м. Для этого района характерны нависающие скальные прижимы 30–75 м высоты, имеющие дальнейшее постепенное понижение. Фукус здесь представлен небольшими куртинами и единичными растениями, произрастающими на глыбах и валунах в нижнем горизонте литорали. Крупные волны здесь гасятся малыми глубинами, поэтому гидродинамическая нагрузка у мыса Восточный меньше, чем у открытых морских побережий.

*Район 7* расположен у мыса Маячный. Береговой пляж здесь узкий, преимущественно каменисто-валунный. Вдоль береговой черты рассеяно большое количество камней, осушаемых во время отлива. Протяженность пляжной полосы не более 200–250 м. Она прерывается высокими обрывистыми отрицательно склоненными скалами. В их подножии имеются желоба и ниши, выработанные морским прибоем. Из-за многократного отражения приливных волн о скалы возникают сложные турбулентные потоки. По этой причине на валунах, разбросанных вдоль пляжной зоны, заросли *F. distichus* представлены небольшими куртинами, которые во время осенних штормов срываются и уносятся в море.

Проведенное авторами в течение 2016–2017 гг. изучение гидрологического режима прибрежных вод в зоне от уреза воды до глубин 0,8–1 м показало, что в течение года сезонные изменения температуры воды в районах исследования подчинены общим закономерностям. Они имеют знакопеременные значения, меняются от  $-1,9^{\circ}\text{C}$  до  $+18,99^{\circ}\text{C}$  (рис. 2.3).

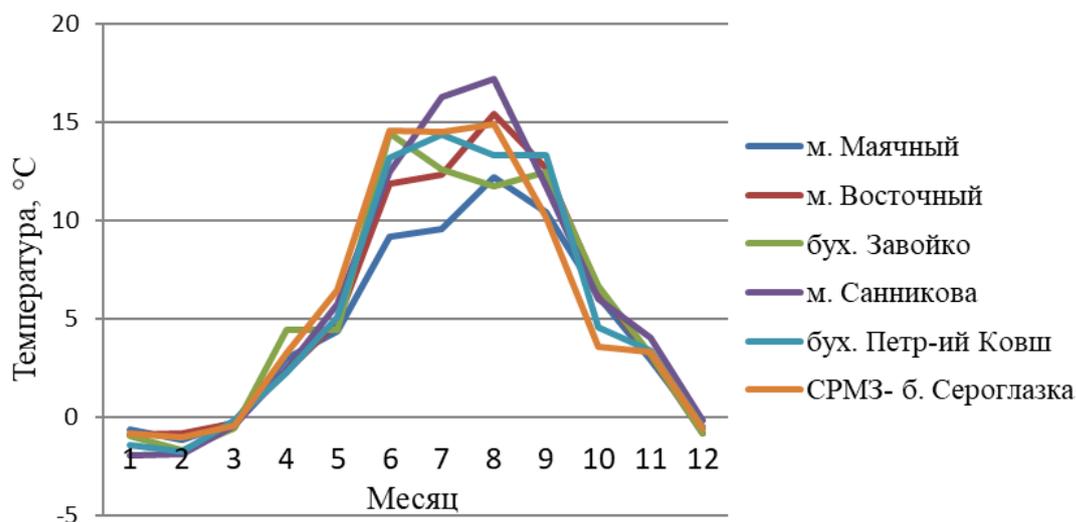


Рис. 2.3. Средние за период 2016–2019 гг. показатели среднемесячной температуры в поверхностном слое воды на глубинах до 1 м в разных районах исследования

Из приведенных на графиках данных видно, что диапазон изменения температуры поверхностных вод в весенний период, несмотря на повсеместный прогрев, практически невелик и составляет  $+3,38^{\circ}\text{C}$ . В летний период ясно прослеживается слой относительно теплой воды с температурой, постепенно повышающейся от минимального значения  $+8,15^{\circ}\text{C}$  до максимального  $+18,99^{\circ}\text{C}$ . Летом во все годы исследования ход изменения температур прибрежных вод на всех полигонах оставался однообразным. Максимальный ее показатель,  $+14,86^{\circ}\text{C}$ , был отмечен в июле.

Соленость прибрежных вод на выбранных участках 1–7 изменялась в широких пределах. В период паводков и речного половодья она уменьшалась с  $34,43\%$  до минимального за период исследования значения –  $6,33\%$  (рис. 2.4).

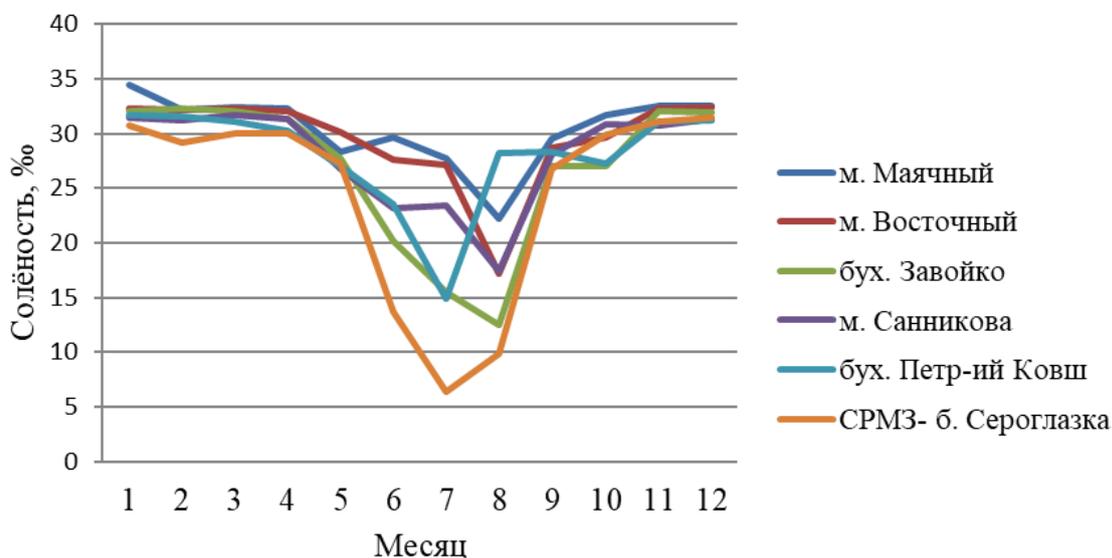


Рис. 2.4. Средние за период 2016–2019 гг. показатели среднемесячной солености в поверхностном слое воды на глубинах до 1 м в районах исследования

Среднее значение солености прибрежных вод с конца мая по начало сентября составило  $26,44\%$ . Ранней весной и поздней осенью она уже не опускалась ниже  $32,41\%$ .

Значение водородного показателя (рН) в воде в течение всего периода наблюдений менялось от  $5,14$  до  $7,85$  и составило в среднем  $6,12$  (рис. 2.5).

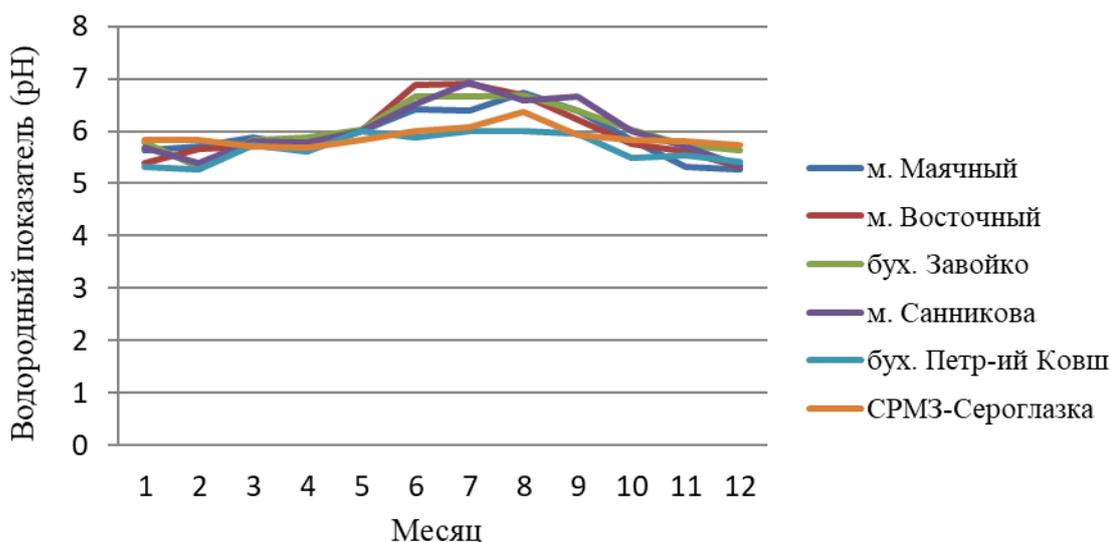


Рис. 2.5. Средние за период 2016–2019 гг. показатели среднемесячной (рН) в поверхностном слое воды на глубинах до 1 м в районах исследования

В зимний период изменения рН в поверхностных водах были незначительными (от 5,96 до 6,09). Наиболее повторяющиеся значения колебались от 6,07 до 6,08. Минимальные значения рН (5,08) отмечались в 2016 г. осенью у мыса Маячный. В летний период рН поверхностных вод в разных районах изменяется незначительно: от 5,79 до 5,82. К осени в поверхностных водах происходит дальнейшее снижение рН до 5,08–5,12, что является следствием нескольких факторов. К наиболее значимым из них можно отнести уменьшение температуры воды (рис. 2.3), приводящее к поглощению  $\text{CO}_2$ , ослаблению интенсивности развития фитопланктона, а также окислению органических веществ.

На основании вышеизложенного можно утверждать, что Авачинская губа по морфологическому строению, гидрологическому режиму и характеру осадконакопления относится скорее к типичным лагунам, нежели к подлинно морским заливам. Условия произрастания *F. distichus* в ее разных районах отличаются.

### Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для изучения биологии развития *F. distichus* были использованы материалы, собранные в разных районах Авачинского залива, главным образом в Авачинской губе в период 2016–2020 гг. Анатомо-морфологическое строение и раннее развитие фукуса от зигот до видимых невооруженным глазом проростков изучали в лабораторных условиях. Там же для изучения размножения этого вида и влияния на его рост и развитие важнейших экологических факторов, регулирующих его фенологическое развитие, следили за изменением в искусственной среде во времени его эмбрионов и взрослых растений. В ряде случаев для изучения влияния экологических факторов на его развитие, морфогенез, воспроизводство и расселение вели наблюдения и эксперименты в полевых условиях.

Для осуществления регулярных наблюдений за состоянием зарослей фукуса и их развитием в определенных экологических условиях на восточном побережье Авачинской губы были выбраны семь участков с разными биономическими типами побережья и разным уровнем антропогенного загрязнения. Их местоположение приведено на рис. 2.2 (глава 2). В той же главе дано их описание. К каждому из участков берега, кроме мысов Восточный и Маячный, авторы имели круглогодичный доступ. При этом собранный в районах исследований материал в течение 1–1,5 часа мог быть доставлен в лабораторию и подвергнут камеральной обработке.

Пробы фукуса в бухтах Сероглазка, СРМЗ, Петропавловский Ковш, на мысе Санникова и в бухте Завойко отбирали с декабря по апрель три раза в месяц, на мысах Восточный и Маячный – два раза в месяц. Собранные растения упаковывали в полиэтиленовые мешки или небольшие пластмассовые емкости с морской водой, снабжали этикеткой с указанием на ней даты и места сбора и доставляли в лабораторию. Материал в течение всей камеральной обработки хранили в холодильнике при температуре не выше 4°C и использовали для изучения морфологической изменчивости, анатомического строения, разработки метода визуального определения стадий зрелости концептакулов, а также для проведения лабораторных экспериментов. Часть разновозрастных образцов подвергали гербаризации. Для определения степени фертильности рецептакулов у отдельных образцов в ходе обработки материала изготавливали временные препараты.

В ходе камеральной обработки материала собранные растения фукуса разделяли на разновозрастные группы по числу дихотомических ветвей, полагая, что они начали свое развитие от зигот, осевших в разное время. Отметим, что обычно выборки включали образцы, имевшие не более 10 дихотомических ветвлений. Далее у представителей каждой группы измеряли высоту. Каждый образец после измерения взвешивали на электронных весах.

Анатомическому исследованию было подвергнуто более 800 растений, из более 6000 образцов, собранных на разных полигонах и подвергавшихся морфометрической обработке. Результаты измерений размеров вегетативных и генеративных клеток и внутренних структур заносили в электронную базу данных для последующей статистической обработки.

О стадии зрелости половых продуктов судили по данным изучения гистологических препаратов – продольных и поперечных срезов свежесобранных рецептакулов. Их изготавливали с помощью лезвия безопасной бритвы на предметном стекле. Тонкие срезы от 6 до 10 мкм толщины получали с помощью криостат-микротомы Starlet 2212 (Bright, UK). Для микроскопирования препаратов использовали микроскоп Olympus SZX10 (Olympus, Japan), оснащенный цифровой фотокамерой Olympus DP27. Для наблюдений за состоянием созревания вегетативных и генеративных тканей, положенных в основу написания главы 4, а также для изучения развития эмбриональных и микроскопических

стадий, использовали обычный и инвертированный микроскопы Olympus BX53 и Olympus IX73 (Olympus, Japan). Для фотодокументирования изображений, отражающих развитие концептакулов, использовали цифровую фотокамеру Olympus DP73 с программным обеспечением CellSens Standard (Olympus, Japan).

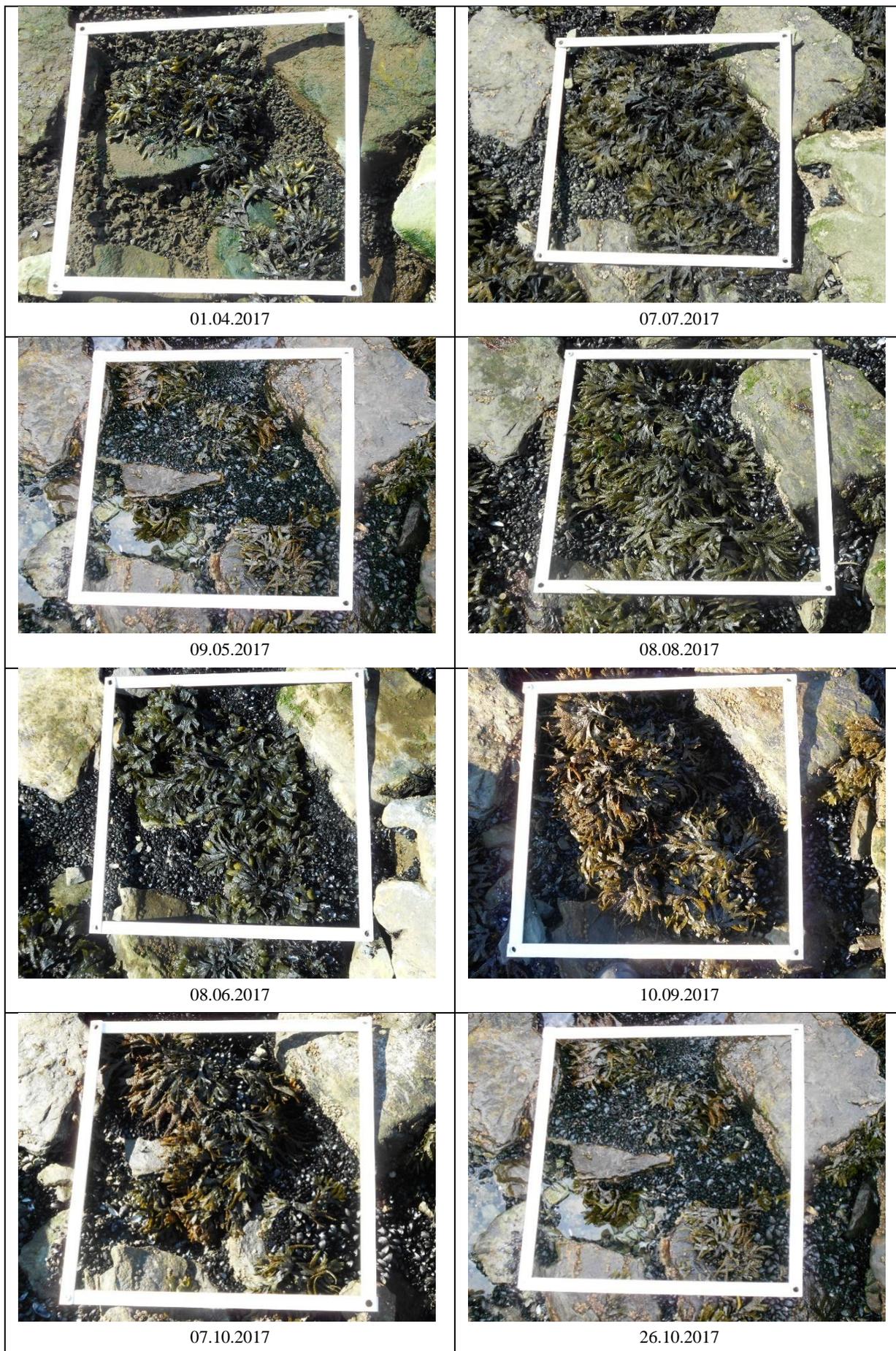
В ходе сбора проб фукуса во всех районах наблюдений непосредственно у берега измеряли температуру ( $T$ , °C) поверхностного слоя воды, растворенный кислород (DO, мг/л), водородный показатель (pH) и соленость (Sal, ‰). Для этого использовали портативный профилограф параметров среды RINKO-AAQ171 (JFE Advantech Co., Япония). Работу с прибором вели с берега, погружая его на глубину 30–80 см. Данные по температуре воздуха, длине светового дня и облачности брали на сайте [www.gismeteo.ru](http://www.gismeteo.ru). На основе данных Интернета определяли средние за декаду показатели температуры, осадков, которые затем использовали для анализа изменения климатических факторов в период проведения исследований.

В ходе изучения влияния ледового покрова на развитие фукуса и механизмов его расселения на каждом выбранном полигоне определяли сезонную и межгодовую флуктуацию площадей, в пределах которой встречается фукус. Во всех случаях это были заросли фукуса в среднем и нижнем горизонтах литорали. Площадь, занятую фукусом, определяли как произведение длины участка, на которой встречались хотя бы его единичные слоевища, и его ширины. Последнюю определяли с учетом вертикального распространения изучаемого вида. Анализ этих данных позволил судить о популяционном развитии фукуса, особенностях его пространственного размещения, радиусе рассеивания оплодотворенных зигот, успехе воспроизводства этого вида и освоении им пространства.

При определении протяженности участка распространения фукуса плотность зарослей не учитывали. Для измерения длины и ширины полосы берега, в пределах которой встречались даже единичные кустики и небольшие куртины водорослей, использовали шагомер (ШМ-33). В связи с неровностью рельефа реальная площадь участка побережья была, безусловно, больше, чем рассчитанная нами. Однако неровности рельефа не принимались во внимание, и за площадь распространения фукуса принимали площадь покрывающего ее водного зеркала, поскольку именно она реально отражала площадь, в пределах которой был дрейф зигот фукуса и фрагментов его слоевищ.

Описание распределения фукуса в районе исследования сопровождали фотосъемкой одних и тех же мест сбора материала. Для этого использовали фотоаппарат (COOLPX S3100). В качестве таких мест обычно выбирали крупные приметные камни, не меняющие местоположения под действием сильного волнения. В осенний период из-за поднятия ноля глубины и уменьшения амплитуды приливов большинство регулярно фотографируемых мест постоянно находились под водой. В связи с отсутствием подводной видеокамеры фотосъемку растительности этих участков не проводили. Полученные видеоизображения участков дна поступали в электронную базу данных для последующего сравнительного анализа. Данные обработки фотоизображений заносили в таблицы и с их помощью проводили сравнительный анализ сезонных изменений состояния фукусовых сообществ в разных районах. Одна из таких таблиц, отражающая изменение сообщества фукуса в бухте Завойко, приведена на рис. 3.1.

Для изучения морфогенетического развития фукуса, определения фенологического развития и скорости появления новых дихотомических ветвлений были проведены полевые наблюдения за ростом разновозрастных меченых растений. Общая площадь зарослей фукуса, на которой выбирались растения для мечения, составляла 2–4 м<sup>2</sup>. Эти исследования вели ежегодно с 2017 по 2019 гг. с апреля по декабрь включительно практически весь период, пока меченые образцы не были покрыты льдом и снегом. За начальное время появления льда на полигоне принимали время образования там полосы неподвижного льда, состоящего из плавающей ледяной кашицы (ниласа) или тонких корочек льда (молодика).



*Рис. 3.1. Изменение внешнего вида зарослей фукуса в бухте Завойко в период с 01.04.2017 по 26.10.2017 г.*

Началом схода льда считали частичный взлом ледового припая, вызванный динамической деформацией его прикромочной зоны.

Мечение образцов проводили на разных участках берега: в бухте Сероглазка (район I), у территории насыпной дамбы, расположенной рядом с судоремонтным заводом, – СРМЗ (район II), в ктовой части бухты Завойко (район III). К началу экспериментов с мечеными растениями в зарослях фукуса имелись образцы с 1–11 дихотомическими ветвями, но у подавляющего большинства их было не больше семи. Мечению подвергли растения, имевшие от 1 до 5 ветвлений. Их выбирали на участках с достаточно высокой плотностью поселения фукуса и площадью зарослей 2–4 м<sup>2</sup>. Его групповое произрастание служило гарантией лучшей сохранности выбранных для наблюдения растений.

К образцам, выбранным для мечения, прикрепляли пластиковые метки из тонкого гибкого пластического материала белого цвета. Размер меток составлял 1,2×1,2 см. В верхней части пластикового квадрата выжигали небольшое отверстие, через которое пропускали пластмассовый стяжной хомутик. С его помощью вырезанный помеченный квадрат плотно прикрепляли к основанию растения. Для этикетирования меток разновозрастных растений использовали разные обозначения. Проростки с раздвоенной верхушкой обозначали как  $D_1$  (т. е. имеющие одну дихотомию), растения, имеющие 2, 3, 4 и 5 дихотомий – как  $D_2$ ,  $D_3$ ,  $D_4$  и  $D_5$  соответственно. Обозначения возраста растений ( $D_1 \dots D_n$ ) на метках делали водостойким фломастером.

Каждая размерная группа растений  $D_1$ ,  $D_2$ ,  $D_3$ ,  $D_4$  и  $D_5$  была представлена пятью образцами, что, судя по литературным данным, вполне достаточно. Так, в работах отечественных авторов сообщается, что для изучения морфофизиологических особенностей фукусов проводят измерения не более чем у 3–5 растений в каждой размерно-возрастной группе (Малавенда, 2008; Гончарова, Шошина, 2013).

У каждого меченого растения периодически определяли общую длину, количество дихотомических ветвлений, общее количество рецептакулов и степень их фертильности, а также количество отпавших рецептакулов и ветвей, прекративших рост. Измерения линейных размеров фукуса проводили во время сизигийных отливов 1 и 16 апреля, 13 мая, 8 июня, 12 и 28 июля, 8 и 23 августа, 18 сентября, 7 октября. Для этого использовали металлическую линейку, которую прикладывали к измеряемой части растения. С ноября наблюдения проводили один раз в месяц в ночное время, когда растения ненадолго осушались во время отлива. Данные измерений растений записывали на диктофон и после его прослушивания заносили в базу данных. Одно из мест мечения растений в бухте Сероглазка показано на рис. 3.2.

Поскольку фукус характеризуется синхронным ростом ветвей одного и того же порядка, для определения их прироста за период между двумя измерениями у каждого изучаемого образца измеряли по 5–8 ветвей каждого порядка и затем определяли средние показатели их длины. В ходе проведения измерений у меченых растений возрастных групп  $D_1 - D_5$  определяли длину ветвей каждого порядка ( $L_1 \dots L_n$ ) и общую длину каждого растения ( $L_{\text{общ}}$ ) (рис. 3.3). Значения последнего показателя использовали для определения месячного и среднесуточного прироста ( $AGR_{\text{сут}}$  и  $AGR_{\text{мес}}$ ) растений в каждой



Рис. 3.2. Меченые растения в бухте Сероглазка (по Каиутину с соавторами, 2019)



Рис. 3.3. Схема линейных размеров *Fucus distichus* (по Кауутину с соавторами, 2019)

в знаменателе формулы учитывали количество суток, прошедших между наблюдениями, в числителе – соответствующие для этого времени значения общей длины меченых образцов. Сравнительный анализ полученных в течение года данных позволил определить у меченых растений сроки наиболее интенсивного линейного роста.

Для более детальной характеристики ростовых процессов, свойственных меченым образцам *F. distichus*, учитывали изменения длины ветвей каждого порядка. У всех возрастных групп фукуса определяли их среднесуточный прирост ( $AGR_{вет}$ , мм/сут). Для этого вычисляли изменение длины ветвей разных порядков за период, прошедший между двумя измерениями по формуле:

$$AGR_{вет} = (L_n)_2 - (L_n)_1 / (t_2 - t_1), \quad (3.2)$$

где  $(L_n)_1$  – начальная длина ветви  $n$ -го порядка;  $(L_n)_2$  – конечная длина ветви  $n$ -го порядка;  $(t_2 - t_1)$  – период времени между конечным и начальным измерением, выраженный в сутках.

Для учета  $AGR_{вет}$  было проведено 1290 измерений растений, принадлежащих к размерным группам  $D_1$  и  $D_2$ , 2570 измерений для групп  $D_3$  и  $D_4$  и 2565 – для  $D_5$ . Общее количество измерений для вычисления  $AGR_{вет}$  превысило 6000.

Для характеристики ростовых процессов у ветвей разных порядков и в целом у растения значения  $AGR_{вет}$  были разделены на четыре группы в соответствии с интенсивностью роста: 1) затухающий рост ( $AGR_{вет}$  от 0,001 до 0,02 мм/сут); 2) слабый рост ( $AGR_{вет}$  от 0,02 до 0,5 мм/сут); 3) активный рост ( $AGR_{вет}$  от 0,5 до 0,8 мм/сут); 4) интенсивный рост ( $AGR_{вет}$  более 0,8 мм/сут). Статистическую обработку полученных данных по среднему месячному и среднесуточному приросту ветвей и построение графиков выполняли с использованием стандартной программы Microsoft Office Excel 2013.

В связи с тем, что в природных условиях влияние температуры на развитие фукуса из-за ее постоянных колебаний определить достаточно сложно, авторами данной работы были проведены лабораторные исследования, позволившие выявить особенности развития фукуса при постоянной низкой температуре 4°C и световом режиме, имитирующем осеннее, зимнее и ранневесеннее время.

Для этого в нижнем горизонте литорали бухты Сероглазка 06.11.2018 г. были взяты два прикрепленных к камням кустика *F. distichus*. Один из них имел восемь дихотомических ветвлений, другой – семь. Оба кустика вместе с субстратом были помещены в пластмассовый контейнер с взятой здесь же морской водой и доставлены в лабораторию. Там после измерения и фотографирования их поместили в двенадцатилитровый аквариум с морской водой, а сам аквариум поставили в инкубационную камеру.

размерной группе. Размерность этих показателей вычисляли с помощью следующей формулы:

$$AGR = (L_{общ})_2 - (L_{общ})_1 / (t_2 - t_1), \quad (3.1)$$

где  $(L_{общ})_1$  – начальная общая длина растения;  $(L_{общ})_2$  – конечная общая длина растения;  $(t_2 - t_1)$  – период времени, прошедший между двумя измерениями, выраженный в сутках для  $AGR_{сут}$  и в месяцах для  $AGR_{мес}$ .

Указанную выше формулу использовали также для определения среднемесячной скорости роста ( $AGR_{мес}$ , мм/мес) растений за определенный период наблюдений. Для этого

Влияние переменной солености на развитие зигот *F. distichus* в природных условиях проследить не представлялось возможным, поэтому изучение развития зигот было проведено в лабораторных условиях. Маточные растения фукуса собирали в среднем и нижнем горизонтах литоральной зоны бухты Сероглазка. Они представляли собой дихотомически разветвленные кустики, общие линейные размеры которых варьировали от 18 до 24 см. Это были растения второго года жизни. Апикальные ветви у всех образцов, взятых для стимулирования созревания и выхода зигот, были фертильными и имели рецептакулы с хорошо развитыми органами полового размножения фертильностью  $\Phi_4 - \Phi_5$ .

Для получения зигот фукуса использовали метод, разработанный японскими альгологами (Wakana, Abe, 1992; Motomura, 1994) с некоторыми изменениями. Для этого отделенные от слоевища рецептакулы промывали в автоклавированной морской воде и переносили в стеклянные чашки Петри размером 9,5×1,5 см. Их помещали на 15–20 часов в инкубационную камеру, в которой поддерживались непрерывное люминесцентное освещение  $30 \text{ мкмоль} \cdot \text{фотон} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  и температура 10°C. После этого рецептакулы содержали несколько часов в темноте при той же температуре. Далее в чашки Петри с обсушенными рецептакулами наливали питательную IMR-среду для культивирования. Она была составлена согласно прописи, приведенной в работе Т. А. Ключковой с соавторами (Klochkova et al., 2006).

Для подготовки культуральной IMR-среды использовали дистиллированную воду. В 1 л воды добавляли соли: 50 мг  $\text{NaNO}_3$ ; 6,8 мг  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , а также 1 мл раствора микроэлементов (1 г  $\text{FeCl}_3$ ; 0,62 г  $\text{MnSO}_4$ ; 0,25 г  $\text{ZnSO}_4$ ; 0,13 г  $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ; 0,4 мг  $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ ; 4 мг  $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ ; 6 г EDTA и 1 л  $\text{ddH}_2\text{O}$ ) и 0,1 мл раствора витаминов, необходимых для нормального развития зигот (10 мг тиамина; 0,1 мг цианокабаламина; 0,1 мг биотина и 100 мл  $\text{ddH}_2\text{O}$ ). Для подавления развития диатомовых водорослей и бактерий в культурах фукуса к IMR-среде добавляли растворы  $\text{GeO}_2$  (1 мг/л) и ампициллина (2 мг/л) соответственно.

Появившиеся после стимулирования рецептакулов зиготы фукуса переносили в четыре пластиковые чашки Петри размером 5,5×1,3 см. Содержащаяся в них IMR-среда имела разную соленость: 32, 20 и 10‰. Четвертая чашка была с нулевой соленостью. Заданные значения солености получали путем разбавления морской воды дистиллированной, конечное содержание соли в средах измеряли с помощью ручного оптического рефрактометра Master-S/Mill M (Atago, Japan). Дно чашек Петри было расчерчено на квадраты 5×5 мм. Для оценки изменения скорости роста зигот через три дня проводили измерение не менее 30 эмбрионов фукуса и меняли питательную среду.

Для изучения сочетанного воздействия на развитие проростков фукуса от стадии двухклеточных эмбрионов до ювенильных растений размером 2 мм низких температур и разного светового довольствия были проведены отдельные лабораторные эксперименты. Исходным материалом для высева зигот и получения эмбрионов послужили фертильные водоросли второго года жизни, собранные 25 декабря 2017 г. и 6 ноября 2018 г. в литоральной зоне бухты Сероглазка.

Оплодотворенные яйцеклетки содержали в чашках Петри. Их размеры составляли 68,5–86,5 мкм. Отсчет времени культивирования проростков вели с момента размещения зигот в чашках Петри. Питательная среда имела соленость 28‰. Ее заменяли через каждые 3–5 дней. Культуры фукуса содержали в трех разных инкубаторах при следующих значениях температуры и фотопериода: 2°C и короткий день (8 ч); 8°C и короткий день (8 ч); 10°C и фотопериод 12 ч света – 12 ч темноты. Интенсивность освещения во всех экспериментах была одинаковой и составляла  $30 \text{ мкмоль} \cdot \text{фотон} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ . Каждую серию экспериментов проводили в трех независимых повторах. Для серий № 1–3 продолжительность культивирования составила 72 дня, в качестве контрольной группы использовали серию № 1.

За общую длину проростка принимали сумму значений длины его ризоидальной и талломической частей, длину гиалиновых волосков не учитывали. Измерения проводили

через каждые 3–5 суток. Объем выборки в каждой культивируемой группе составлял не менее 30 проростков. Полученные значения длины усредняли и высчитывали стандартное отклонение. Абсолютную среднесуточную скорость роста ( $AGR$ , мкм/сут) рассчитывали по представленной выше формуле. Одновременно с измерениями линейных размеров проростков фукуса отмечали стадию их морфогенеза. Таких стадий было выделено четыре: эмбрионы, состоящие из 2–5 клеток (0); одно- и двухслойные эмбрионы с развитым ризоидом, длина которого превышает таковую талломической части (I); проростки с многослойной талломической частью (II); проростки, имеющие гиалиновые волоски (III).

В зимний период, когда температура воды понижается до отрицательных значений и берег покрывается льдом, вести наблюдения за развитием фукуса невозможно. Поэтому для изучения биологии его развития в условиях отрицательных температур были поставлены лабораторные эксперименты.

Слоевница *F. distichus*, за развитием которых велось наблюдение, были собраны 14 декабря 2017 г. на литорали бухты Завойко. Они представляли собой кустики высотой 91–118 мм с 4–7 дихотомическими ветвлениями. Апикальные ветви у всех отобранных растений имели зрелость  $\Phi_0 - \Phi_1$ . В начале эксперимента отобранные образцы были измерены, сфотографированы и помещены в двенадцатилитровую пластмассовую емкость, содержащую морскую воду соленостью 31‰. Она в свою очередь была помещена в холодильную камеру Frostor RV PRO 400 G объемом 6,61 м<sup>3</sup> с контролируемыми условиями. Воду в емкости с фукусом меняли каждые семь дней, принося ее из места сбора экспериментальных образцов. Таким образом, изменения солености в искусственной среде соответствовали таковым в природных условиях.

Изменения светового режима в холодильной камере программировались. В течение суток они повторяли таковые в природной среде. Эксперимент длился 132 дня при следующих значениях температуры и фотопериода: 26 дней при температуре 1,8°C и коротком дне (8 ч света : 16 ч темноты); 35 дней при 1,1°C и продолжительности дня 10 ч; 34 дня при 0,5°C и фотопериоде 12 : 12; 30 суток при температуре 0,2°C и фотопериоде 13 : 11 и, наконец, 20 суток при 1,4°C и фотопериоде 14 : 10.

В ходе наблюдений за состоянием фукуса определяли абсолютную и относительную скорость роста, абсолютный и относительный прирост массы, а также изменения состояния фертильности растений. Каждое растение, за которым вели наблюдение, имело метку.

Для влияния на фукус температурного фактора изучали воздействие низких отрицательных температур (минус 23°C) на его эмбрионы и ювенильные проростки. Для получения зигот фукуса использовали маточные растения, собранные 6 ноября 2018 г. в бухте Сероглазка. Это были второгодние многократно дихотомически разветвленные кустики 16–22 см высоты с 8–11 дихотомическими ветвлениями и множественными рецептакулами, находящимися в разной стадии созревания. Самые зрелые из них были взяты для высева зигот. В течение 7 дней их содержали в культуральной среде при температуре, близкой к нулю градусов, фотопериоде 12 : 12 ч и солености 28‰. Появившиеся в обеих чашках проростки были измерены. Их средняя длина к этому времени достигла 144,5 мкм при абсолютной средней скорости роста ( $AGR_{\text{сут}}$ ) 14,45 мкм/сут.

После этого одну чашку Петри с проростками переместили в морозильную камеру с постоянной температурой минус 23°C и содержали в полной темноте в течение 382 суток. По истечении указанного срока ее содержимое было подвергнуто ступенчатому размораживанию при температуре воздуха 10–21°C. Сразу после этого чашку Петри поместили в инкубатор с температурой 8°C, фотопериодом 8 ч света и 16 ч темноты и интенсивностью освещения 30 мкмоль·фотон·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>. Через каждые семь дней в чашке Петри измеряли по 30–35 проростков, используя для этого прилагаемую к микроскопу компьютерную программу CellSens Standard.

Рост эмбрионов фукуса в чашках Петри, не подвергавшихся замораживанию, изучали в течение последующих 49 дней, держа их при температуре 10°C и фотопериоде 12 : 12 ч. Развивающиеся в них проростки также измеряли через каждые семь суток. За общую их длину принимали сумму значений длины ризоидальной и талломической частей. Всего за время наблюдений эмбрионы, подвергавшиеся и не подвергавшиеся заморозке, измерили 10 раз. Общая продолжительность этого эксперимента составила 451 день.

Интерес к культивированию морских водорослей на искусственных и естественных субстратах с каждым годом возрастает. В Авачинской губе многочисленные пирсы, бетонные сооружения поглотили 12 км береговой линии. В 70-е гг. прошлого века здесь насчитывалось 165 видов водорослей-макрофитов, из которых на долю зеленых водорослей приходилось 32, бурых – 47 и красных – 86 видов (Клочкова, Березовская, 2001). В настоящее время у городского побережья губы видовой состав заметно обеднел. В связи с этим особое значение приобретает культивирование бурой водоросли *F. distichus* на искусственных и оставшихся естественных субстратах.

Для проведения эксперимента по развитию зигот фукуса на естественном субстрате был выбран крупнообломочный валун в нижнем горизонте литорали бухты Сероглазка (см. глава 6, рис. 6.4). Температура воды на начало эксперимента составляла +5,9°C, воздуха +9°C, соленость достигала 26‰.

Для получения эмбриональных растений фукуса были использованы маточные растения *F. distichus* со зрелыми половыми продуктами, собранные 20 октября 2017 г. во время сизигийного отлива в литоральной зоне бухты Сероглазка. Они представляли собой двухлетние дихотомически разветвленные кустики 21–24 см высоты с 8–9 дихотомическими разветвлениями и множественными рецептакулами, находящимися в разной стадии созревания. Самые зрелые из них фертильностью  $\Phi_4$  –  $\Phi_5$  были помещены в пластмассовый контейнер с морской водой объемом 5 литров и в течение 40 минут доставлены в лабораторию. Там отделенные от слоевища рецептакулы поместили в 3-литровую пластмассовую емкость с морской водой. Через каждые 15 мин пипеткой брали несколько капель воды и просматривали на предметном стекле под микроскопом.

После высвобождения из концептакулов большей части яйцеклеток и антерозоидов рецептакулы из пластмассовой емкости были удалены. После этого емкость в течение 25 мин была доставлена на место проведения эксперимента в бухту Сероглазка к началу прилива. Голый валун перед поливкой его суспензией зигот был увлажнен морской водой. Высаживание фукуса осуществляли дважды с интервалом 15 мин маленькой лейкой. Через 1 ч 25 мин после начала поливки суспензией зигот валун полностью был погружен в воду.

Наблюдения за развитием искусственной микропопуляции фукуса проводили круглогодично с 21 октября 2017 по 1 июля 2019 гг. Одновременно с измерениями линейных размеров у видимых невооруженным глазом проростков фукуса отмечали время появления новых дихотомических ветвлений.

В ходе проведения измерений искусственно высаженных растений в каждый период развития слоевищ от  $D_1$  до  $D_8$  определяли их общую длину; у 3–5 растений, взятых в лабораторию, – количество апикальных вершин, общее количество рецептакулов и степень их фертильности. Определяли также количество отпавших рецептакулов и ветвей, прекративших рост. Абсолютную скорость роста ( $AGR$ , мкм/сут) рассчитывали по приведенной выше формуле.

Валун с искусственным поселением фукуса регулярно фотографировали. В ходе проведения отбора проб для морфометрического анализа измеряли температуру поверхностного слоя воды ( $T$ , °C), растворенный кислород ( $DO$ , мг/л), водородный показатель ( $pH$ ) и соленость ( $Sal$ , ‰).

В качестве искусственного субстрата для осаждения зигот был выбран синтетический канат, установленный в среднем горизонте литорали в бухте Петропавловский Ковш. Температура воды на начало эксперимента составляла +4,3°C, воздуха +8°C,

соленость 28‰. Исследование проводили круглогодично с 15 ноября 2017 по 27 января 2020 гг. Для получения суспензии зигот 13 ноября 2016 г. там же были собраны маточные растения фукуса. Они представляли собой двухлетние дихотомически разветвленные кустики 19–23 см высоты с 8–10 дихотомическими разветвленными рецептакулами, находящимися в разных стадиях зрелости. Суспензию зигот для поливки каната готовили так же, как и в описанном выше случае для поливки валуна.

Таким образом, для выполнения заявленной темы – изучения биологии развития *F. distichus* – и решения задач исследования были использованы современные методы гистологических и микроскопических исследований, модифицированные авторами методы лабораторного культивирования эмбрионов и проростков фукуса и его взрослых растений. Для микроскопирования и микрофотографирования были использованы современные микроскопы с высокими разрешающими способностями и микрофотонасадками, снабженными специальными программами измерения клеток и клеточных структур и проведения статистической обработки данных измерения.

## Глава 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОЛОГИИ, ВЕГЕТАТИВНОЙ И ГЕНЕРАТИВНОЙ АНАТОМИИ И БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ *FUCUS DISTICHUS* У ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

### 4.1. Морфолого-анатомическая организация

Слоевище *F. distichus*, как и у других представителей рода *Fucus*, представляет собой правильно дихотомически разветвленный кустик. Его рост начинается с формирования небольшого многослойного уплощенного побега до 1 см высоты и 2–3 мм ширины в самой широкой верхней части. Вершина такого побега округлая, но вскоре благодаря неравномерному делению и вытягиванию апикальных клеток с каждого края побега в его центральной части формируется небольшая выемка. Далее верхушечный рост краевых частей проростка опережает таковой в его центральной части. В результате у растущего побега появляются две равные по форме и размерам дихотомические ветви. Каждая из них затем таким же образом разделяется еще на две ветви, и процесс появления новых дихотомических ветвей повторяется вновь и вновь до достижения растением видоспецифического размера.

Количество дихотомических ветвей у камчатских представителей *F. distichus* может достигать 18. Такие растения авторы монографии встречали в пробах, собранных в Карагинском районе, в заливе Анапка. В Авачинской губе, где развитие фукуса в течение уже нескольких десятилетий происходит при негативном воздействии антропогенных факторов, его представители не достигают таких размеров. Тем не менее среди образцов второго и третьего годов жизни встречались растения с 13–15 дихотомическими ветвями.

Теоретически уже после десятикратного дихотомического деления слоевищ *F. distichus* количество апикальных ветвей у него должно было бы превысить 1 тысячу. Однако в реальности их намного меньше в связи с прекращением появления новых ветвей в ходе размножения. В теплую половину года процесс фертилизации апикальных ветвей начинается у растений, имеющих всего три-четыре порядка ветвления. После завершения размножения рецептакулы, выполнившие свою репродуктивную функцию, останавливаются в развитии. Таким образом, фактическое количество терминальных ветвей редуцируется иногда более чем на 50% от теоретически возможного их количества.

Форма и размеры фертильных ветвей у фукуса могут быть самыми разными. Исследования авторов показали, что их морфологическая изменчивость является производным темпов роста, скорости закладки рецептакулов и площади, охваченной процессом фертилизации. В разные сезоны года они имеют разную интенсивность.

Весной в период наиболее активного линейного роста растений апикальные ветви с заложившимися на них концептакулами (рецептакулами) продолжают расти и вытягиваться в длину. Новых дихотомических ветвлений они не дают. В этом случае рецептакулы становятся узкими и длинными. В период, когда скорость линейного роста снижается, а темпы фертилизации вершин увеличиваются, появляются не только дихотомические, но и три- и политомические рецептакулы. Формирующиеся на них концептакулы имеют крупные размеры, хорошо развитые выпуклые крышки.

В осенне-зимний период темпы линейного роста растений резко снижаются. Закладка концептакулов может начаться даже на коротких дихотомических веточках. Ресурсы растения в это время направлены не столько на рост ветвей, сколько на накопление пластических веществ, необходимых для формирования органов размножения, и подготовку к зимнему периоду. Поэтому в холодную половину года зрелые рецептакулы могут иметь гораздо меньшие размеры, чем летом. В этом случае их форма становится совершенно иной: они маленькие, слабо раздутые, содержат меньшее количество слизи. Формирующиеся на них концептакулы имеют небольшой поперечник.

Приведенные выше описания строения рецептакулов не исчерпывают всего наблюдаемого в Авачинской губе их разнообразия. Исследования авторов, проведенные в этом направлении, показывают, что все многообразие морфологической изменчивости у этого вида нельзя свести к известным таксономически оформленным формам. Огромное их количество для *Fucus evanescens* (синоним *F. distichus*) в свое время описал Н. Л. Гарднер (Gardner, 1922) для северо-тихоокеанского побережья Америки. Часть морфотипов фукуса Н. Л. Гарднер отнес к самостоятельным видам *F. furcata*, *F. nitens*, *F. edentatus* и *F. membranatus*. Анализ его работы показывает, что практически все 20 описанных им форм вида встречаются и у юго-восточной Камчатки, и все они являются результатом его возрастной, сезонной, экологической и индивидуальной изменчивости.

Чрезвычайную морфологическую изменчивость вида отмечали разные авторы (Чмыхалова, 2005; Powell, 1957; Edelstein et al., 1976; Rice, Chapman, 1982; Sideman, Mathieson, 1983a). Но, опять же, исследования авторов показали, что на морфотипическое развитие слоевищ *F. distichus*, ширину ветвей, форму рецептакулов оказывает влияние сочетанное воздействие температуры воды и воздуха, световое довольствие, прибойность и биогенное питание. При этом, как показывают данные исследования, комплексное воздействие этих факторов на растения, начавших свое развитие в разные месяцы года, может быть разным и приводить к разным формообразовательным процессам.

Авторами отмечено, что к воздействию природных факторов в Авачинской губе, основном месте проведения исследований, добавляется местами очень сильное негативное антропогенное воздействие. Оно приводит к ингибции клеточного деления, уменьшению размеров слоевищ, активизации адвентивной краевой меристемы и появлению на боковых ветвях разных порядков дополнительных пропагулообразных выростов или уродливых ветвей. Иногда по их краю формируется целая щетка выростов, сосочков или бугорков. В загрязненных местообитаниях в нижней части куста очень быстро происходит деградация боковых крыловидных выростов, тогда нижняя половина растений, имеющих возраст  $D_5 - D_9$ , теряет видоспецифический облик и становится не уплощенной, а вальковатой.

Прикрепление слоевищ фукуса к субстрату осуществляется с помощью небольшой округлой подошвы. Она даже у самых крупных растений не превышает 10–13 мм. Сила сцепления подошвы с субстратом при этом столь велика, что ее достаточно для удержания на грунте крупных многократно разветвленных фертильных кустиков даже во время сильного волнения воды. О сильной адгезии подошвы с субстратом авторы судили по тому, что в ходе ранневесеннего обследования литорали в разреженных зарослях фукуса неоднократно встречали остатки слоевищ *F. distichus*, у которых на субстрате оставалась только их нижняя часть с подошвой. Верхняя, будучи вмержшей в лед, отрывалась при его сгоне без подошвы.

Противостоять сильному гидродинамическому воздействию и удерживать на небольшой подошве массивные кусты фукуса помогает групповое произрастание растений и их приуроченность к местам, в которых отсутствует прямое волновое воздействие. В местах с сильным волнением и турбулентным движением воды растения становятся кряжистыми, короткими, у них меняется внутреннее строение. Ткани становятся мелкоклеточными, а клетки более толстостенными. У таких растений активно функционирует адвентивная латеральная меристема, в результате чего появляются дополнительные ветви и возникает три- и политомиа.

Внутреннее строение фукуса, как и у других многолетних бурых водорослей, претерпевает постепенное возрастное изменение. Оно свойственно как вегетативным, так и генеративным тканям. Общей тенденцией возрастных изменений в строении вегетативных тканей является уменьшение со временем размеров клеток, увеличение объема сердцевинной ткани, уплотнение коры. Внутреннее строение стерильных ветвей в разной стадии их зрелости показано на рис. 4.1. У молодых верхушек кора однослойная, клетки наружной коры, особенно терминальные, вытянутые – 20–26 мкм высоты, 4–7 мкм ширины, густо пигментированы, образуют палисадный слой (рис. 4.2). Он выполняет функцию камбиальной меристемы и способствует разрастанию коры.

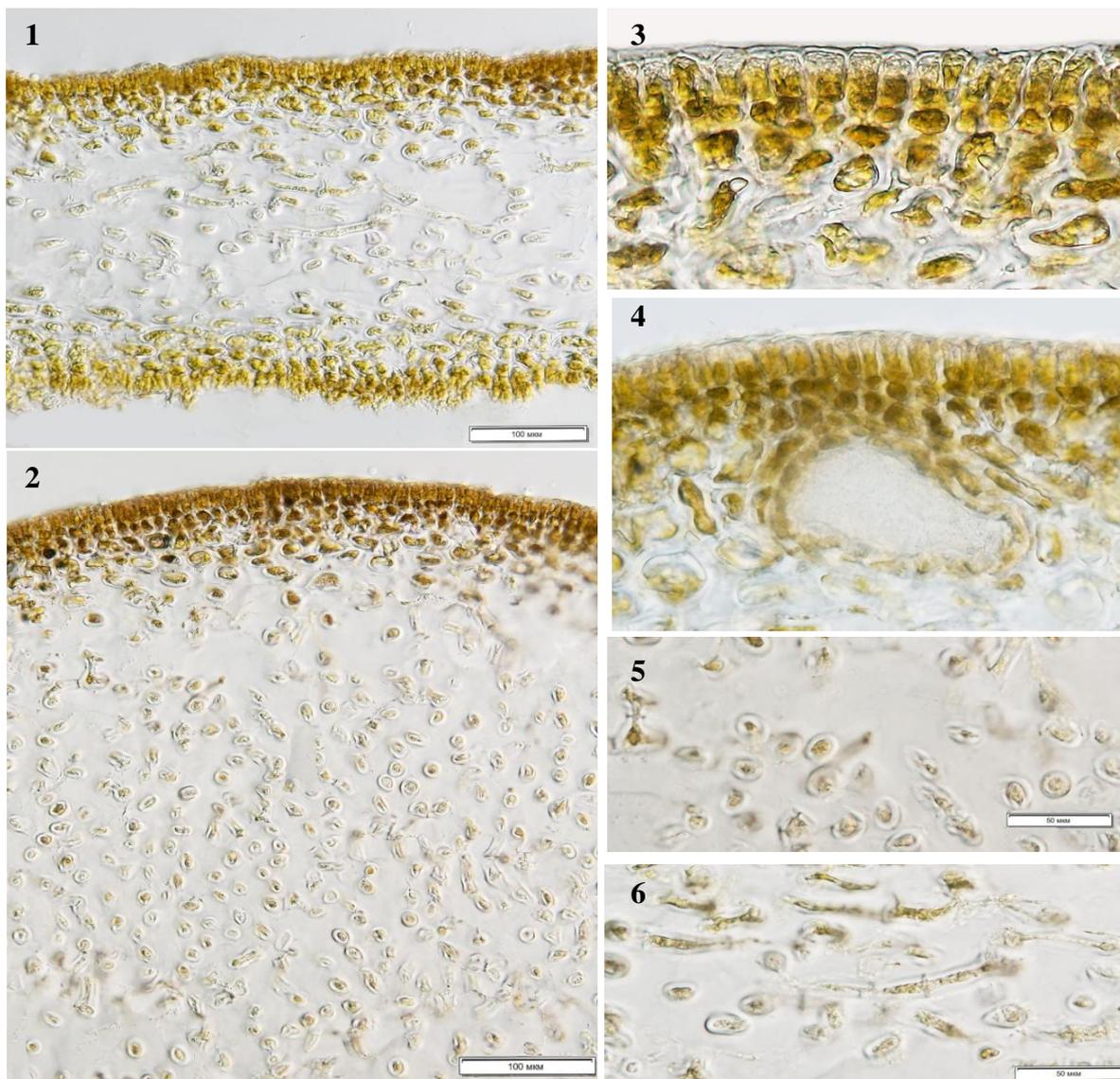


Рис. 4.1. Строение вегетативных тканей *Ficus distichus*:  
 поперечный срез через молодую верхушечную ветвь (1);  
 поперечный срез через верхушечную ветвь, находящуюся в предфертильном состоянии (2);  
 палисадные клетки корового слоя (3); поперечный срез через слизистую камеру (4);  
 поперечный срез медуллярной ткани (5); продольно вытянутые клетки сердцевины (6)



Рис. 4.2. Поперечный срез через стерильную вершину апикальной ветви.  
 Видны коровые клетки и пигментированные и непигментированные клетки подкорки

Подлежащие клетки подкорки имеют овально-округлую форму, расположены в 8–10 слоев, верхние из них пигментированы. В изученном материале авторы неоднократно наблюдали внутренние полости, напоминающие слизистые ходы ламинариевых. Одни из них, как это показано на рис. 4.1, 4, имеют выстилающий слой, другие его не имеют и напоминают лакуны у ламинариевых водорослей. Возможно, это явление является лишь артефактом или ответом на антропогенное загрязнение.

В самом начале развития ветвей медуллярная ткань составляет не более 1/4 их общей толщины. При созревании ветвей она увеличивается и занимает уже большую часть их внутреннего объема. Состоит медулла из плотно расположенных длинноцилиндрических, разным образом ориентированных нитей, слагающих густую сеть. Длина медуллярных клеток достигает 800 мкм, толщина – не более 10 мкм. Оболочки медуллярных клеток, как это свойственно другим бурым водорослям, толстые. Сеть медуллярных нитей у фукуса погружена в полисахаридную слизь. Ее особенно много в сердцевине созревающих рецептакулов.

## 4.2. Особенности размножения

### 4.2.1. Формирование генеративных органов и этапы их развития

Генеративные органы фукуса развиваются на апикальных ветвях, которые со временем становятся раздутыми и покрываются концептакулами. Последние представляют собой погруженные в рецептакулы округлые полости, покрытые многослойными крышками, которые на разных стадиях развития имеют разную толщину и степень выпуклости. В центральной части крышек развивается пора, называемая остиоль. Генеративные органы закладываются на внутренней стенке концептакулов.

Как было сказано в главе 3, изучению особенностей размножения камчатской популяции *F. distichus* предшествовала разработка шкалы зрелости рецептакулов. Потребность в таковой объяснялась необходимостью проведения наблюдений за развитием меченых растений в природной среде и растений, культивируемых в лабораторных условиях без их повреждения, которое неизбежно при проведении гистологического контроля за состоянием зрелости их рецептакулов. Ставя задачу разработки шкалы зрелости рецептакулов, авторы полагали, что их морфология интегрально отражает процессы преобразования внутренних тканей и что определенному внешнему виду рецептакулов соответствует определенное состояние зрелости развивающихся в их концептакулах генеративных структур.

Для выделения стадий зрелости рецептакулов в период от закладки концептакулов до созревания и выхода оогониев и антеридиев у растений, собранных в июне в разных экологических условиях у разных участков побережья Авачинской губы, было взято более 300 штук рецептакулов. В это время года фукус находится в стадии активного размножения, поэтому у его представителей даже на одном крупном растении можно найти стерильные и фертильные ветви с разной степенью зрелости концептакулов.

Внимательное изучение морфологических особенностей большого количества рецептакулов позволило разделить их по внешнему виду (цвету, степени утолщения, размерам поперечника и размерам крышек концептакулов) на пять групп. К первой группе были отнесены апикальные ветви в предфертильной стадии развития. От обычных вегетативных ветвей они отличались наличием пучков волосков, возникающих в местах будущей закладки концептакулов. Эти ветви имели светлый оливково-бурый цвет, равномерную толщину.

Пучки однорядных длинных нитей-парафиз выполняют у водорослей функцию органотрофного питания. Их развитие в месте закладки концептакулов обеспечивает точечное накопление органических веществ, необходимых в последующем для развития на этом месте концептакулов. Эта стадия созревания рецептакулов была названа предфертильной. Далее по тексту работы она обозначается как  $\Phi_0$  (рис. 4.3).



Рис. 4.3. Внешний вид кустиков и рецептакулов *Fucus distichus* с разной степенью зрелости концептакулов:  $\Phi_0$  (1);  $\Phi_1$  (2, 3);  $\Phi_2$  (4, 5);  $\Phi_3$  (6, 7);  $\Phi_4$  (8, 9);  $\Phi_5$  (10, 11)

К следующей стадии фертилизации ( $\Phi_1$ ) отнесены рецептакулы, у которых только начинается уплотнение ткани, из которой позднее будет формироваться выстилающий слой концептакулов и примордиальные клетки оогониев и антеридиев. У самых зрелых растений в стадии  $\Phi_1$  уже имеется внутренняя полость концептакулов, отходящие от их стенок парафизы и оогонии, размеры которых не превышают 40 мкм (рис. 4.4). В стадии  $\Phi_1$  крышки над местом развивающихся концептакулов плоские или чуть вздутые. Цвет рецептакулов, особенно весной и в начале лета в период активного линейного роста растений, оливково-бурый.

В стадии  $\Phi_2$  рецептакулы заметно утолщены. Их крышки слабо выпуклые, хорошо заметны, более светлые, чем окружающие их стерильные участки слоевища. В этой стадии созревания в концептакулах активно осуществляется закладка все новых антеридиев и оогониев. Однако даже самые старшие из оогониев еще не имеют делений. Развитие антеридиев в концептакулах всегда опережает развитие оогониев, что, как и у других однодомных растений, ограничивает процессы их самооплодотворения.

Внешние особенности рецептакулов в стадии  $\Phi_2$  показаны на рис. 4.3, 4, 5. Гистологические срезы через концептакулы, находящиеся на этой стадии развития, представлены на рис. 4.5, который показывает высокую плотность распределения концептакулов по поверхности рецептакулов и их достаточно разные размеры.

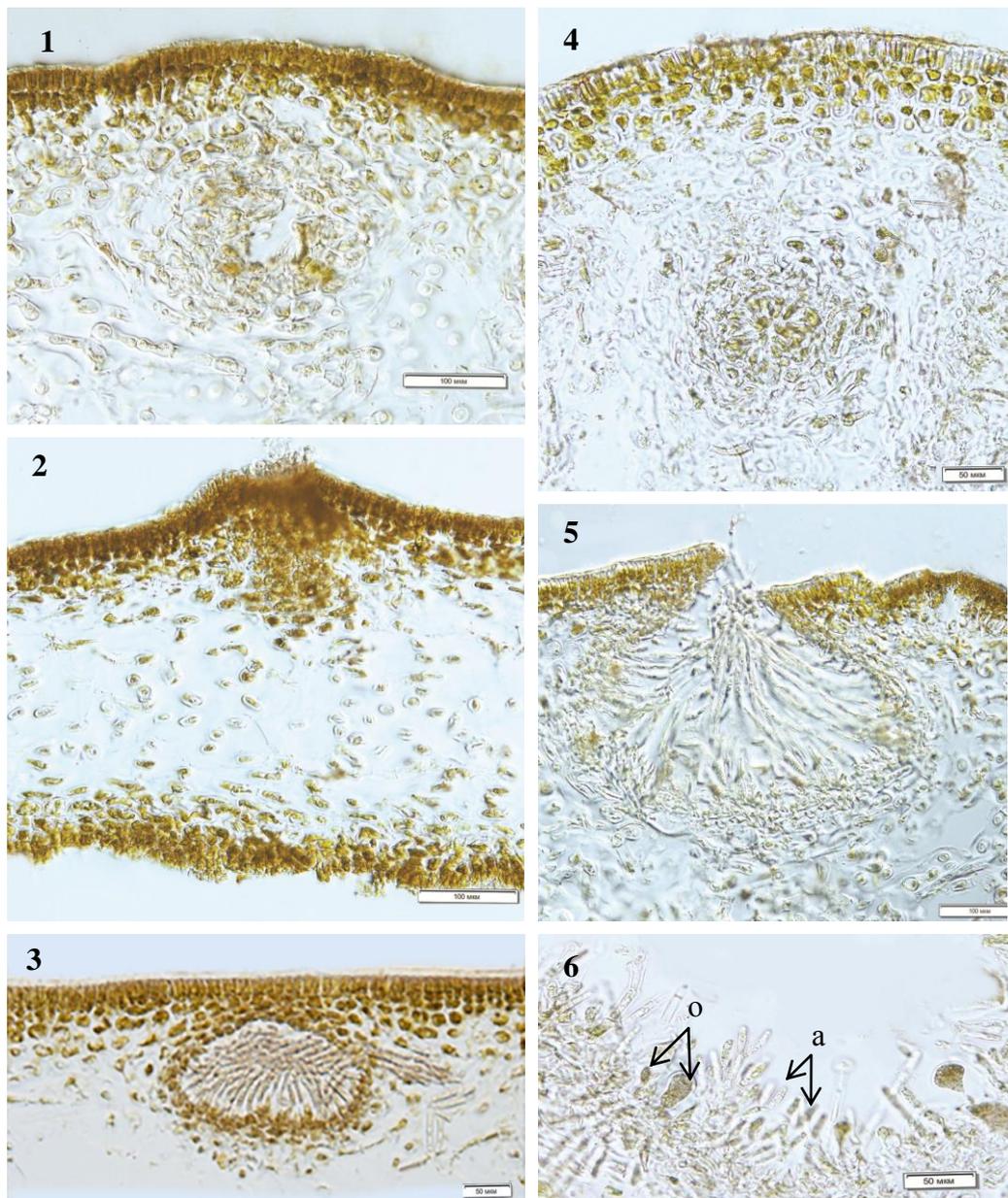


Рис. 4.4. Поперечные срезы концептакулов *Fucus distichus*, находящихся в стадии зрелости  $\Phi_1$ : формирование внутренней полости и выстилающего слоя концептакула (1, 4); формирование остии концептакула (2); парафизы, заполняющие концептакул (3); цекостома (5); внутренняя полость концептакула с примордиями антеридиев (а) и оогониев (о), показаны стрелками (6)

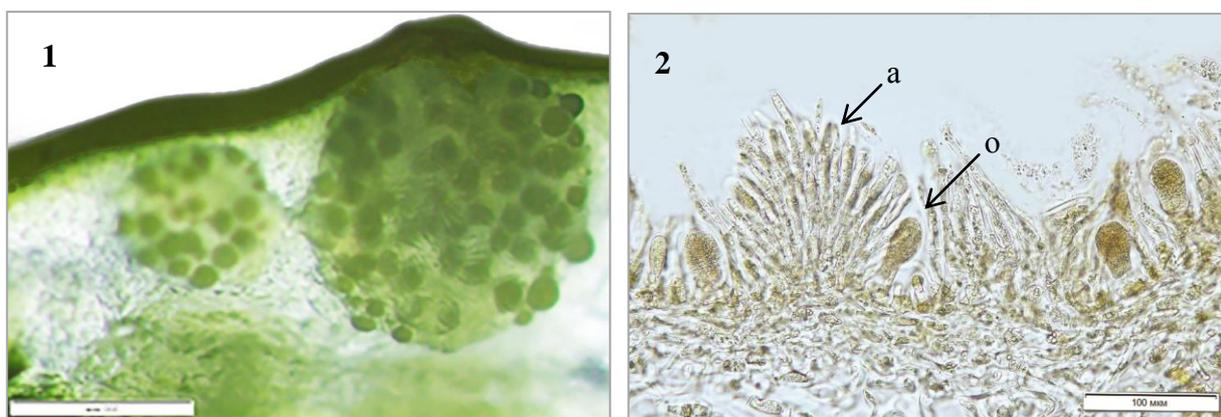


Рис. 4.5. Поперечные срезы концептакулов *Fucus distichus*, находящихся в стадии зрелости  $\Phi_2$  (1, 2). Стрелками обозначены развивающиеся на выстилающем слое концептакула оогонии (о) и антеридии (а)

Характерной особенностью внутреннего строения рецептакулов на стадии развития  $\Phi_2$  является заполнение медуллярной тканью практически всего пространства между дорсальным и вентральным слоями подкорки. У разных растений медуллярная ткань может быть рыхлой или более-менее плотной, но на этой стадии зрелости рецептакула она сохраняет свою целостность.

Следующую стадию развития рецептакулов,  $\Phi_3$ , характеризует значительно большая их толщина и их более темный оливково-бурый окрас. Поверхность фертильных ветвей в этот период их зрелости становится бугорчатой из-за хорошо выраженной выпуклости крышек концептакулов (рис. 4.3, 6, 7). Эти изменения морфологии сопровождаются анатомическими преобразованиями (рис. 4.6), из которых наиболее важными являются изменения в строении оогониев. У большинства из них, по крайней мере, самых взрослых, уже хорошо просматривается экзохитон – наружная оболочка, посредством которой женский половой орган, оогоний, прикрепляется к подлежащей, поддерживающей его клетке. В этот период зрелости многие оогонии имеют двойную внутреннюю оболочку, называемую мезо- и эндохитон. Созревающие оогонии, кроме того, становятся более плотными и пигментированными, приобретают зеленый, буровато-зеленый, светло- или темно-коричневый цвет. Медуллярная ткань сохраняет целостность.

На стадии  $\Phi_3$  подавляющее большинство оогониев еще не имеют делений, а только готовятся к мейотическому процессу и формированию яйцеклеток. Антеридии на этой стадии зрелости концептакулов уже хорошо развиты. Они имеют вид терминально расположенных одногнездных стручков, прикрепляются к длинно-цилиндрическим материнским клеткам, которые разветвляются и формируют пучки. Таковые располагаются по стенкам внутренней полости концептакулов между оогониями и множественными многоклеточными парафизами (рис. 4.6).

Рецептакулы в это время могут раздуваться, но еще не заполняются воздухом. В стадии  $\Phi_4$  рецептакулы раздуваются еще больше. Медуллярная ткань при этом разрывается, и внутри рецептакулов, особенно в теплую часть года, образуется полость, наполненная воздухом или слизью. Поверхность рецептакулов становится бородавчатой. У концептакулов хорошо просматриваются остии, через которые половые продукты выходят в окружающую среду.

Зрелые оогонии в это время приобретают коричневый цвет.

Внешний вид половых продуктов на разном увеличении показан на рис. 4.7. Именно в этой фазе зрелости, судя по наблюдениям авторов, происходит активное высывание половых продуктов. Происходит оно порционно, поскольку период закладки репродуктивных структур достаточно растянутый, и их созревание протекает весьма неравномерно. Это связано с тем, что закладка концептакулов на рецептакулах также значительно растянута во времени. Вначале их основное количество появляется в средней части рецептакулов, затем процесс закладки концептакулов охватывает верхнюю часть фертильной ветви и ее низ. В связи с этим один рецептакул может быть функциональным и активно рассеивать в окружающую среду яйцеклетки и антерозоиды в течение достаточно длительного времени. Весной это обычно 10–14 дней, позже, летом и осенью, процесс может затягиваться почти на месяц.

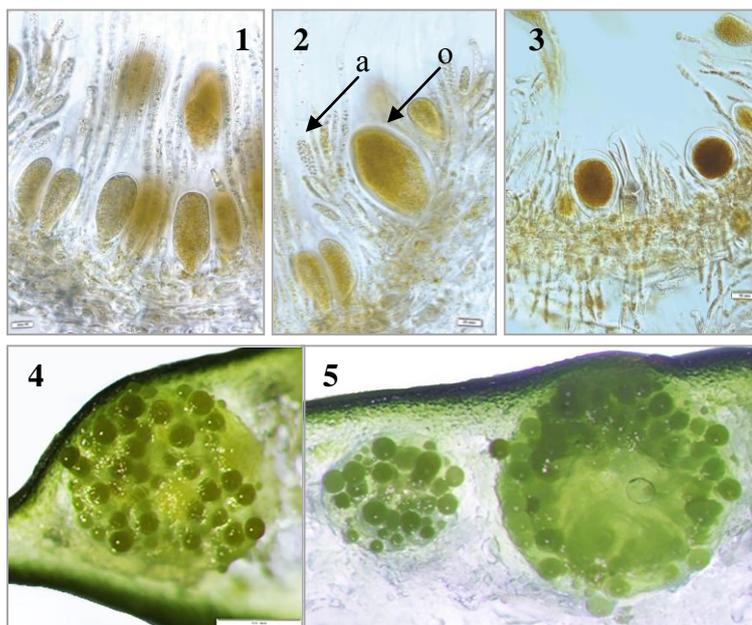


Рис. 4.6. Поперечные срезы концептакулов *Fucus distichus*, находящихся в стадии зрелости  $\Phi_3$  на разном увеличении (1–5). Стрелками обозначены оогонии (o) и антеридии (a)

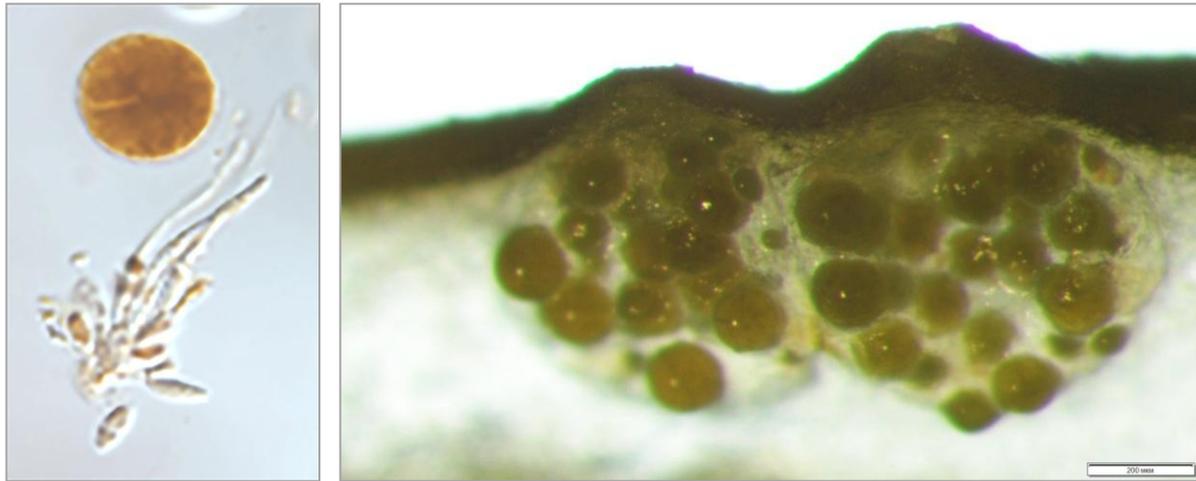


Рис. 4.7. Поперечные срезы концептакулов *Fucus distichus*, находящихся в стадии зрелости  $\Phi_4$

Последняя, пятая фаза зрелости рецептакулов  $\Phi_5$  имеет следующие характерные признаки. Рецептакулы огрубевают, приобретают рыжевато-коричневый цвет. Концептакулы в это время имеют широкие открытые остии, обрамленные уплотненным валиком. Парафизы в концептакулах практически отсутствуют. На стадии  $\Phi_5$  концептакулы содержат лишь последние дозревающие оогонии и антеридии (рис. 4.8). Некоторые из них становятся уже пустыми. После высева последних порций половых продуктов рецептакулы разрушаются или отламываются от несущей их ветви.

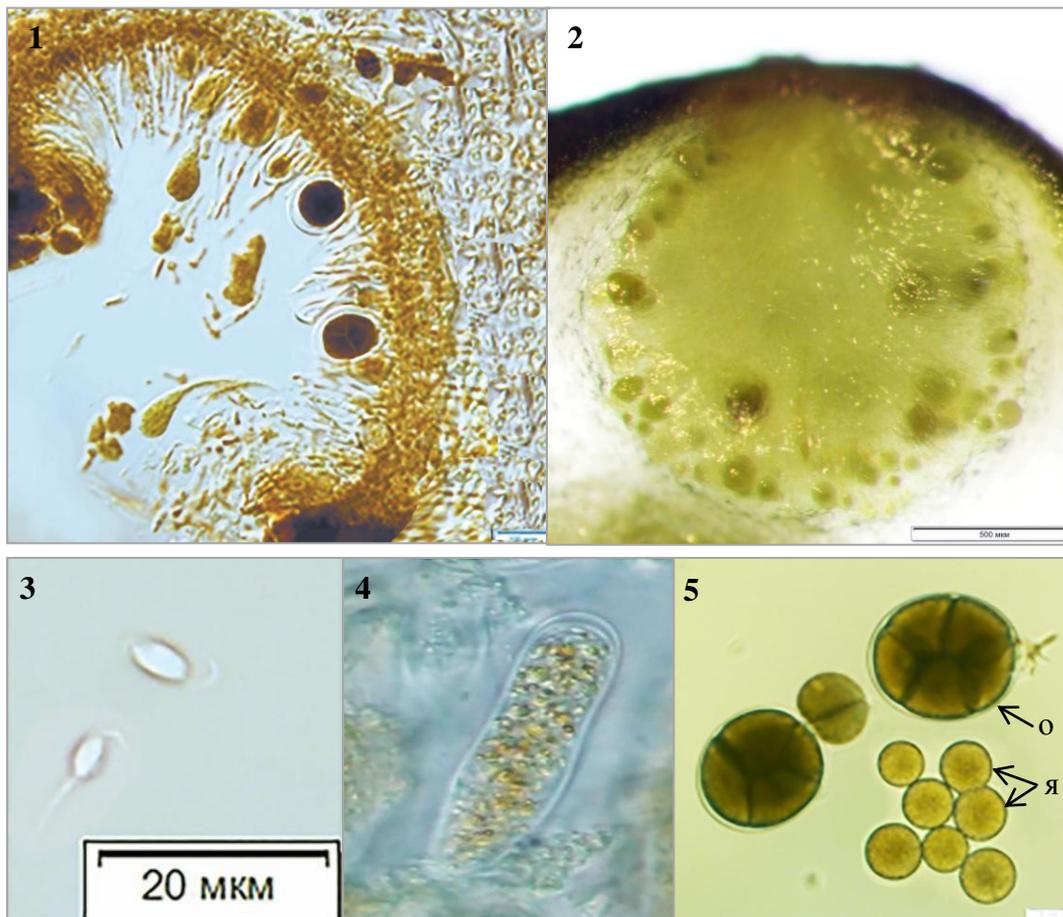


Рис. 4.8. Поперечные срезы концептакулов *Fucus distichus*, находящихся в стадии зрелости  $\Phi_5$ : широко открытые остии концептакулов (1, 2); антерозоиды на большом увеличении (3); антерозоиды в антеридии (4); зрелые оогонии и выпавшие яйцеклетки (5). Стрелками обозначены оогонии (o) и яйцеклетки (я)

Проведенные авторами наблюдения показывают, что в то время как одни фертильные ветви фукуса завершают развитие и останавливаются в росте, другие еще продолжают расти и давать новые дихотомические ветвления. На отдельных вновь появившихся ветвях начинается или продолжается закладка новых концептакулов, остальные ветви остаются стерильными и продолжают свой рост. Такая стратегия роста и морфогенетического развития слоевища *F. distichus* обеспечивает практически постоянное присутствие в окружающей среде зигот, покинувших материнские растения.

В ходе проведения исследований, направленных на выделение стадий фертильности, велось изучение размерных признаков вегетативных и генеративных структур. Выше было сказано, что размеры концептакулов и развивающихся в них структур по мере созревания рецептакулов и формирующихся в них репродуктивных органов закономерно меняются. Эти изменения естественным образом направлены в сторону увеличения размеров рецептакулов и концептакулов. У последних более чем в 10 раз увеличивается площадь, почти в пять раз – толщина выстилающего слоя клеток. Крышки концептакулов по мере их развития становятся более мелкоклеточными и более толстыми. Их центральные поры – остиолы – постепенно расширяются от 31,18–67,24 мкм до 163,71–221,27 мкм. Некоторые размерные признаки растений, находящихся в разных стадиях фертильности от  $\Phi_0$  до  $\Phi_5$ , приведены в табл. 4.1.

Таблица 4.1

**Средние показатели некоторых размерных характеристик концептакулов и развивающихся в них структур на разных стадиях фертильности**

Фертильность	Поперечник остиолы, мкм		Высота крышки концептакула, мкм		Поперечник концептакула, мкм		Максимальный поперечник оогониев, мкм	Толщина выстилающего слоя, мкм
	min	max	min	max	min	max		
$\Phi_0$	31,18	67,24	46,21	57,21	45,16	264,12	0	23,87
$\Phi_1$	54,80	91,28	70,12	96,32	49,21	298,7	23,29	31,12
$\Phi_2$	91,12	129,72	64,12	144,79	86,23	315,58	52,29	54,29
$\Phi_3$	112,03	161,34	87,43	181,15	1108	1163,8	154,12	69,21
$\Phi_4$	144,12	217,46	186,4	221,83	727,4	1621,7	191,84	89,07
$\Phi_5$	163,71	221,27	90,61	214,65	661,2	1715,1	171,62	98,32

Из представленной таблицы видно, как по мере созревания в концептакулах половых продуктов изменяются размерные показатели таких внешне различимых признаков, как поперечник концептакулов и высота их крышек. Последние на стадии зрелости  $\Phi_5$  за счет разрастания в толщину и увеличения высоты становятся в 2–4 раза больше, чем в стадии зрелости  $\Phi_0$ . То же самое касается размеров остиолей. Если в самом начале их размеры колеблются от 31 до 67 мкм, то к моменту полного созревания и высыпания половых продуктов поперечник остиолей может достигать 221 мкм. Анализ изменений во времени толщины выстилающего слоя концептакулов показывает, что в течение всего периода созревания она увеличивается в четыре раза. Максимальный поперечник оогониев в период развития от стадии  $\Phi_1$  до стадии  $\Phi_5$  увеличивается в 7,4 раза. Столь значительные различия размерных характеристик концептакулов и развивающихся в них структур, находящихся на разных стадиях фертильности при приобретении соответствующего навыка, позволяют визуально оценивать состояние зрелости концептакулов.

На рис. 4.9 показано анатомическое строение концептакулов и соответствующая им морфология рецептакулов.

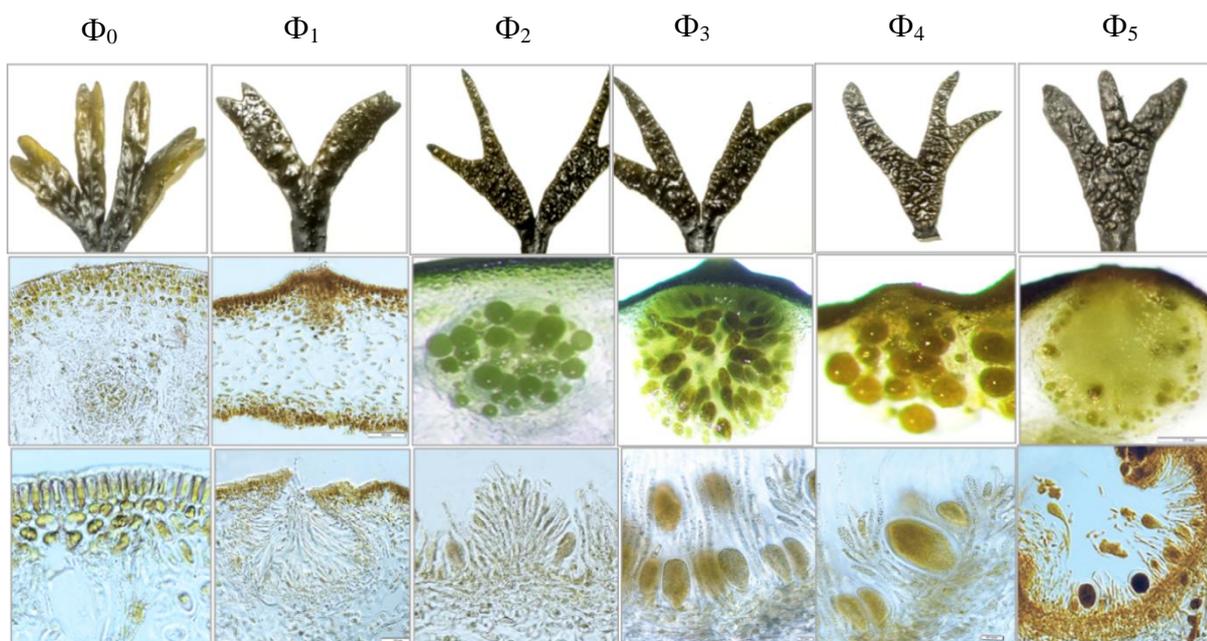
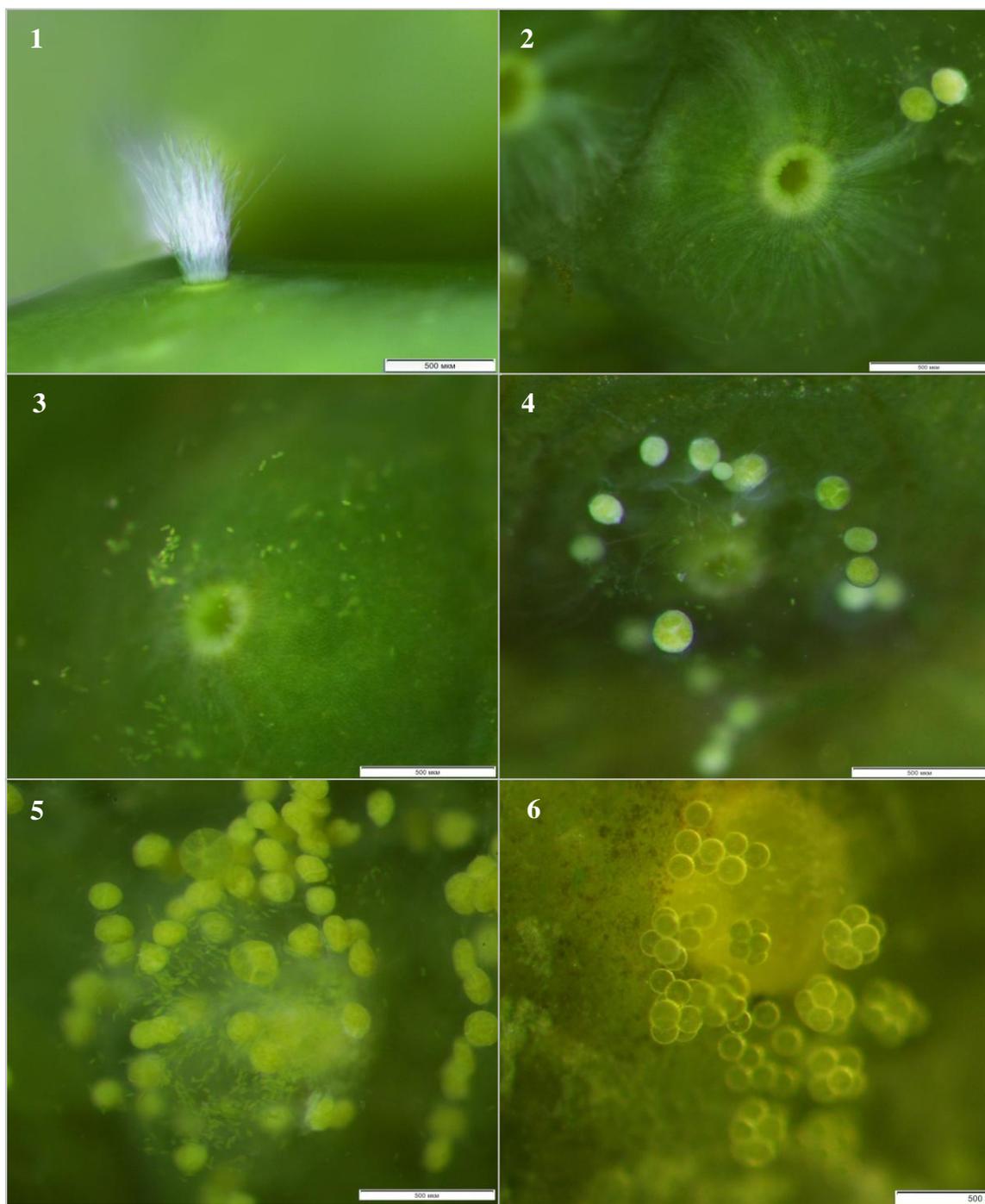


Рис. 4.9. Внешний вид рецептакулов (верхний ряд) и соответствующее им строение концептакулов под микроскопом Olympus SZX10 (средний ряд) и микроскопом Olympus BX53 (нижний ряд) в стадиях зрелости  $\Phi_0 - \Phi_5$

При выделении стадий фертильности концептакулов авторами монографии дополнительно использовался такой ранее не указывавшийся в научной литературе признак, как характеристика строения полисахаридных пробок, закупоривающих остиоли. У концептакулов, закладывающихся в весеннее время, пробки, закрывающие остиоль, могут отсутствовать. Их функцию выполняет плотный, выходящий из полости концептакулов пучок парафиз. В период активного линейного роста растений они активно поглощают биогенные вещества и низкомолекулярную органику. По мере развития крышки концептакула и увеличения размеров остиоли пучок парафиз становится более рыхлым. Позже парафизарные нити располагаются кольцом по внешнему диаметру остиоли, в результате появляется выходное отверстие, через которое зрелые половые продукты могут выйти во внешнюю среду (рис. 4.10, 2).

Выход половых продуктов у фукуса происходит благодаря давлению, создающемуся внутри концептакула после того, как подсохшее во время отлива растение вновь напитывается водой. Тургор клеток при этом увеличивается, оболочки оогониев от сдавливания лопаются, сдавливаются, и зрелые яйцеклетки выходят наружу. Нередко из концептакулов выходят оогонии с неразорвавшимися оболочками или даже с оогониями, не завершившими развитие (рис. 4.10, 4, 5). Проследить их дальнейшую судьбу не получилось. Антерозоиды также выходят из концептакулов порционно большими группами (рис. 4.10, 3), струйками, часто одновременно с женскими половыми продуктами (рис. 4.10, 2). Иногда они как бы выстреливаются во внешнюю среду.

Авторам, к сожалению, не удалось определить, каким образом и где идет оплодотворение яйцеклеток. Многократно авторы видели их выход непосредственно во внутреннюю полость концептакула при разрыве оболочек оогония. Нельзя поручиться, что в этих случаях через поры концептакулов выходили неоплодотворенные яйцеклетки. В большинстве случаев из них выбрасываются сближенные в группы яйцеклетки как в хорошо различимой общей оболочке, так и без нее. В этом случае, надо полагать, в окружающую среду поступают неоплодотворенные клетки и у них есть шанс слиться с антерозоидами, сформированными другими растениями.



*Рис. 4.10. Развитие парафиз и выход половых продуктов из концептакулов: пучок парафиз у концептакула в стадии  $\Phi_0$  (1); одновременный выход оогониев и антерозоидов из концептакула в стадии  $\Phi_4$  (2, 4, 5); выход антерозоидов из концептакула в стадии  $\Phi_3$  (3); выход из концептакула в стадии  $\Phi_5$  яйцеклеток, освободившихся от мезо- и эндохитона (6)*

В летнее и осеннее время, когда темпы роста растений снижаются (Кашутин и др. 2019), развитие концептакулов осуществляется несколько иначе. Они уже не имеют длинных, выходящих наружу волосков. Их остиоли, начиная с момента закладки концептакулов до стадии фертильности  $\Phi_4$ , как уже было сказано выше, бывают закрыты пробками (рис. 4.11). Описание этого явления в научной литературе отсутствует. О причинах смены волосков на пробки можно только догадываться. Не исключено, что таким образом растение надежно защищает внутреннюю полость концептакулов и развивающиеся в них генеративные органы от патогенной микрофлоры и создает постоянство внутренней среды концептакула.

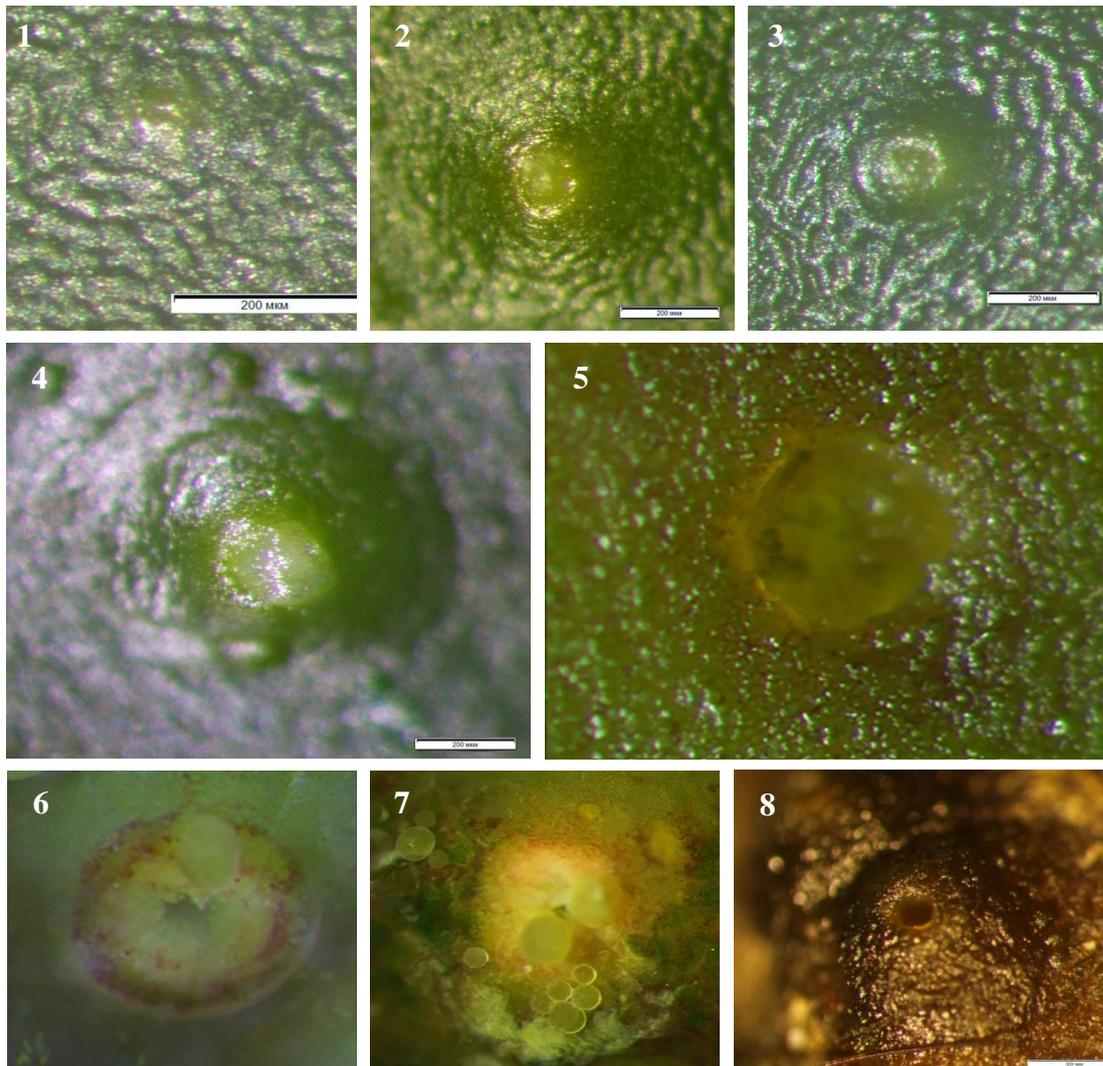


Рис. 4.11. Крышки концептакулов на разной стадии фертильности: предфертильная стадия  $\Phi_0$  (1); стадия  $\Phi_1$ , видна пробка, закрывающая остиоль (2); стадия зрелости  $\Phi_2$  (3); стадия  $\Phi_3$ , увеличение поперечника пробки (4); стадия  $\Phi_4$ , начало разрушения пробки (5), продолжение процесса ее разрушения (6); стадия  $\Phi_5$ , открытая остиоль и выход продуктов размножения (7); завершение стадии  $\Phi_5$ , пустой концептакул с широко открытой остиолью, без пробки (8)

#### 4.2.2. Прорастание зигот

Гистологическое изучение зрелых рецептакулов у собранных в Авачинской губе растений *F. distichus* показало, что наряду с концептакулами, несущими антеридии и оогонии, у них изредка встречаются полости без отверстий, в которых органы размножения отсутствуют. В научной литературе их принято называть цекостомами (рис. 4.4, 5; 4.12, 1). Их размеры достигают 180–315 мкм в поперечнике. Зрелые концептакулы *F. distichus* обоеполые, их размеры также значительно варьируют от 400 до 700 мкм в поперечнике (4.12, 2–3).

Как уже было сказано, концептакулы у фукусовых водорослей развиваются из одной инициальной клетки, расположенной на поверхности таллома. Ее последующие деления приводят к образованию структур, несущих органы размножения и развивающиеся между ними стерильные нити-парафизы. Деление клеток, окружающих так называемую проспору, одновременно с образованием выстилающего слоя концептакула приводит к формированию округлой полости. Над концептакулом на поверхности слоевища развиваются утолщение и хорошо заметная пора. Через нее в окружающую среду выходят продукты размножения. Нередко до их созревания из концептакула торчат наружу

парафизы (рис. 4.10, 1). Из полостей, в которых органы размножения не образуются, также могут выступать наружу парафизы. Такие стерильные полости принято называть криптостомами. Торчащие из них нити увеличивают площадь соприкосновения слоевища с водным потоком и способствуют лучшему использованию растением растворенных в воде питательных веществ.

Оогонии, в которых развиваются яйцеклетки, появляются в результате деления клеток выстилающего слоя. Даже в молодом возрасте они хорошо отличаются от окружающих их стерильных клеток более темным цветом. Процесс формирования половых продуктов в оогонии завершается формированием у *F. distichus*, как и у других видов рода *Fucus* (Петров, 1977; Smith, 1955), восьми яйцеклеток. У изучаемого вида в зрелых концептакулах оогонии всегда развиваются среди парафиз и имеют (см. предыдущий раздел главы) толстую трехслойную слизистую оболочку: внешнюю – экзохитон, внутреннюю – эндохитон и расположенную между ними – мезохитон (рис. 4.12, 4, 5).

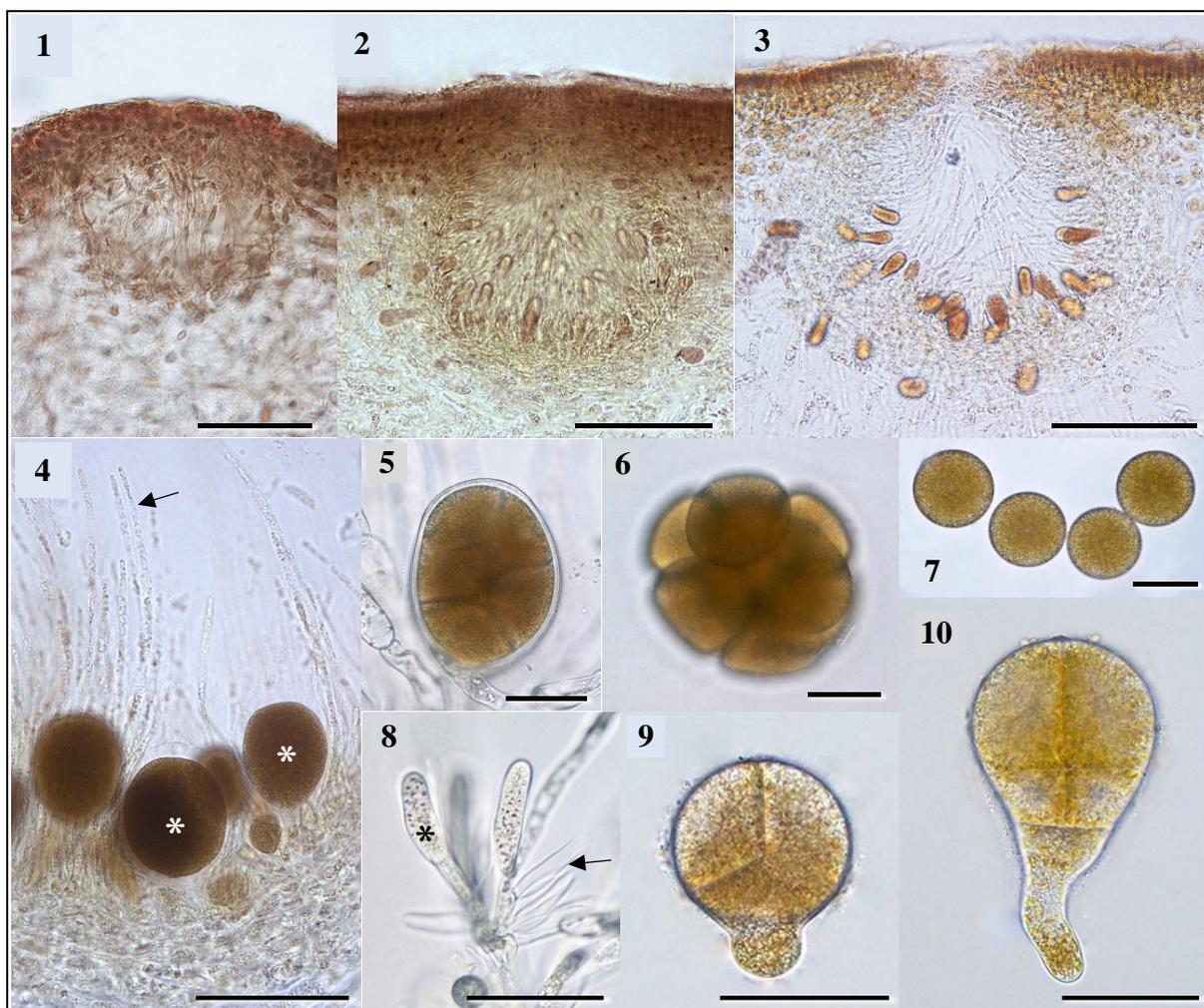


Рис. 4.12. Строение репродуктивных органов и прорастание зиготы камчатских представителей *Fucus distichus*: стерильный концептакул (цекостом) (1); развивающиеся концептакулы, имеющие женские и мужские гаметангии (2, 3); незрелые оогонии до редукционного деления (отмечены звездочкой) и парафизы (отмечены стрелкой) (4); зрелый оогоний со сформированными яйцеклетками (5); вышедшие из оогония яйцеклетки, покрытые единой слизистой оболочкой (6); отделившиеся друг от друга яйцеклетки (7); зрелые (отмечены звездочкой) и пустые (отмечены стрелкой) антеридии (8); первые деления талломической клетки проростка (9); проросток на 7-й день культивирования (10). Масштаб: 1, 2 – 150 мкм; 3, 4 – 100 мкм; 5–10 – 50 мкм (по Климовой и Кашутину, 2016)

С выстилающими клетками концептакула оогонии соединяются посредством поддерживающих клеток. Перед редукционным делением примордиальные клетки достигают в среднем 115 мкм в высоту, толщина их слизистой оболочки обычно варьирует

в пределах 4–15 мкм, в отдельных случаях она достигает 20 мкм. Зрелые оогонии с хорошо различимыми яйцеклетками (рис. 4.12, 5) достигают 150–180 мкм высоты.

Для изучения выхода яйцеклеток в лабораторных условиях проводили стимуляцию рецептакулов описанным в главе 3 способом. Затем вели наблюдение за выходом яйцеклеток и их дальнейшим развитием. Исследования в этом направлении показали, что некоторое время вышедшие из концептакулов оогонии еще остаются окруженными единой двуслойной оболочкой, образованной мезо- и эндохитоном (рис. 4.12, 6). Третий внешний слой оболочки оогония экзохитон оставался прикрепленным к поддерживающей его клетке. Уже через несколько минут двуслойные оболочки, окружающие яйцеклетки, разбухали и разрывались. Округлые яйцеклетки высвобождались в окружающую среду (рис. 4.12, 7). Они содержали многочисленные бурые гранулы и достигали 75 мкм в поперечнике.

Мужские антеридии формировались на разветвленных нитях, отходящих от клеток выстилающего слоя концептакула, среди оогониев и парафиз. Они развивались на центральной оси и боковых ветвях антеридиального пучка (рис. 4.12, 8). Антеридии имели двуслойную оболочку, поэтому все антерозоиды, покидая гаметангии, были заключены в единый однослойный слизистый пакет, который вскоре разрывался. Внешний слой оболочки антеридия так же, как и у оогониев, оставался прикрепленным к несущей их нити (рис. 4.12, 8). В культуральной среде свободноплавающие антерозоиды появлялись быстрее, чем высвободившиеся из оогониев яйцеклетки. Они имели по два латеральных разнонаправленных жгутика (рис. 4.8, 3).

Яйцеклетки фукуса выделяют в окружающую среду феромон фукосерратен, который привлекает к ним антерозоидов (Müller, Jaenicke, 1973). Проследить момент оплодотворения в лабораторных условиях не представилось возможным, поскольку для этого обычно используют отсутствовавшую в распоряжении авторов микроскопическую технику. За момент появления зигот принимался четырехчасовой период, прошедший после погружения простимулированных рецептакулов в охлажденную питательную среду. Проведенные наблюдения показали, что к этому моменту в культуральной среде с активно плавающими антерозоидами все яйцеклетки уже покидают оогонии.

Известно, что образование зигот у фукуса при смешивании зрелых яйцеклеток и антерозоидов происходит в течение  $(30 \pm 15)$  мин (Wakana, Abe, 1992; Motomura, 1994). Дальнейшее развитие зигот в первые часы существования зигот изучено достаточно подробно. В работах зарубежных и отечественных альгологов описаны важные аспекты поляризации зигот, первых делений, а также связанные с этими процессами внутриклеточные перестройки (Тараховская, 2006; Quatrano, 1980; Kropf, 1997; Nagasato et al., 1999; Nagasato et al., 2015).

Первое деление у зигот фукуса в экспериментах авторов происходило через сутки после их появления. На седьмой день культивирования эмбрионов в лабораторных условиях они состояли уже из 3–8 клеток (рис. 4.12, 10).

Клетки, образовавшиеся после первого деления зиготы, уже имели первичную дифференциацию (рис. 4.12, 9). Одна из них, талломическая, была более крупной и округлой, другая, ризоидальная, была более вытянутой. Талломическая клетка, как правило, делилась более активно и формировала кладомную часть слоевища, из которой позже появлялась основная часть слоевища фукуса – дихотомически разветвленный кустик, а подошва и небольшая часть основания стволика развивались из ризоидальной клетки. У изученных авторами эмбрионов в некоторых случаях формировались две ризоидальные клетки.

Через 26 дней культивирования фукуса длина самых крупных проростков достигала 600 мкм (рис. 4.13, 1, 2). Их ризоидальная часть обычно была неразветвленной и состояла из 6–8 клеток (рис. 4.13, 1). На апикальной части проростков формировались однорядные многоклеточные гиалиновые волоски (рис. 4.13, 2). Дальнейшее развитие ювенильных растений приводило к появлению 2–4 очень длинных гиалиновых волосков (рис. 4.13, 3, 4).

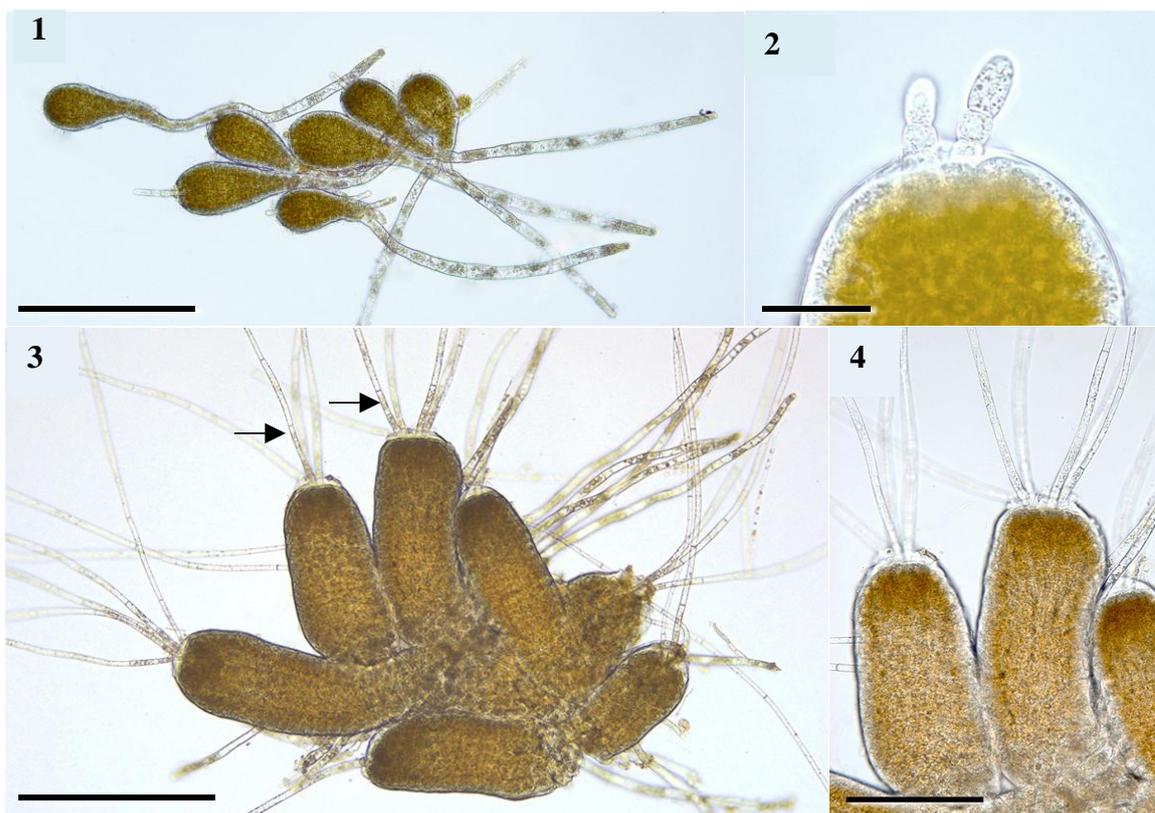


Рис. 4.13. Разновозрастные проростки *Fucus distichus* в культурах: групповое развитие ювенильных спорофитов, отчетливо прослеживается их талломическая и ризоидальная части (1); образование апикальных волосков на 26-е сутки культивирования (2); спорофиты с развитыми гиалиновыми волосками (отмечены стрелками) на 115-й день культивирования (3, 4). Масштаб: 1, 2 – 250 мкм; 3 – 20 мкм; 4 – 50 мкм (по Климовой и Капустину, 2016)

К четвертому месяцу культивирования молодые проростки уже были заметны невооруженным глазом и достигали 1,0–1,2 мм длины. Апикальная часть их кладомных слоевищ несла 2–4 многоклеточных волоска. Их размеры зачастую превышали остальную часть проростка. Известно, что развитие гиалиновых волосков у фукоидов напрямую связано с концентрацией биогенов в среде. Разрастаясь и совершая постоянные движения в потоке воды, они, как было сказано выше, активно осуществляют функцию органотрофного питания. Исследования проростков видов *F. distichus* subsp. *evanescens* и *F. serratus*, проводимые другими авторами, показали, что количество и длина гиалиновых волосков имеют отрицательную корреляцию с содержанием в окружающей среде биогенных элементов, в частности нитратов и фосфатов (Steen, Scrosati, 2004; Guiry, Guiry, 2021). Авторы указанных работ отметили, что у *F. distichus* subsp. *evanescens* эта связь выражена сильнее, чем у *F. serratus*, и в обедненной биогенами среде на одном его проростке может одновременно развиваться более 20 гиалиновых волосков.

В авторских исследованиях при выращивании проростков *F. distichus* в культуральной среде формировалось не более четырех волосков (рис. 4.13, 3, 4). Это говорит лишь о том, что использовавшаяся культуральная среда имела достаточную для раннего развития фукуса концентрацию питательных веществ.

### 4.3. Морфологическое развитие и размножение фукуса

#### 4.3.1. Изучение роста и спороношения меченых растений в природной среде

Для изучения роста и спороношения растений в природной среде использовали разноразмерные разновозрастные меченые растения (рис. 4.14). В главе «Материалы и методы» подробно описаны методы их мечения, способы измерений, определения

среднесуточного и среднемесячного прироста ветвей. Там же дана расшифровка используемых в тексте и в подписях к рисункам условных обозначений ветвей разных порядков и растений разного возраста.

Напомним, что длина ветвей в таблицах данной монографии обозначается как  $L_n$ , где  $n$  показывает порядок ветви. Разновозрастные растения, имевшие на момент мечения разное количество дихотомий, отмечены как  $D_n$ , где  $n$  показывает число дихотомических ветвлений.



Рис. 4.14. Изменение фенологического состояния сообщества фукуса с мечеными разновозрастными растениями в период с 1 апреля по 4 ноября 2017 г. в месте проведения постоянных наблюдений в бухте Сероглазка. Фотографии сделаны 01.04.17 (1); 16.04.17 (2); 13.05.17 (3); 08.06.17 (4); 12.07.17 (5); 27.07.17 (6); 08.08.17 (7); 18.09.17 (8); 04.11.17 (9)

Выше было сказано, что на развитие *Fucus distichus* существенное влияние оказывают температура и соленость воды. Авторские исследования, основанные на изучении меченых растений, показали, что наиболее эффективно линейный рост *F. distichus* в Авачинской губе происходил в весенний и осенний периоды, когда температура воды не превышала 10–11°C, а соленость – 10‰. Отмечено, что в работе С. В. Малавенды (2011) указано, что активное увеличение размерно-массовых показателей и площади фотосинтетической поверхности у баренцевоморского *F. distichus* имеют место при переменной солености 10–25‰, и что нижней границей устойчивости этого вида к солености являются значения 5–10‰.

Вслед за сезонными гидрологическими и гидрохимическими изменениями у меченых растений всех возрастных групп заметно менялись средние значения прироста общей длины ( $AGR$ ). Это хорошо видно из табл. 4.2.

Анализ приведенных в ней данных показывает, что наиболее активный среднесуточный и среднемесячный прирост имел место у представителей групп  $D_1$  и  $D_3$ , а самые низкие показатели  $AGR_{мес}$  и  $AGR_{сут}$  имели растения  $D_5$ . Они же наряду с представителями группы  $D_4$  сформировали меньшее количество новых дихотомий, чем более молодые растения. Объясняется это тем, что в изучаемой микропопуляции более взрослые растения активнее выполняли функцию воспроизводства.

**Месячная ( $AGR_{мес}$ ) и суточная ( $AGR_{сут}$ ) скорость роста меченых растений *Fucus distichus* и количество дихотомий, образовавшихся у представителей разных возрастных групп в течение всего периода наблюдений**

Характеристика	Размерная группа на начало исследований				
	$D_1$	$D_2$	$D_3$	$D_4$	$D_5$
$AGR_{мес}$ (мм/мес)	32,8	24,2	36,7	28,0	23,0
$AGR_{сут}$ (мм/сут)	1,04	0,76	1,16	0,88	0,73
Количество новых дихотомий к концу наблюдений	6	5	5	4	4

У растений размерной группы  $D_3$  показатели  $AGR_{мес}$  и  $AGR_{сут}$  составили соответственно 36,7 мм/мес и 1,16 мм/сут. У образцов фукуса  $D_1$  они были несколько меньшими: 32,8 мм/мес и 1,04 мм/сут. В остальных размерных группах прирост был на 23,7–36,7% меньше, чем у растений  $D_3$ . К концу наблюдений общая длина растений в группах  $D_1$  и  $D_4$  варьировала в пределах 231–239 мм, в группах  $D_3$  и  $D_5$  – от 279 до 284 мм, а в группе  $D_2$  она не превышала 180 мм.

За 190 суток наблюдений у меченых фукусов образовалось от четырех до шести новых дихотомических ветвлений. В группе  $D_1$  сформировалось шесть новых дихотомий, из которых четыре возникли в летнее время (табл. 4.2). Для растений размерных групп  $D_2$  и  $D_3$  также было характерно активное образование ветвей в летний период (четыре из пяти вновь образовавшихся). Осенью (сентябрь – октябрь) в возрастных группах  $D_4$  и  $D_5$  сформировались одна и две ветви соответственно, а за все время наблюдений – по четыре ветви.

Изучение особенностей развития разновозрастных растений ( $D_1$  –  $D_5$ ) в прикамчатских водах показало, что фукусы размерной группы  $D_1$  характеризуются наибольшей скоростью линейного роста. К концу первой декады октября они способны сформировать до семи дихотомических ветвлений и уже при трех дихотомических ветвлениях могут участвовать в размножении. За период с 1 апреля по 7 октября растения группы  $D_2$  имели семь порядков ветвей, растения групп  $D_3$  и  $D_4$  – восемь порядков, а группы  $D_5$  – девять.

С 1 апреля по 13 мая у растений  $D_3$  и  $D_4$  был зарегистрирован наименьший суточный прирост общей длины (рис. 4.15), поскольку у большинства видов водорослей в этот период имеет место активный линейный рост. Сравнительно низкий прирост был отмечен у размерных групп  $D_1$ ,  $D_2$  и  $D_4$  в августе. Это время, как известно, является временем активного размножения вида. Второе заметное увеличение прироста длины слоевища у всех размерно-возрастных групп было отмечено осенью. Стоит отметить, в это время года  $AGR$  у представителей разных возрастных групп была разной. У размерной группы  $D_1$  максимальный прирост общей длины 2,33 мм/сут наблюдался в мае – июне.

Активный рост представителей группы  $D_2$  наблюдался в августе, он составлял 1,87 мм/сут. Для группы  $D_3$  был характерен резкий всплеск ростовых процессов в начале лета – до 2,26 мм/сут и плавное снижение  $AGR_{мес}$  – до 1,19 мм/сут – к середине сентября. У растений группы  $D_4$ , как и у представителей группы  $D_2$ , максимальное значение  $AGR_{сут}$  было отмечено в августе и составляло 1,6 мм/сут. У растений группы  $D_5$  значение  $AGR_{сут}$  в течение лета варьировало незначительно, от 0,46 до 1,08 мм/сут, однако в середине сентября у них было зарегистрировано резкое увеличение  $AGR_{сут}$  – до 2,21 мм/сут (рис. 4.15).

В целом скорость роста *F. distichus* в период наблюдений варьировала от 23,2 до 36,7 мм/мес или от 0,6 до 2,33 мм/сут, если выразить ее в показателях среднесуточного прироста. В работе А. Н. Камнева (1999) для этого вида указывается максимальный среднесуточный прирост – 0,8 мм/сут. Для растений *F. distichus*, произрастающих у берегов Ванкувера, максимальное значение  $AGR$  (14 мм/мес) зарегистрировано в осеннее время (Ang, 1991). Это существенно ниже, чем у изученных авторами представителей *F. distichus*. Вероятно, это связано с биогенным загрязнением района проведения

наблюдений за мечеными растениями, а также более южным расположением штата Ванкувер и, соответственно, с большим прогревом морских вод, омывающих его побережье. *F. distichus*, как уже говорилось выше, – бореально-арктический вид, поэтому оптимальными для его развития являются приполярные и холодоумеренные широты (Lüning, 1984; Coyer et al., 2006).

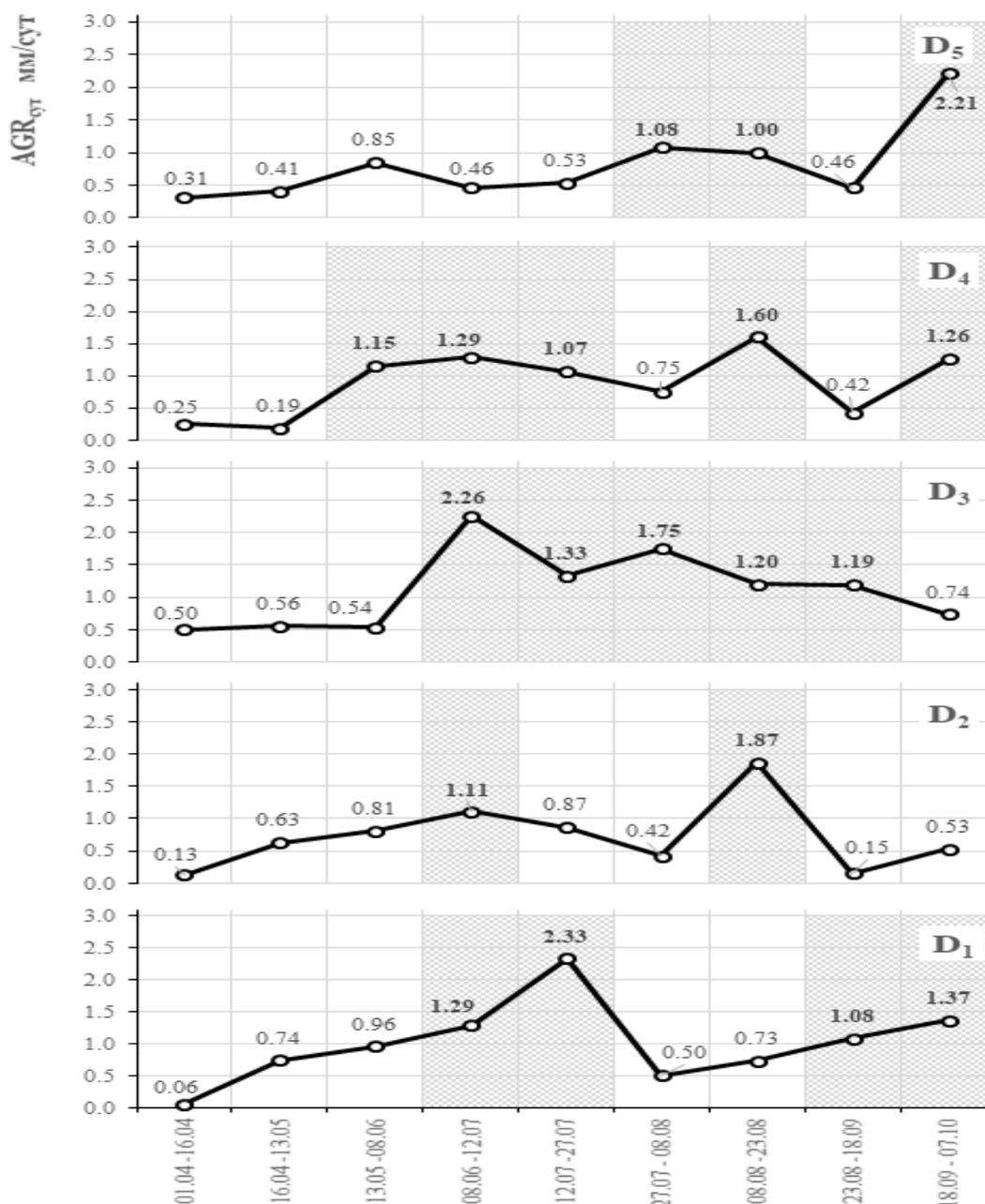


Рис. 4.15. Помесячные изменения среднесуточной скорости роста растений *Fucus distichus* в разноразмерных группах D<sub>1</sub> – D<sub>5</sub>

Более ранними исследованиями зарубежных авторов было показано, что для атлантических популяций *F. distichus* значения AGR изменяются от 25 до 40 мм/мес (Sideman, Mathieson, 1983a; Keser, Larson, 1984). Абсолютная скорость роста у других представителей рода *Fucus* значительно варьирует. У *F. vesiculosus* она может изменяться от 35 до 60 мм/мес (Keser, Larson, 1984). Наименьшая скорость роста (19–28 мм/мес) отмечена у *F. spiralis* (Niemeck, Mathieson, 1976). Учитывая эти данные, камчатскую популяцию *F. distichus* из Авачинской губы можно охарактеризовать как имеющую высокие темпы роста. Так, растения наименьшей из исследованных авторами размерных групп фукуса D<sub>1</sub> за полгода достигли промысловых размеров – 23 см длины.

Полученные авторами монографии данные кардинально меняют представления о биологии развития изучаемого вида в прикамчатских водах и показывают, что он не медленно, как это считалось ранее (Чмыхалова, 2005), а, напротив, активно растущий вид. Это, в свою очередь, меняет представление о возможности его практического использования, в частности позволяет увеличить нормы его изъятия и открывает перспективы введения вида в южнокамчатской части его ареала в товарную и санитарную марикультуру.

Анализ данных по скорости изменения размерных характеристик и морфогенетическому развитию меченых растений с использованием результатов изменения среднесуточного прироста ветвей разных порядков показал, что общая длина слоевища у представителей группы  $D_1$  наиболее активно увеличивалась с середины мая до середины июня, в основном за счет интенсивного роста ветвей  $L_2$ ,  $L_3$ ,  $L_4$  и  $L_5$ . Это видно из рис. 4.16. На нем в графическом виде показана интенсивность роста ветвей разных порядков у растений возрастных групп  $D_1 - D_3$ . Использованные для его построения значения  $AGR$ , характеризующие затухающий, слабый, активный и интенсивный рост у ветвей, приведены в главе 3 «Материалы и методы».

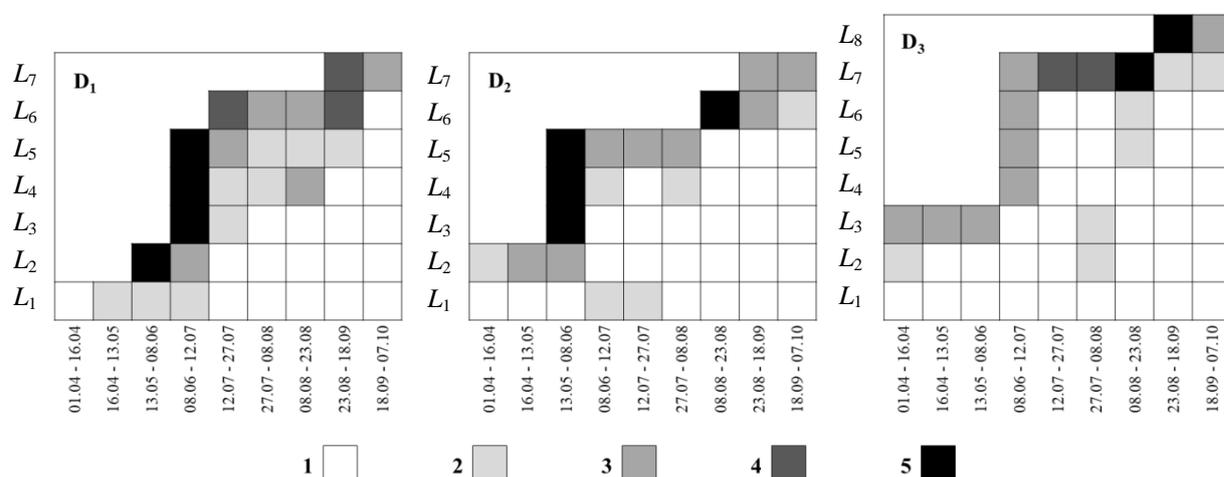


Рис. 4.16. Развитие дихотомических ветвей и динамика изменения их среднесуточного прироста у меченых растений *Fucus distichus* размерных групп  $D_1 - D_3$  с 1 апреля по 7 октября 2017 г. Условные обозначения  $AGR_{сут}$ : 1 – ветвь, прекратившая рост; 2 – с затухающим ростом; 3 – со слабым ростом; 4 – с активным ростом; 5 – с интенсивным ростом

В июне длина дня, постепенно увеличиваясь, достигла максимума, заметно повысились температура воздуха и прогрев прибрежных вод. Их соленость быстро понизилась до 4,9‰. В июле и августе при низкой солености, высокой температуре воздуха и воды интенсивность линейного роста субапикальных и расположенных ниже ветвей у разновозрастных групп растений  $D_1 - D_3$  снизилась, и их слабый рост осуществлялся только за счет роста апикальных ветвей. Вновь увеличился он в конце августа. Отмечено, что осенью  $AGR$  у ветвей разных порядков была разной.

У нижних ветвей  $L_1$ , самых младших представителей меченых растений  $D_1$ , выявлен постоянный рост нижних ветвей  $L_1 - L_4$  даже после появления пятого дихотомического ветвления. Достаточно необычно у растений группы  $D_3$  росли ветви  $L_7$ . Они появились 8 июня. В период интенсивного снижения солености воды и повышения ее температуры рост ветвей стал более активным, чем в начале июня. С 8 по 23 августа растения группы  $D_3$  характеризовались интенсивным среднесуточным приростом и формированием ветвей следующего порядка ( $L_8$ ).

Растения размерной группы  $D_4$  в начале вегетационного сезона уже имели ветви с формирующимися рецептакулами, поэтому их слабо выраженный линейный рост в апреле происходил одновременно с созреванием репродуктивных органов (рис. 4.17).

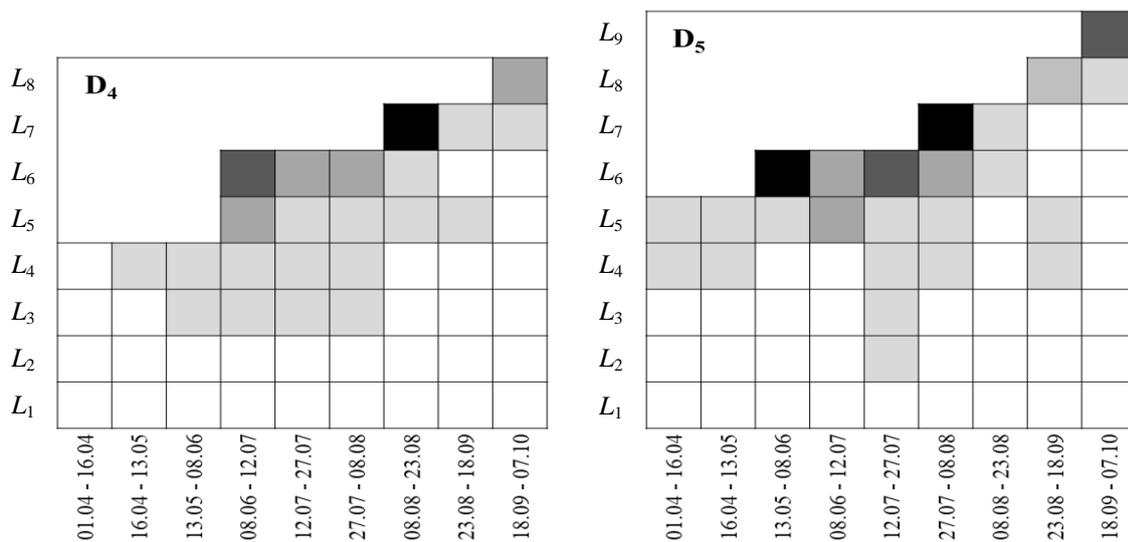


Рис. 4.17. Развитие дихотомических ветвей и динамика изменения их среднесуточного прироста у меченых растений *Fucus distichus* размерных групп  $D_4 - D_5$  с 1 апреля по 7 октября 2017 г. Условные обозначения  $AGR_{сут}$  соответствуют таковым на рис. 4.15

В период активного линейного роста слоевищ вплоть до начала июня растения этой возрастной группы не формировали новых дихотомических ветвлений. Они появились у них с 08.06.2017 по 12.07.2017. Седьмое дихотомическое ветвление у меченых растений  $D_4$  было зарегистрировано в августе, а ветви  $L_8$  появились только после 18 сентября.

Верхушечный и интеркалярный рост ветвей у меченых растений размерной группы  $D_4$ , по сравнению с таковыми у растений групп  $D_1$  и  $D_2$ , был заметно снижен, особенно во время активного весеннего роста, когда многие апикальные ветви начинали формировать рецептакулы. Самым активным в течение короткого периода времени рост ветвей  $L_7$  был в августе. Аналогичным образом развивались представители группы  $D_5$ , которые к началу эксперимента были уже достаточно сформированными. К апрелю в связи с завершением созревания половых продуктов часть ветвей у растений группы  $D_5$  вовсе прекратила свой рост.

На других ветвях фукусов этой возрастной группы концептакулы еще продолжали развитие, и только около одной трети их ветвей оставались стерильными и продолжали расти. В период наиболее активного поздневесеннего роста растения группы  $D_5$  образовали еще одно ветвление, при этом появившиеся ветви  $L_6$  интенсивно росли. Ветви  $L_7$  сформировались достаточно быстро: с 27.07.2017 до 08.08.2017 г., но затем скорость их роста снизилась. Следующие ветви ( $L_8$  и  $L_9$ ) появились у растений этой группы только к середине сентября, и  $AGR_{сут}$  у этих ветвей была незначительной.

При определении возраста и продолжительности жизни у представителей рода *Fucus* подсчитывают дихотомические ветвления (Камнев, 1989). Так, в Белом и Баренцевом морях у видов *F. vesiculosus* и *F. distichus* любой возрастной группы за один год формируется две дихотомии (Кузнецов, 1960; Максимова, 1980). Этот подход широко используется в современных исследованиях баренцевоморских фукусов (Шошина, 2001; Евсева, 2015; Канищева (Гончарова), Шошина, 2015).

Продолжительность жизни *F. distichus* оценивают по-разному. В большинстве отечественных исследований, посвященных изучению фукусов, указано, что она составляет от 7 до 12 лет и в среднем, как правило, не превышает девяти лет. Например, баренцевоморский *F. distichus* живет 8–9 лет (Максимова, 1980), у берегов южного Приморья – 7–9 лет (Камнев, 1999). В прибрежных водах юго-восточной Камчатки продолжительность его жизни составляет не более семи лет (Чмыхалова, 2010).

Зарубежные исследователи считают, что продолжительность жизни тихоокеанских и атлантических популяций *F. distichus* не превышает трех лет (Sideman, Mathieson, 1983a; Ang, 1991). Проведенные авторами исследования позволяют считать,

что российские исследователи завышали продолжительность жизни этого вида. Они показывают, что в течение вегетационного периода его самые молодые представители могут давать разное количество дихотомий (от 4 до 6). Это с очевидностью указывает на то, что метод определения возраста по количеству дихотомических ветвлений для камчатской популяции *F. distichus* неприемлем. Данные авторов ближе к выводам зарубежных исследователей, считающих, что продолжительность жизни у этого вида не превышает трех лет.

Таким образом, наблюдения за развитием разноразмерных меченых образцов *F. distichus* показывают, что наиболее активный рост в течение всего вегетационного сезона имеют самые молодые его представители – проростки с одним дихотомическим ветвлением. К концу вегетационного сезона их длина почти достигает таковой у растений, начавших свое развитие с конца осени предыдущего года. Максимальная скорость роста фукусов размерной группы  $D_1$  была отмечена в конце сентября (2,21 мм/сут).

У меченых образцов фукуса наряду с изучением ростовых процессов определялись помесечные изменения состояния фертильности (см. главу 3). Полученные в ходе этого исследования данные показаны ниже в форме таблиц. Представленные в них количественные показатели дают возможность судить о динамике созревания у меченых растений рецептакулов и иметь представление о морфогенетическом развитии растений, выражающемся в увеличении у них общей длины, длины ветвей разных порядков, определять время появления новых дихотомий и новых рецептакулов.

Анализ представленных в таблицах количественных данных позволяет, кроме того, судить об активности линейного роста слоевища в разные месяцы года и времени прекращения роста ветвей того или иного порядка. Анализ изменений во времени количества рецептакулов с разной степенью зрелости дает представления о скорости их созревания и периоде времени, необходимом для перехода из одной фазы зрелости в другую. Ранее было сказано о том, что выход в окружающую среду половых продуктов начинается в середине четвертой и первой половине пятой стадий зрелости рецептакулов. Данные изучения разновозрастных растений, представленные в составленных авторами монографии таблицах, дают представление о помесечных изменениях количества фертильных ветвей в стадиях зрелости  $\Phi_4$  и  $\Phi_5$ , а их количественное развитие – возможность судить о времени наибольшей активности воспроизводства растений разных возрастных групп.

В табл. 4.3 и 4.4 показано развитие во времени генеративных органов у растений  $D_1$  и  $D_2$ . В них приведены средние для группы значения всех показателей. Ошибки средних значений в таблицах не указаны из-за малой численности выборок, но главным образом потому, что исследования авторов показали, что одновозрастные растения фукуса развиваются достаточно синхронно, и разница между размерными показателями у них столь мала, что ею можно пренебречь.

Анализ данных из табл. 4.3 и 4.4 показывает, что у растений  $D_1$ , имевших на начало наблюдений только одну дихотомию, первые признаки фертилизации были зарегистрированы 8 июня, а первые рецептакулы в стадии  $\Phi_5$  отмечены 23 августа. Это дает основание говорить о том, что период между закладкой концептакулов и их созреванием до стадии зрелости половых продуктов и высывания зигот длился около 80 дней. Максимальное количество зрелых рецептакулов (20 шт.) у растений  $D_1$  было зарегистрировано 7 октября, когда они уже имели семь дихотомических ветвлений. Созрели они, как это видно из табл. 4.3, практически одновременно. Завершили размножение растения  $D_1$  4 ноября.

Под зиму они ушли, имея семь дихотомических ветвлений. При этом большее количество их апикальных ветвей, 34 из 43, или 79%, имели признаки зрелости рецептакулов, характерные для стадий  $\Phi_3$  и  $\Phi_4$ .

С 3 декабря по 1 февраля состояние фертильности у них практически не изменилось, и более зрелые концептакулы в это наиболее холодное время отсутствовали.

Таблица 4.3

**Развитие меченых растений *Fucus distichus* ( $D_1$ ), произраставших в Авачинской губе  
в районе побережья, расположенном в бухте Сероглазка, в период с 01.04.2017 по 01.02.2018**

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка, мм							Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$	$L_5$	$L_6$	$L_7$			$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
1	01.04.17	1+	11	–	–	–	–	–	–	34	2	2	–	–	–	–	–
2	16.04.17	1+	12	–	–	–	–	–	–	35	2	2	–	–	–	–	–
3	13.05.17	2+	16	28	–	–	–	–	–	55	4	4	–	–	–	–	–
4	08.06.17	2+	20	35	–	–	–	–	–	80	4	2	2	–	–	–	–
5	12.07.17	5+	21	35	20	20	25	–	–	123	26	22	4	–	–	–	–
6	27.07.17	5+	21	35	20	21	28	–	–	130	22	7	6	4	5	–	–
7	08.08.17	6+	21	35	21	21	32	10	–	160	61	34	12	8	4	3	–
8	23.08.17	6+	21	35	23	23	26	15	–	166	61	18	17	15	5	4	2
9	18.09.17	6+	21	35	21	26	35	35	–	177	61	9	7	10	23	8	4
10	07.10.17	7+	21	35	21	27	38	43	12	215	72	2	7	14	14	15	20
11	04.11.17	7+	21	35	21	27	38	45	14	221	56	–	4	12	16	20	4
12	03.12.17	7+	21	35	21	27	38	45	15	223	44	5	3	2	18	16	–
13	04.01.18	7+	21	35	21	27	38	45	15	223	43	5	3	2	18	15	–
14	01.02.18	7+	21	35	21	27	38	45	16	225	43	5	3	2	18	15	–

Такая стратегия развития меченых растений вполне объяснима: готовясь к зимовке, в октябре и ноябре они, как это показали наблюдения авторов, завершили выброс зигот, но ушли под зиму с солидной порцией недозрелых половых продуктов, oogониев и антеридиев, находящихся на завершающей стадии развития. Можно предполагать, что в следующем вегетационном сезоне их весеннее размножение будет более активным, чем на первом году жизни.

У меченых растений  $D_2$  первые признаки фертилизации рецептакулов появились также 8 июня, а первый зрелый рецептакул был зарегистрирован 23 августа. У этого растения период созревания пришелся на летнее время и был чуть короче.

Таблица 4.4

**Развитие меченых растений *Fucus distichus* ( $D_2$ ), произраставших в Авачинской губе  
в районе побережья, расположенном в бухте Сероглазка, в период 01.04.2017 по 01.02.2018 г.**

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка, мм								Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$	$L_5$	$L_6$	$L_7$	$L_8$			$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
1	01.04.17	2+	10	13	–	–	–	–	–	–	36	6	6	–	–	–	–	–
2	16.04.17	2+	10	15	–	–	–	–	–	–	38	6	6	–	–	–	–	–
3	13.05.17	2+	10	24	–	–	–	–	–	–	55	6	6	–	–	–	–	–
4	08.06.17	2+	15	30	–	–	–	–	–	–	76	6	3	3	–	–	–	–
5	12.07.17	4+	16	30	20	22	20	–	–	–	115	14	6	5	3	–	–	–
6	27.07.17	5+	16	30	20	27	27	–	–	–	128	24	10	8	5	1	–	–
7	08.08.17	5+	16	30	20	27	34	–	–	–	133	24	8	7	6	2	1	–
8	23.08.17	6+	16	30	21	28	39	15	–	–	161	34	8	9	7	4	5	1
9	18.09.17	7+	16	30	21	28	39	25	10	–	168	40	4	5	11	8	6	6
10	07.10.17	7+	16	30	21	28	39	25	10	–	175	40	2	2	2	8	14	12
11	04.11.17	7+	16	30	21	28	39	26	12	–	178	32	2	2	–	6	20	2
12	03.12.17	7+	16	30	21	28	39	26	14	–	180	30	1	1	2	4	22	–
13	04.01.18	8+	16	30	21	28	39	26	16	9	191	36	6	2	2	4	22	–
14	01.02.18	8+	16	30	21	28	39	26	16	11	193	36	6	2	2	4	22	–

Размножались растения  $D_2$  с 18 октября до 4 ноября. Под зиму они ушли стерильными, имея восемь дихотомических ветвей. Основная часть рецептакулов у представителей этой возрастной когорты имела четвертую стадию зрелости, и она оставалась неизменной в течение всего зимнего периода, с декабря по февраль.

Сравнение морфогенеза и размножения растений  $D_2$  с растениями  $D_1$  показывает, что стратегия их сезонного развития в целом одинакова и направлена в большей мере на рост и созревание растений, чем на их размножение. За первый год вегетации представители этой возрастной группы успевают высеять небольшое количество половых продуктов с конца августа по начало ноября. Зимой рассеивание половых продуктов и зигот у них останавливается. Авторы данной работы судят об этом потому, что рецептакулы у этих растений с 3 декабря по 1 февраля не изменили состояния зрелости  $\Phi_4$  на  $\Phi_5$ .

У растений  $D_3$  (табл. 4.5), имевших на период мечения три дихотомических ветвления, первые апикальные ветви, имеющие признаки закладки концептакулов, появились раньше, чем у более молодых растений  $D_1$  и  $D_2$ , однако в размножение они, как и представители младшего возраста, вступили только 23 августа. Размножались они более активно и в течение более длительного периода – с конца августа до начала декабря. Наиболее активно концептакулы закладывались у них в июле. Так, при обследовании, проведенном авторами 12.07.2017, признаки фертилизации имели только 20 апикальных ветвей, а самое большое общее количество рецептакулов у растений  $D_3$  было обнаружено 18.09.2017 и 7.10.2017 г. и составило 44.

Таблица 4.5

**Развитие меченых растений *Fucus distichus* ( $D_3$ ), произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном в бухте Сероглазка, в период с 01.04.2017 по 01.02.2018 г.**

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка, мм									Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$	$L_5$	$L_6$	$L_7$	$L_8$	$L_9$			$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
1	01.04.17	3+	19	25	15	–	–	–	–	–	–	64	8	8	–	–	–	–	–
2	16.04.17	3+	19	26	20	–	–	–	–	–	–	72	8	8	–	–	–	–	–
3	13.05.17	3+	19	26	30	–	–	–	–	–	–	87	8	5	3	–	–	–	–
4	08.06.17	3+	19	26	45	–	–	–	–	–	–	101	8	3	1	4	–	–	–
5	12.07.17	7+	19	26	45	20	20	20	20	–	–	180	32	20	3	5	4	–	–
6	27.07.17	7+	19	26	45	20	20	20	35	–	–	200	32	15	5	6	4	2	–
7	08.08.17	7+	19	27	46	20	21	22	47	–	–	221	32	8	6	7	6	5	–
8	23.08.17	7+	19	27	46	20	21	22	59	–	–	260	32	2	4	8	11	3	4
9	18.09.17	8+	19	27	46	20	21	22	60	40	–	270	44	10	2	3	7	11	11
10	07.10.17	8+	19	27	46	20	21	22	61	48	–	284	44	4	3	2	4	8	23
11	04.11.17	8+	19	27	46	20	21	22	62	49	11	295	30	3	2	1	2	10	12
12	03.12.17	8+	19	27	46	20	21	22	62	49	12	296	20	2	2	2	1	11	2
13	04.01.18	8+	19	27	46	20	21	22	62	49	13	297	18	2	2	2	1	11	–
14	01.02.18	9+	19	27	46	20	21	22	62	49	13	297	24	8	2	2	1	11	–

У обсуждаемой группы меченых растений, как и у представителей групп  $D_1$  и  $D_2$ , с декабря по февраль состояние зрелости практически не менялось, и большая часть рецептакулов в зимнее время находилась в стадии зрелости  $\Phi_4$ , которая, как было указано выше, характеризуется раздутием рецептакулов, наличием в пространстве между концептакулами и в самих концептакулах большого количества альгинатной слизи. Она является не только запасным веществом, но также выполняет криопротекторную функцию, препятствуя повреждению созревающих половых продуктов. Проведенное изучение внутреннего строения рецептакулов показало, что в то время как оогонии еще

не имеют делений в концептакулах, встречаются уже вполне оформленные антеридии, следовательно, мужские половые продукты созревают намного раньше, чем женские.

В табл. 4.6 представлены результаты изучения линейного роста и развития растений фукуса ( $D_4$ ), которые на момент мечения имели по четыре дихотомических ветвления и по 24 апикальных ветви. 12 из них имели едва наметившиеся крышки концептакулов, восемь находились в стадии  $\Phi_1$ , три – в стадии  $\Phi_2$  и одна – в стадии  $\Phi_3$ .

Представители этой возрастной группы, судя по всему, начали свой рост еще осенью 2016 г., затем, имея несколько дихотомических ветвлений, они перезимовали. В течение осени и последующего зимнего периода у них успели сформироваться несколько рецептакулов с разной степенью зрелости. В середине мая только один из них был в стадии  $\Phi_4$ . Первые зрелые рецептакулы в стадии  $\Phi_5$  появились у них только во второй декаде июля.

Таблица 4.6

**Развитие меченых растений *Fucus distichus* ( $D_4$ ), произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном в бухте Сероглазка, в период с 01.04.2017 по 01.02.2018 г.**

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка, мм										Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$	$L_5$	$L_6$	$L_7$	$L_8$	$L_9$	$L_{10}$			$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
1	01.04.17	4+	10	12	25	15	–	–	–	–	–	–	62	12	8	3	1	–	–	–
2	16.04.17	4+	10	12	25	17	–	–	–	–	–	–	64	12	8	3	1	–	–	–
3	13.05.17	4+	10	12	26	21	–	–	–	–	–	–	69	12	4	5	2	1	–	–
4	08.06.17	4+	10	12	29	30	–	–	–	–	–	–	81	12	3	4	3	2	–	–
5	12.07.17	6+	10	12	30	31	25	35	–	–	–	–	143	29	7	11	4	5	2	1
6	27.07.17	6+	10	12	32	33	28	45	–	–	–	–	160	34	9	6	6	6	4	3
7	08.08.17	6+	10	12	32	33	29	53	–	–	–	–	169	34	3	3	6	7	6	9
8	23.08.17	7+	10	12	32	33	30	54	23	–	–	–	194	40	5	4	7	4	9	11
9	18.09.17	7+	10	12	32	33	31	54	30	–	–	–	202	40	3	2	4	3	15	13
10	07.10.17	8+	10	12	32	33	31	54	31	12	–	–	215	45	5	4	4	4	9	19
11	04.11.17	8+	10	12	32	33	31	54	32	15	–	–	219	26	2	2	1	3	16	2
12	03.12.17	9+	10	12	32	33	31	54	32	17	7	–	228	33	8	1	2	2	19	1
13	04.01.18	9+	10	12	32	33	31	54	34	22	12	–	240	33	6	3	3	2	19	–
14	01.02.18	10+	10	12	32	33	31	54	34	22	14	8	250	33	4	4	4	2	19	–

Период размножения растений  $D_4$  длился с июля до конца эксперимента. При этом самая активная его фаза пришлась на сентябрь. Так, 23.08.2017, 18.09.2017 и 07.10.2017 г. растения этой возрастной группы соответственно имели 11, 13 и 19 рецептакулов в стадии зрелости  $\Phi_5$ .

От общего числа фертильных ветвей этого растения рецептакулы  $\Phi_4$  составили около 57%. В те же даты обследования состояния растений: 23.08.2017, 18.09.2017 и 07.10.2017 г., они имели самое большое общее количество рецептакулов, находившихся в разной степени зрелости: 40, 40 и 45 соответственно.

В январе и феврале у представителей этой возрастной группы самыми многочисленными были рецептакулы в стадии развития  $\Phi_5$ . При этом в период с 04.01.2018 по 01.02.2018 г. ни один из рецептакулов зрелостью  $\Phi_4$  не перешел в стадию зрелости  $\Phi_5$ . Это еще раз подтверждает вывод авторов о том, что выход половых продуктов в самое холодное время года, неблагоприятное для прикрепления и прорастания зигот, приостанавливается.

Под зиму меченые растения этой группы ушли, имея 19 рецептакулов в стадии зрелости  $\Phi_4$ . Они, как и более молодые растения  $D_1 - D_3$ , не имели рецептакулов

в стадии зрелости  $\Phi_5$ . К этому времени растения  $D_4$  имели уже 10 дихотомических ветвлений и их общая длина увеличилась с 62 до 250 мм, т. е. в четыре раза.

Растения  $D_5$  имели совершенно отличный от представителей группы  $D_4$  сценарий развития (табл. 4.7). Как и последние, они к моменту мечения были уже второгодними, т. е. вегетирующими второй вегетационный сезон. На момент мечения представители этой группы после осеннего рассеивания зигот сохраняли в общей сложности 23 рецептакула в разной степени фертильности, в том числе по три штуки в стадии зрелости  $\Phi_5$ . Поэтому данные представители фукуса приняли активное участие в весеннем воспроизводстве популяции и продолжали размножаться до июня включительно.

С апреля до мая часть фертильных рецептакулов у них отвалилась, но в этот же период кустики  $D_5$  дали новые дихотомические ветви. В июле и августе они восстанавливали свою силу, росли и увеличивали массу, но, как видно из данных, приведенных в табл. 4.7, они не формировали новых рецептакулов в стадиях  $\Phi_4$  и  $\Phi_5$ .

К концу второго сезона вегетации у представителей возрастной группы  $D_5$  в результате увеличения количества дихотомических ветвлений появились новые апикальные ветви. К декабрю 44 из них уже имели признаки фертилизации. Удивительно, но вклад в общее воспроизводство популяции у растений этого возраста был меньшим, чем у растений более младшей возрастной группы  $D_4$ , имевших достаточно большое количество зрелых рецептакулов уже в июне.

Таблица 4.7

Развитие меченых растений *Fucus distichus* ( $D_5$ ), произраставших в Авачинской губе в районе побережья, расположенном в бухте Сероглазка, в период с 01.04.2017 по 01.02.2018 г.

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка, мм										Высота растения	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$	$L_5$	$L_6$	$L_7$	$L_8$	$L_9$	$L_{10}$			$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
1	01.04.17	5+	25	15	22	31	21	–	–	–	–	–	135	23	3	4	6	4	3	3
2	16.04.17	5+	25	15	22	32	22	–	–	–	–	–	140	23	2	2	5	7	3	4
3	13.05.17	5+	25	15	23	35	25	–	–	–	–	–	151	23	–	–	4	3	10	6
4	08.06.17	6+	25	15	23	35	26	29	–	–	–	–	173	32	10	2	1	2	5	12
5	12.07.17	6+	25	15	23	35	34	37	–	–	–	–	189	20	5	3	6	2	4	1
6	27.07.17	6+	25	15	24	38	37	49	–	–	–	–	197	20	4	3	4	5	4	–
7	08.08.17	7+	25	15	24	39	38	53	12	–	–	–	210	34	15	2	5	8	4	–
8	23.08.17	7+	25	15	24	39	38	54	14	–	–	–	225	34	15	2	5	8	4	–
9	18.09.17	8+	25	15	24	40	40	54	14	12	–	–	237	42	9	5	4	6	9	9
10	07.10.17	8+	25	15	24	40	40	54	14	15	–	–	246	35	3	4	8	12	6	2
11	04.11.17	9+	25	15	24	40	40	54	14	15	16	–	279	44	7	2	2	15	18	–
12	03.12.17	9+	25	15	24	40	40	54	14	17	19	–	286	44	7	2	2	10	23	–
13	04.01.18	9+	25	15	24	40	40	54	14	17	23	–	297	44	3	3	4	11	23	–
14	01.02.18	10+	25	15	24	40	40	54	14	17	25	7	308	52	12	4	5	6	25	–

В июле и августе растения возрастной группы  $D_5$ , как было сказано выше, практически не размножались. В сентябре – октябре они вновь рассеяли некоторое количество зигот, а с ноября до начала февраля активность их размножения вновь снизилась. Вместе с тем следует отметить, что в рецептакулах *F. distichus* в это время шел процесс активной закладки и созревания половых продуктов.

В целом анализ данных, приведенных в табл. 4.7, позволяет говорить о том, что размножение растений  $D_5$  происходило иначе, чем растений возрастной группы  $D_4$ . Оно было не столь активным, осуществлялось в течение более сжатого срока и порционно, т. е. достаточно вяло. Судя по тому, что в зиму растения  $D_5$  ушли с большим

количеством созревающих половых продуктов, можно предполагать, что, перезимовав, они продолжают свое развитие и в течение третьего вегетационного сезона.

Обобщая результаты изучения меченых растений камчатской популяции *F. distichus*, можно говорить, что данный многолетний вид характеризует относительно высокая скорость роста и что в течение одного вегетационного сезона, произрастая в литоральной зоне, его представители способны формировать 6–7 дихотомических ветвлений.

В разные сезоны года активность размножения у фукуса разная, но, как это видно из представленных в работе данных, оно происходит практически постоянно и приостанавливается только на короткий зимний период при отрицательной температуре воды. Однако судя по нарастанию степени фертильности рецептакулов, у изучаемого вида даже в это время очень медленно продолжается развитие половых органов. До наступления зимних месяцев у растений всех возрастных групп успевшие созреть половые продукты, яйцеклетки и антерозоиды дают зиготы, которые рассеиваются вплоть до начала холодного зимнего периода.

Зимуют представители всех возрастных групп, имея большое количество рецептакулов в стадии, предшествующей полному созреванию. Пробки в остиолях концептакулов препятствуют высыпанию зигот. Именно поэтому после относительного зимнего покоя в марте у них, судя по всему, происходит полное созревание половых продуктов, и в апреле – мае наблюдается ранневесенний пик массового размножения.

Сложение календарных сроков, в течение которых разные меченые растения фукуса выбрасывали в окружающую среду зиготы, показывает, что размножение у камчатской популяции *F. distichus* происходит практически постоянно, кроме самых холодных месяцев года – января и февраля, когда литоральная зона – основное место произрастания фукуса – бывает покрыта припайным льдом и плотным снежным покровом. Растянутые сроки размножения и высокая активность репродуктивных процессов являются гарантией успеха воспроизводства вида и сохранения его популяций от вымирания в неблагоприятных условиях произрастания. Этой же причиной, гибкостью воспроизводства, можно объяснить и высокую способность вида к сохранению и расширению ареала.

#### **4.3.2. Изучение развития взрослых растений фукуса в искусственной среде**

Для выявления скорости процессов фертилизации фукуса при температуре воды не более  $+4 \pm 1^\circ\text{C}$  и световом довольствии, близком к таковому в природных условиях, взрослые растения фукуса содержали в аквариуме. Для этого из природной среды были взяты два образца ( $D_6$  и  $D_7$ ) с шестью и семью дихотомическими ветвлениями. Они были помещены в небольшой аквариум с профильтрованной морской водой. В течение всего эксперимента он находился в инкубаторе, имеющем стеклянную дверцу, пропускавшую естественный свет.

Наблюдения за развитием экспериментальных растений вели с 06.11.2018 по 06.05.2019 гг. Через определенные промежутки времени их доставали из воды, слегка осушали фильтровальной бумагой и подсчитывали количество дихотомий, апикальных ветвей в стерильном и фертильном состоянии. У фертильных ветвей по описанным выше, в разделе 4.1, морфологическим признакам определяли стадию фертильности. Таким образом определяли не только общее количество фертильных рецептакулов, но и количество рецептакулов, находящихся в разных стадиях созревания половых продуктов.

Один раз в неделю в аквариуме меняли морскую воду и предметные стекла. При замене воды фотографировали его дно. По плотности развивающихся на нем проростков и результатам изучения под микроскопом лежащих на дне предметных стекол судили об успехе воспроизводства. Наличие на них прикрепленных зигот свидетельствовало о процессах их высыпания. Вынутые из воды растения регулярно фотографировали. Изменение во времени внешнего вида экспериментальных образцов фукуса показано на рис. 4.18 и 4.19.

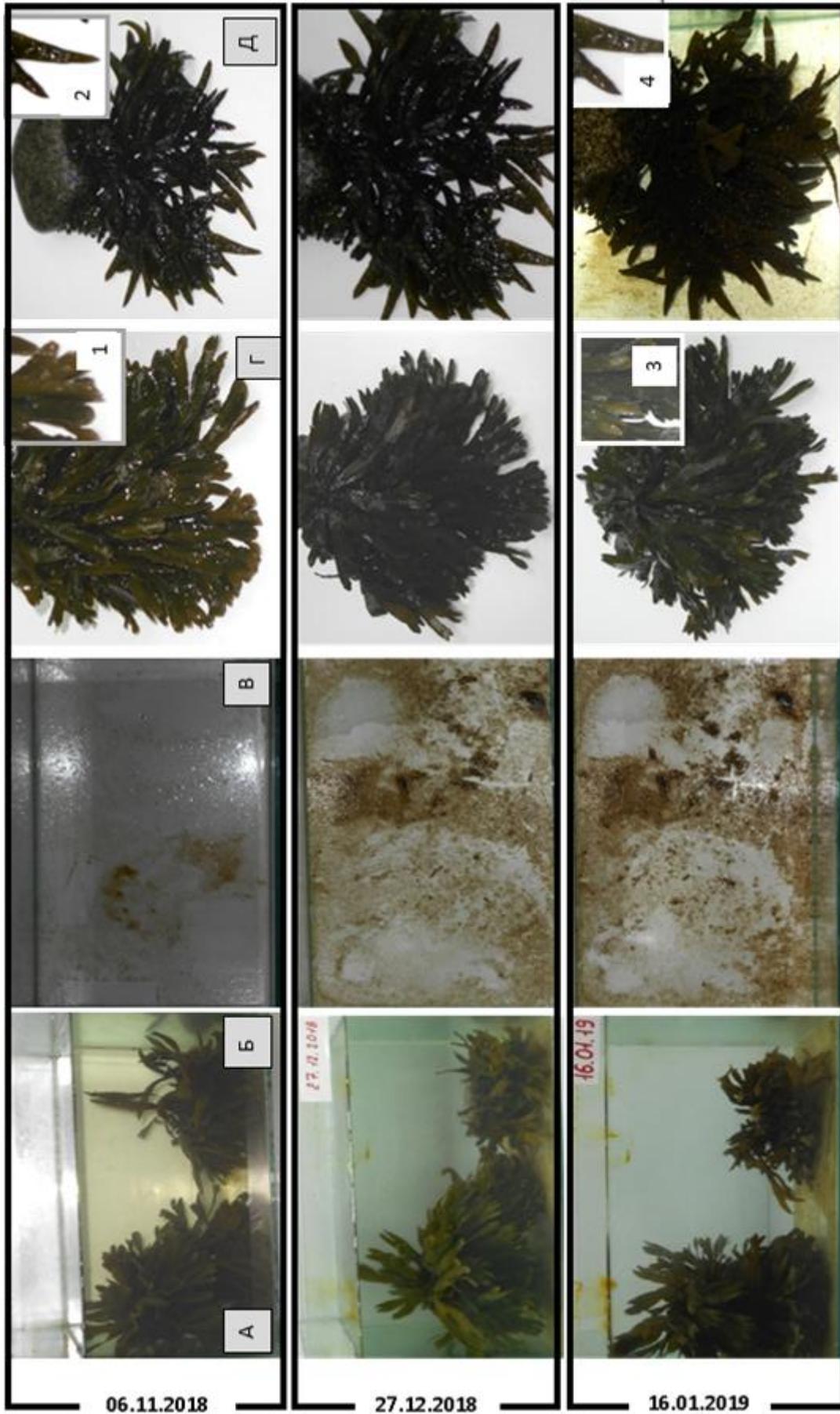


Рис. 4.18. *Fucus distichus* в аквариуме (А, Б), вне аквариума (Г, Д), плотность произрастания эмбрионов на дне аквариума (В) в период с 6.11.2018 г. по 16.01.2019 г. На врезках рисунков в рядах Г и Д даны увеличенные фрагменты стерильных ветвей (1); рецептакулов в стадиях зрелости  $\Phi_1 - \Phi_2$  (2);  $\Phi_3 - \Phi_4$  (3);  $\Phi_4 - \Phi_5$  (4)

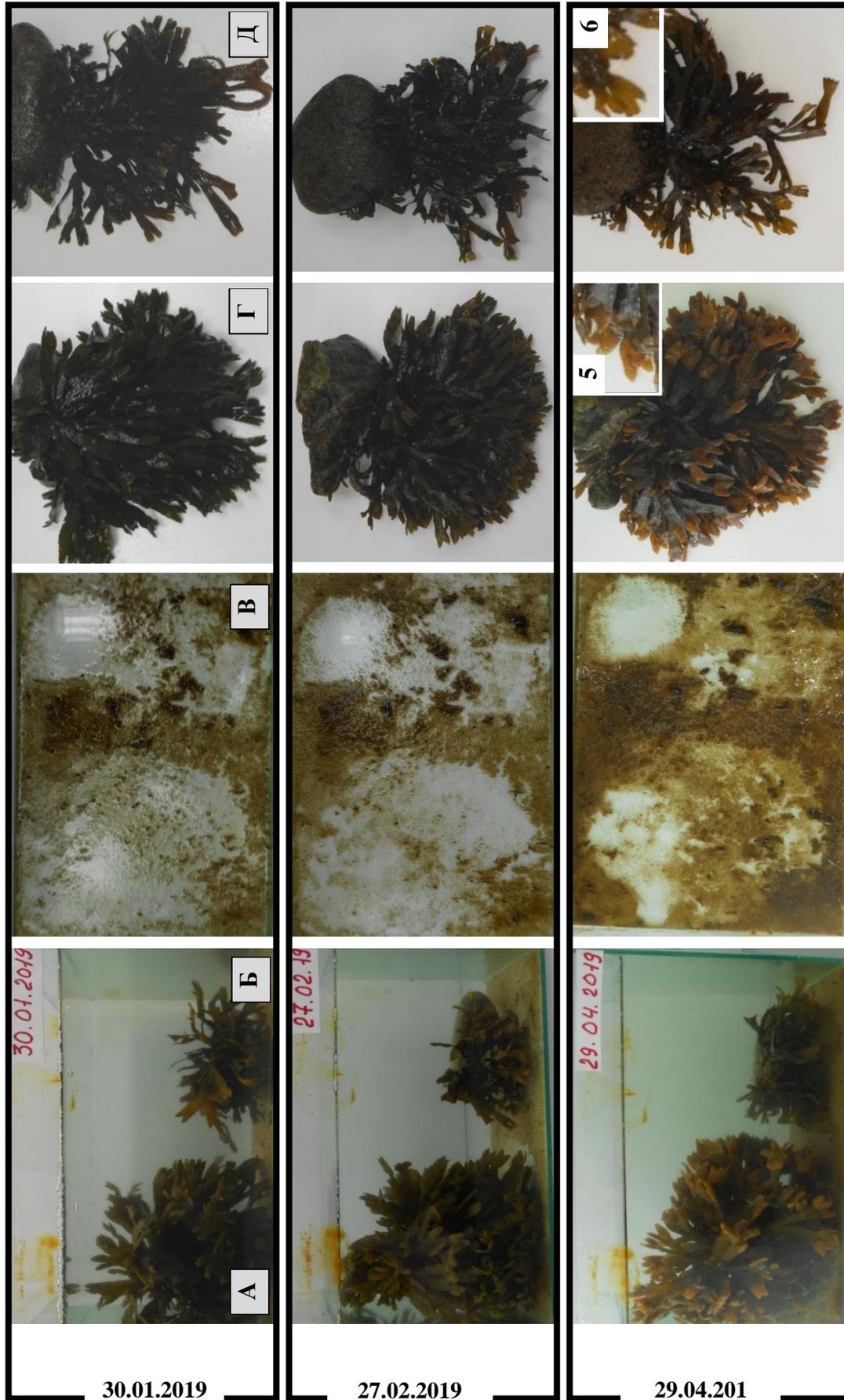


Рис. 4.19. *Fucus distichus* в аквариуме (А, Б), вне аквариума (Г, Д), плотность произрастания эмбрионов на дне аквариума (В) в период с 30.01.2019 г. по 29.04.2019 г. На врезках рисунков в рядах Г и Д даны увеличенные фрагменты ветвей с рецептакулами в стадиях зрелости Ф<sub>5</sub> (5) и ветвей, регенерировавших после разрушения рецептакулов (6)

Одновременно с определением у изучаемых растений общего количества фертильных рецептакулов и рецептакулов с разной степенью фертильности в течение всего периода наблюдений вели измерение длины ветвей каждого порядка, начиная с ветви первого порядка  $L_1$ . Данные, полученные в ходе описанного выше эксперимента, представлены в табл. 4.8 и 4.9.

Таблица 4.8

Изменение размерных характеристик и состояния фертильности рецептакулов у *Fucus distichus* ( $D_6$ ) в период эксперимента

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка, мм						$L_{\text{общ}}$	Общее кол-во рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$	$L_5$	$L_6$			$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
1	06.11.18	6	16	18	14	21	20	24	186	36	36	0	0	0	0	0
2	14.11.18	6	16	18	14	21	20	24	186	36	36	0	0	0	0	0
3	20.11.18	6	16	18	14	21	20	24	186	36	36	0	0	0	0	0
4	26.11.18	6	16	18	14	21	20	24	187	36	36	0	0	0	0	0
5	03.12.18	6	16	18	14	21	20	24	187	36	36	0	0	0	0	0
6	10.12.18	6	16	18	14	21	20	24	187	36	36	0	0	0	0	0
7	17.12.18	6	16	18	14	21	20	24	187	36	36	0	0	0	0	0
8	20.12.18	6	16	18	14	21	20	24	189	36	36	0	0	0	0	0
9	27.12.18	6	16	18	14	21	20	24	190	36	36	0	0	0	0	0
10	09.01.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	24	12	0	0	0	0
11	16.01.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	24	12	0	0	0	0
12	23.01.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	15	14	7	0	0	0
13	30.01.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	15	14	7	0	0	0
14	06.02.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	7	17	12	0	0	0
15	14.02.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	3	5	19	9	0	0
16	20.02.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	0	5	10	17	4	0
17	27.02.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	0	4	8	12	10	2
18	06.03.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	0	4	6	8	10	8
19	13.03.19	6	16	18	14	21	20	24	192	36	0	0	8	10	10	8
20	21.03.19	6	16	18	14	21	20	24	192	36	0	0	4	8	16	8
21	27.03.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	0	0	1	6	13	16
22	08.04.19	6	16	18	14	21	20	24	190	36	0	0	0	2	9	25
23	15.04.19	6	16	18	14	21	20	24	171	26	0	0	0	0	4	22
24	29.04.19	6	16	18	14	21	20	24	154	15	0	0	0	0	0	15
25	06.05.19	6	16	18	14	21	20	24	132	6	0	0	0	0	0	6

Анализ представленных в таблицах данных свидетельствует о том, что разные кусты фукуса в период эксперимента развивались по-разному. Растение  $D_6$  в начале наблюдений (06.11.2018 г.) имело длину 186 мм и находилось в предфертильном состоянии ( $\Phi_0$ ). Таким оно оставалось до 27.12.2018 г. В начале января 12 рецептакулов перешли в следующую фазу фертильности ( $\Phi_1$ ). Процесс созревания рецептакулов осуществлялся вплоть до конца эксперимента. 06.05.2019 у растения  $D_6$  еще оставались шесть фертильных рецептакулов в стадии  $\Phi_5$ . Длина растения за счет разрушения отцветавших рецептакулов к 6 мая уменьшилась до 132 мм.

Анализ изменений длины растения  $D_6$  (табл. 4.8) свидетельствует о том, что она почти до конца эксперимента осталась без изменений: то несколько удлинялась, особенно с февраля по март, то вновь становилась короче из-за разрушения рецептакулов, завершивших свою репродуктивную функцию. Стоит отметить, что температурный режим весь период выращивания оставался неизменным. На активизацию роста растений

в марте повлияло, по всей видимости, улучшение светового режима, выразившееся в увеличении длины дня.

Образец  $D_7$  в начале наблюдений имел длину 189 мм (табл. 4.9). К 20 ноября он вытянулся до 194 мм за счет прироста длины самых зрелых рецептакулов. После разрушения этих и всех появившихся после них рецептакулов общая длина растения уменьшилась до 139 см. У этого образца в период с 06.11.2018 по 09.01.2019 непрерывно созревали рецептакулы и высыпались половые продукты. 23.01.2019 у него осталось только три рецептакула в стадии зрелости  $\Phi_5$ , а после 23.01.2019 началась закладка новых.

Таблица 4.9

**Изменение размерных характеристик и состояния фертильности рецептакулов у *Fucus distichus* ( $D_7$ ) в период эксперимента**

№ п/п	Дата измерений	Число дихотомических ветвлений	Длина ветвей разного порядка, мм							$L_{\text{общ}}$	Общее количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
			$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$	$L_5$	$L_6$	$L_7$			$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
1	06.11.18	7	23	28	29	28	22	16	17	189	44	0	0	10	19	10	5
2	14.11.18	7	23	28	29	28	22	16	17	189	44	0	0	6	14	16	8
3	20.11.18	7	23	28	29	28	22	16	17	194	44	0	0	0	17	15	12
4	26.11.18	7	23	28	29	28	22	16	17	190	40	0	0	0	13	15	12
5	03.12.18	7	23	28	29	28	22	16	17	190	38	0	0	0	7	14	17
6	10.12.18	7	23	28	29	28	22	16	17	187	36	0	0	0	5	18	16
7	17.12.18	7	23	28	29	28	22	16	17	187	26	0	0	0	0	5	21
8	20.12.18	7	23	28	29	28	22	16	17	182	21	0	0	0	0	3	18
9	27.12.18	7	23	28	29	28	22	16	17	182	17	0	0	0	0	1	16
10	09.01.19	7	23	28	29	28	22	16	17	168	9	0	0	0	0	0	9
11	16.01.19	7	23	28	29	28	22	16	17	152	5	0	0	0	0	0	3
12	23.01.19	7	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
13	30.01.19	7	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
14	06.02.19	6	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
15	14.02.19	6	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
16	20.02.19	6	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
17	27.02.19	6	23	28	29	28	22	16	17	129	0	0	0	0	0	0	0
18	06.03.19	7	23	28	29	28	22	16	17	131	0	0	0	0	0	0	0
19	13.03.19	7	23	28	29	28	22	16	17	132	0	0	0	0	0	0	0
20	21.03.19	7	23	28	29	28	22	16	17	132	0	0	0	0	0	0	0
21	27.03.19	7	23	28	29	28	22	16	17	134	0	0	0	0	0	0	0
22	08.04.19	7	23	28	29	28	22	16	17	136	0	0	0	0	0	0	0
23	15.04.19	7	23	28	29	28	22	16	17	137	0	0	0	0	0	0	0
24	29.04.19	7	23	28	29	28	22	16	17	137	0	0	0	0	0	0	0
25	06.05.19	7	23	28	29	28	22	16	17	139	0	0	0	0	0	0	0

У образца *F. distichus* ( $D_7$ ) в период развития продолжался линейный рост слоевища. Он был очень медленным. К 15.01.2019 г. после разрушения верхушечных апикальных ветвей длина этого кустика уменьшилась до 129 мм, к 06.05.2019 г. она вновь увеличилась, но лишь на 10 мм. При этом у растения  $D_7$  сформировалась новая дихотомия.

В графическом виде изменения длины растений  $D_6$  и  $D_7$ , содержащихся в аквариуме в период с 06.11.2018 по 30.04.2019 гг., показаны на рис. 4.20. Представленные на нем кривые свидетельствуют о том, что особенностью развития представителей изучаемого вида является то, что весьма близкие по размерно-возрастным характеристикам растения в одних и тех же условиях существования имеют разную стратегию роста. Их размерные характеристики в течение полугода менялись по-разному, отрицательный прирост длины слоевищ встречался в разные месяцы, но имел при этом одинаковую величину.

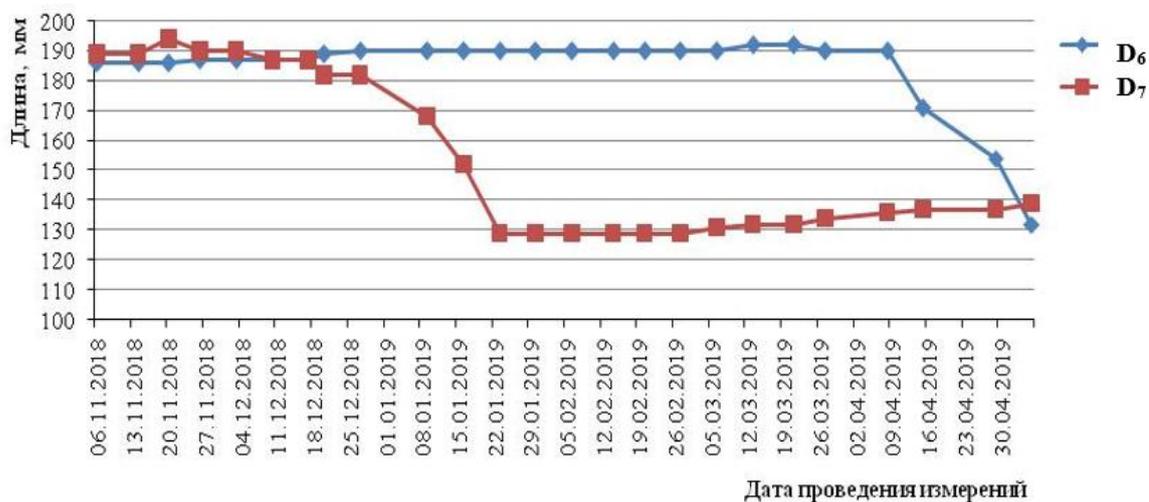


Рис. 4.20. Изменение длины экспериментальных растений  $D_6$  и  $D_7$  в период с 06.11.2018 г. по 30.04.2019 г.

Проведенные в лабораторных условиях наблюдения, кроме того, показали, что пониженная температура не препятствует закладке концептакулов, созреванию половых клеток и прорастанию зигот. Это, в свою очередь, говорит о том, что в холодную половину года при температуре, соответствующей ее весенним и осенним показателям, растения успешно продолжают рост и размножение.

Эксперимент показал, что очень близкие по возрасту растения могут развиваться совершенно по-разному. У образца  $D_6$  с начала эксперимента 6 ноября 2018 г. до 9 апреля 2019 г. наблюдался медленный рост и шла закладка органов размножения. После их созревания в течение достаточно короткого периода он рассеял в окружающую среду оплодотворенные яйцеклетки.

Второе растение  $D_7$  к началу эксперимента имело уже развитые рецептакулы. В аквариуме у него продолжалось их дозревание и шел постепенный высеив зрелых оплодотворенных яйцеклеток. Потеряв к 23 января все рецептакулы, завершившие размножение, это растение стало вновь стерильным и оставалось таковым до конца эксперимента, продолжая медленно расти за счет деятельности адвентивной меристемы. На представленных рис. 4.21, 4.22 показаны изменения во времени количества рецептакулов с разной степенью фертильности у обоих растений.

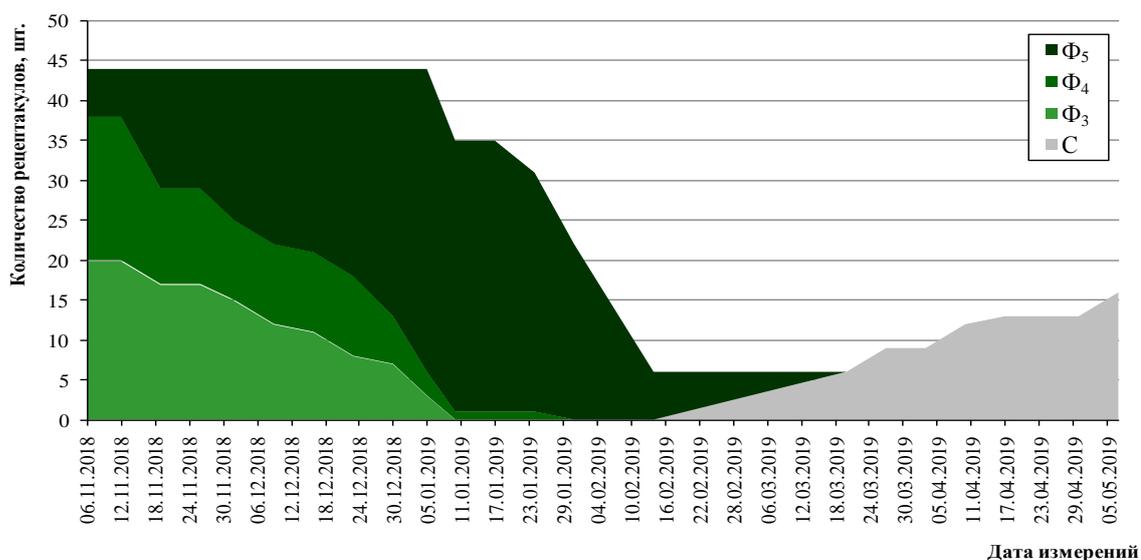


Рис. 4.21. Изменение во времени количества рецептакулов с разной степенью зрелости фертильных структур и половых продуктов у произрастающих в аквариуме растений *Fucus distichus*  $D_7$

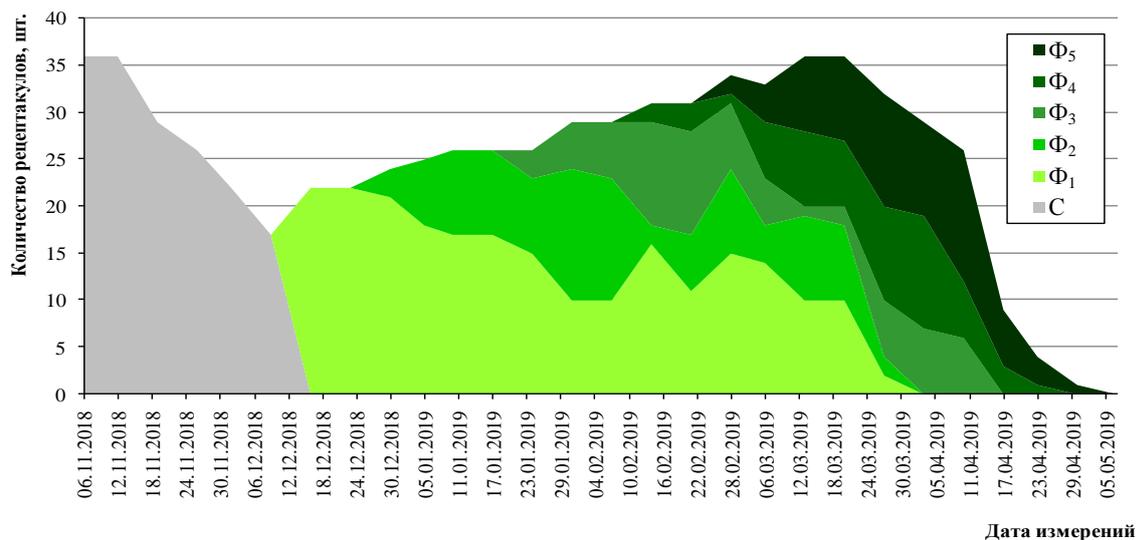


Рис. 4.22. Изменение во времени количества рецептакулов с разной степенью зрелости фертильных структур и половых продуктов у произрастающих в аквариуме растений *Fucus distichus* D<sub>6</sub>

Анализ представленных на этом рисунке данных свидетельствует о том, что уже только два растения фукуса способны обеспечить постоянное поступление в окружающую среду оплодотворенных яйцеклеток в течение полугода. Это позволит предполагать, что их разные возрастные когорты, встречающиеся в природных популяциях, могут обеспечивать практически постоянное то более, то менее активное воспроизводство вида.

## Глава 5. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ ФУКУСА

*F. distichus* характеризуется широкой экологической пластичностью. Гибкая стратегия воспроизводства и растянутые сроки размножения, как это было показано в предыдущей главе, обеспечивают ему широкие границы ареала. На российском Дальнем Востоке, как и в большинстве других районов Мирового океана, он встречается на литорали на жестких грунтах в холодоумеренных широтах, практически повсеместно формирует плотные заросли и пространственный каркас литоральных альгоценозов.

В Авачинской губе, судя по данным авторов, изучавших ранее состав и структуру ее макрофитобентоса (Савич, 1914; Зинова, 1954а; Березовская, 2002), этот вид в местах, пригодных для его произрастания, встречался некогда повсеместно. Ныне под воздействием антропогенных факторов очертания побережья Авачинской губы значительно изменились, ухудшился гидрохимический режим из-за загрязнения тяжелыми металлами, нефтепродуктами, фенолами и другими поллютантами. Все это в итоге привело к деградации состава и структуры макрофитобентоса (Клочкова, Березовская, 2001). Фукус, последний из его многолетних представителей, практически повсеместно сохраняет здесь свое присутствие, однако даже в районах распространения жестких грунтов его пояс прерван. Это скорее его пятна, отдельные куртины, а иногда только одиночные слоевища. Тем не менее их можно обнаружить даже в районах с сильнейшим комплексным загрязнением прибрежных вод.

Изучение распространения *F. distichus* вдоль побережья Авачинской губы правомерно вызывало вопрос, чем обусловлена его исключительная выживаемость в суровых условиях существования на литорали, где постоянно происходят сильные изменения температуры и солености, имеет место высокая инсоляция, изменение светового дозирования от мощного UV-излучения до подледной темноты, где наблюдается постоянное осушение, в период наступления суточных приливов достаточно длительное. В ходе получения ответов на этот вопрос авторам монографии удалось определить ответные реакции *F. distichus* на воздействие разных экологических факторов и выявить способы миграции его зигот и проростков вдоль побережья Авачинской губы.

### 5.1. Влияние ледового покрова

Научная литература, рассматривающая экологию фукуса и его способность выживать в экстремальных условиях обитания, достаточно обширна (Петров, 1977; Воскобойников, 2005; Рыжик и др., 2014; Кашутин и др., 2020; Quatrano, 1980; Motomura, 1994). Она позволяет судить о пределах его устойчивости к воздействию тех или иных факторов. Однако несмотря на длительную историю изучения особенностей вегетации *F. distichus* в природной среде, количественная оценка воздействия льда на его поселения в литоральной зоне до сих пор не проводилась.

В настоящее время известно большое влияние ледового покрова на процессы изменения очертаний береговой линии и перемещение вмержшего в лед литорального обломочного материала: камней, щебня гальки и гравия. Значению льда в разnose терригенного материала и его седиментации посвящены исследования разных авторов (Левитан и др., 2007; Nurnberg et al., 1994; и др.). Так, В. Г. Чувардинский (1985) в своей работе показывает, что припайный лед благодаря своей подвижности оказывает большое влияние на разнос и перемещение терригенного материала на мелководье Белого моря. Для Чукотского моря процессы осадконакопления и закономерности формирования гранулометрического состава терригенных осадков описаны Ю. Д. Шуйским и В. И. Огородниковым (1981).

Для количественной оценки этих процессов авторы указанных выше работ проводили анализ распределения в толще припайного льда вмержших в него фрагментов жестких подвижных грунтов. Интересные данные о разносе терригенного материала были получены и для арктических морей (Огородов, 2003). В последней работе показана роль морских льдов в динамике очертаний береговой зоны и переформировании рельефа Печорского моря.

В Авачинской губе подобные исследования до сих пор не проводились. Этот водоем, как уже было упомянуто, представляет собой закрытую бухту весьма своеобразной конфигурации (Березовская, 1999) и происхождения (Дмитриев, Ежов, 1977). В ее прибрежье встречаются все известные для литоральной зоны типы грунтов. Многолетние наблюдения за состоянием донной растительности этого водоема (Климова, Т. Ключкова, 2014) и зарослей фукуса (Чмыхалова, 2005) показали, что плотность его поселений, количественное распределение и размерно-возрастная структура его сообществ подвержены значительным сезонным и межгодовым колебаниям.

Причины, вызывающие заметные изменения площадей дна, занятых сообществом фукуса, до исследований авторов данной монографии оставались неизвестными. В статье (Кашутин и др., 2018) была показана исключительная роль в разносе фукусового посевного материала (зигот, рецептакулов, обрывков слоевищ) льда, который присутствует в разных районах Авачинской губы от трех до пяти месяцев.

В целом ледовая обстановка оказывает неблагоприятное влияние на развитие макрофитобентоса в зоне приливов и отливов, прежде всего из-за его истирающего воздействия. С появлением льда для литоральных водорослей заметно сокращается световое довольствие, изменяются гидрологические и гидрохимические условия, в частности снижается уровень фотосинтетически активной радиации, стабилизируется температура, резко повышается соленость, подавляется действие гидродинамического фактора, меняется характер взаимодействия слоевищ с водой. При вмержании в лед она и растворенные в ней биогенные вещества становятся для них недоступными.

Вследствие присущих Авачинской губе геоморфологических и гидрологических особенностей динамика ледового покрова здесь иная, чем в соседних районах побережья, широко открытых воздействию тихоокеанской водной массы. Приведенный ниже обзор формирования ледового покрова в губе составлен на основе собственных наблюдений и сведений, любезно предоставленных авторам сотрудниками ФГБУ УКГМС.

В Авачинской губе выделяется несколько районов, отличающихся сроками появления и исчезновения льда, его количественными и качественными характеристиками. Отдельным очагом льдообразования является центральный район внутренней части губы. Он составляет около 70% всей поверхности ее водного зеркала. Особым образом происходит формирование ледового припая в бухтах, обрамляющих побережье губы, в горле и ее кутовой части.

В обычные зимы лед раньше всего появляется и позднее всего исчезает в куту. Позднее всего он появляется и раньше всего исчезает в центральной части и горле губы. На мелководье нарастание ледового припая вблизи берега начинается раньше всего. Здесь в литоральной зоне формируется неравномерная по ширине полоса заберегов. На лайде, прилежащей к дельтам рек Авача и Паратунка, и в глубоко врезанных в берег губы бухтах Раковая и Крашенинникова ледовый припай держится всю зиму. Для ее открытой части обычен плавучий лед, в основном автохтонного происхождения. Он мало подвижный, так как область его дрейфа ограничена.

Полоса неподвижного льда вдоль берега в виде заберегов появляется из-за быстрого выхолаживания воды. Постепенно нарастая, забереги превращаются в более широкую полосу льда – береговой припай. Припайный лед в районах проведения исследований появляется обычно в период с ноября по декабрь. Становление припая прерывается или замедляется только во время циклонов, сопровождающихся штормовыми ветрами, значительным выносом тепла и активным перемешиванием поверхностных слоев морской

воды. Устойчивость границы припая определяется конфигурацией береговой линии, составом грунтов и прибойностью.

В разные по температурным условиям зимы он может появляться с середины октября до начала декабря, а полностью исчезать в период с начала марта и в отдельные наиболее суровые зимы – до начала июня (табл. 5.1). Таким образом, активное воздействие льда литоральная растительность ежегодно испытывает 4–5 и более месяцев.

Таблица 5.1

**Сроки появления и исчезновения льда по районам Авачинской губы  
(по данным УКГМС)**

Район	Первое появление льда в губе			Полное очищение губы от льда		
	раннее	позднее	в среднем	раннее	позднее	в среднем
Центральная часть губы	27,10	14,12	21,11	21,03	24,05	20,04
Бухта Крашенинникова	24,10	01,12	09,11	13,05	27,05	22,05
Бухта Завойко	23,10	06,12	11,11	13,04	10,06	14,05
Бухта Петропавловский Ковш	16,10	15,11	06,11	19,03	21,05	30,04
Бухта Сероглазка – р-н СРМЗ	27,10	03,11	30,10	21,03	02,04	27,03
Горло губы	21,11	31,12	06,12	05,03	16,05	07,04

Анализ многолетних данных по льдообразованию, собранных с 1929 г. по настоящее время, показывает, что в неизменном виде ледовая обстановка в Авачинской губе сохраняется не более 2–3 дней. В ее горле ледостава не бывает. Здесь наблюдаются преимущественно легкие плавучие льды. Во внутренней части Петропавловского Ковша, у пирсов и причальных сооружений на ледовую обстановку оказывают значительное воздействие базирующиеся здесь суда. Многократный взлом припая, его подвижки и последующее смерзание приводят к образованию торосов. Ледовый покров, покрывающий прибрежную зону, бывает сплошным, но из-за его ломки он может подпираться плавающим льдом, как это показано на рис. 5.1. Следует отметить, что в восточной части губы частичный взлом припая наблюдается ежегодно. Появление плавающих льдин и их надвиги с одной стороны усиливают истирающее действие льда, с другой, как это будет показано далее, способствует разносу вдоль берега рецептакулов и зигот фукуса.



Рис. 5.1. Неподвижный ледовый припай и плавучий лед в Авачинской губе в районе судоремонтного завода (по Какутину с соавторами, 2018)

В умеренные и особенно в суровые зимы происходит резкое понижение температуры воздуха. Продолжительное выхолаживание приводит к дифференциации температуры в толще льда. При этом температура у нижней поверхности льда становится выше, чем у верхней. Изменение направления потока тепла, пронизывающего ледяной покров снизу вверх, несмотря на отрицательную температуру воздуха, вызывает его таяние у нижней поверхности льдины. Так, из литературных данных известно, что у припая толщиной 70 см после понижения температуры воздуха до минимума таяние начинается примерно через 20 дней (Богородский и др., 2007).

Неровности рельефа на границе моря и суши обуславливают неплотное прилегание ко дну подошвы припая. Благодаря слабому водообмену сохраняющаяся у дна вода

может приобретать повышенную соленость, до 80–85%, (Георгиев, 2013; Marchenko et al., 2004). Расчеты, выполненные указанными выше авторами, показывают, что соленость подо льдом может достигать 315%. По мере повышения солености воды скорость замерзания ее осолоненного слоя и, следовательно, скорость нарастания толщины льда над гиперсолеными участками с течением времени уменьшается. Таким образом, повышение солености воды, находящейся в линзах морского дна, предотвращает ее замерзание и сохраняет в жидком состоянии даже при самой низкой температуре воздуха. Благодаря этому фукус сохраняется от зимнего вымораживания, потери влаги и полного вмержания в лед, а к высокой и низкой солености он, как это показывают наблюдения авторов, хорошо приспособлен.

Изрезанный мезо- и микрорельеф литоральной зоны дробит волну и защищает крупные талломы фукуса от сильного гидродинамического удара. Однако заселение растениями вершук валунов не защищает их от истирающего действия льда, поскольку при отливе под действием собственной тяжести он обламывается (рис. 5.2). Проседающие в отлив и поднимающиеся во время прилива обломки льдин скребут камни и истирают прикрепленные к ним макрофиты. В местах, где преобладают малые глубины, лед ложится на дно, образуя подошву припая. Его положение определяется приглубостью береговой зоны, амплитудой приливно-отливных колебаний и толщиной льда. Проведенные авторами наблюдения показывают, что поверхность подошвы припая в периоды максимальных приливов бывает расположена на одном уровне с поверхностью плавающего льда. В другое время поверхность плавающего льда расположена несколько ниже поверхности подошвы припая.

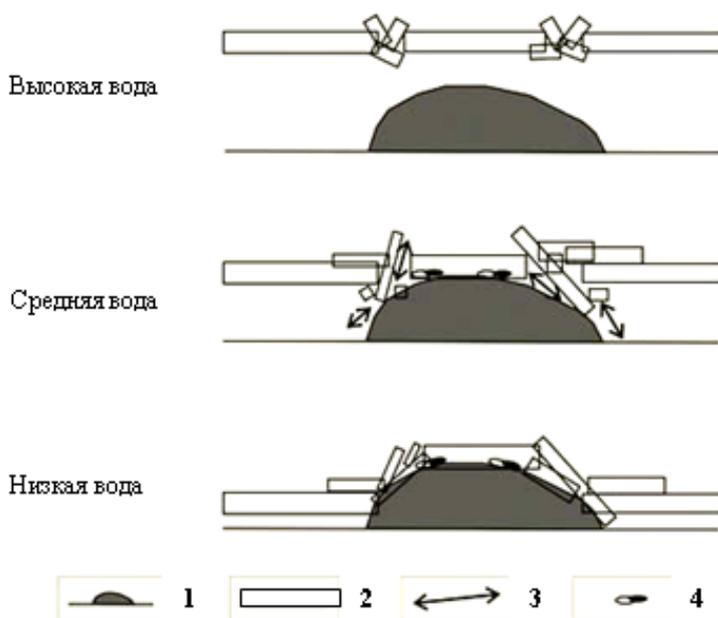


Рис. 5.2. Механизмы формирования ледяных шатров: 1 – валун в зоне литорали; 2 – припайный лед; 3 – направление движения воды в прилив и отлив; 4 – обломочный материал на поверхности валуна (по Романенко с соавторами, 2012)

Приливно-отливные колебания приводят к деформации ледового покрова, появлению в нем трещин (Деев, 2002). При повышении уровня моря вода проникает ко дну и образует под припаем небольшие скопления, защищающие растения от промерзания и полного погружения в лед.

Вертикальное распределение и распространение фукуса вдоль побережья, как и особенности формирования ледового припая, зависят от очертаний побережья, типа грунтов (Толстикова, 1973). Последние на литорали восточного побережья Авачинской

губы представлены скалами, валунно-глыбовыми россыпями и валунами с подстилающим их песком, каменной россыпью, галькой и щебнем. При этом у восточного побережья Авачинской губы наиболее распространены смешанные грунты.

Изучение воздействия льда на заросли фукуса в Авачинской губе проводили на семи участках берега, отличающихся уровнем прибойности и типом грунтов, а также сроками появления и исчезновения льда. В каждом из выбранных районов на регулярной основе определяли площадь дна, в пределах которой встречался *F. distichus*, и изучали воздействие на него ледового покрова.

Выше было сказано, что у восточного побережья Авачинской губы встречаются как подвижный, свободно плавающий, так и припайный лед. Первый, контактируя с прибрежным субстратом, вызывает повреждения бентоса. Второй, напротив, защищает его и поверхность литорали от напора плавучих льдов. Воздействие льда на обитателей литорали не ограничивается механическим истиранием. В самом начале ледостава при значительном понижении температуры воздуха в отлив на поверхности донного субстрата образуется ледяная корка, покрывающая все, в том числе и макрофиты, как это показано на рис. 5.3. Во время прилива из-за контакта с более теплой водой она тает. Но процесс таяния занимает определенное время, и пока корка, покрывающая растение, не растает полностью, оно остается не покрытым морской водой. Это как бы увеличивает время его осушки.

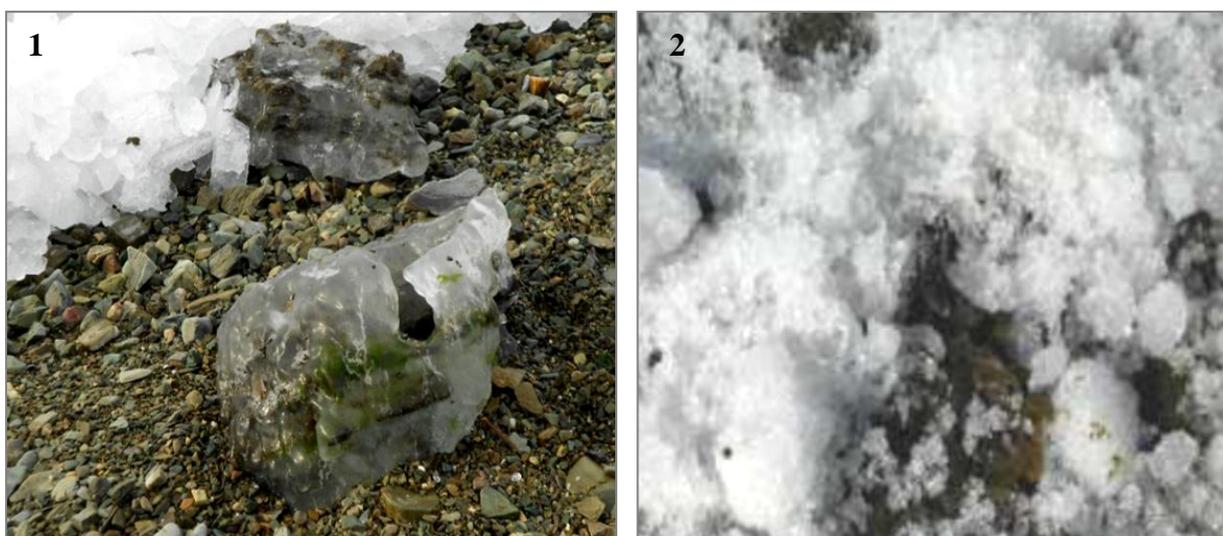


Рис. 5.3. Литораль во время отлива у мыса Санникова: камень с растущими на нем водорослями, покрытый сплошной коркой льда (1); вмержание в лед слоевищ фукуса (2)  
(по Капустину с соавторами, 2018)

Период таяния покрывающего фукус ледяного панциря определяется его толщиной, температурой воды и воздуха. По мере ее снижения он не успевает растаять ко времени нового прилива и постепенно только нарастает. Это имеет место там, где в течение всего ледового сезона подошва припая остается примерзшей к грунту.

Припай по мере утолщения становится менее гибким и в отлив соприкасается с дном только в определенных точках. Поэтому механическое воздействие льда уменьшается и становится даже положительным, поскольку по мере нарастания его толщины улучшается его термоизолирующая способность.

Обычно это наблюдается в верхних горизонтах литорали. По мере нарастания глыбины ледяная корка, становясь достаточно толстой, всплывает, образуя основную часть припая, находящуюся во время прилива на плаву. Лежащие на дне мелкие валуны, камни и щебенка, соприкасаясь с подошвой ледяной корки, вмержают в лед вместе с эпилитным бентосом, в том числе с возвышающимися над субстратом макрофитами. Пока корка тонкая, в отлив она каждый раз вновь ложится на дно и может повторно примерзнуть к поверхности слоевища фукуса, а во время прилива всплывать и обрывать верхушки его ветвей с рецептакулами или отрывать от грунта все растение.

В ходе проведения зимних исследований авторы неоднократно наблюдали, как при взламывании припая куски льда захватывают и переносят на другое место фрагменты жестких подвижных грунтов вместе с растениями. При отчаливании припая от берега он может захватывать с собой достаточно крупные вмёрзшие в него камни и даже небольшие валуны (рис. 5.4). Прежде чем камень отвалится, льдина может отплыть достаточно далеко, и причалит скованный льдом фукус в другом месте на глубине или на литорали, в том числе в ее верхнем горизонте.



Рис. 5.4. Дрейфующий лед в бухте Сероглазка с вмёрзшими в него камнями и небольшими валунами (1); оттаявшее одиночное слоевище фукуса, принесенное дрейфующим льдом на мелкогалечную литораль (2) (по Капустину с соавторами, 2018)

Возможность возникновения надвигов ледяного припая на берега Авачинской губы зависит от скорости ветра, дистанции накопления ветровых напряжений и размеров подошвы припая. Она в свою очередь зависит от отлогости и степени выровненности дна, осадки припая. Ширина подошвы припая увеличивается при понижении уровня моря и уменьшается при его повышении. Поэтому наиболее благоприятные условия для навалов льда на берег создаются в период максимального подъема уровня воды во время сизигийных приливов. Таковые в период ледостава имеют высокую и максимальную амплитуду.



Рис. 5.5. Травмированные кустики *Fucus distichus* после схода льда (по Капустину с соавторами, 2018)

Подвижки припая усиливают травмирование и механическое истирание вмёрзших в лед растений, особенно растущих на вершине валунов. Это хорошо видно после схода льда (рис. 5.5).

На участках с незначительным нарастанием глубины надвига льда на берег возможны в течение первого месяца ледостава при ветрах порядка 20 м/с и толщине льда менее 20 см. Преобладание в Авачинской губе в этот период ветров северо-восточного направления со скоростью до 20 м/с и выше обуславливает большую вероятность выдавливания льда на берег в районе, расположенном между СРМЗ и причалами ООО «Акрос». Именно здесь авторы наблюдали активный разнос сорванных

льдом верхушек слоевищ, несущих рецептакулы, или целых растений и их нахождение в местах, где фукус ранее отсутствовал. Эти наблюдения однозначно свидетельствуют об активном участии льда в миграции фукусового материала вдоль побережья Авачинской губы.

В предыдущей главе было показано, что под зиму многие растения, начавшие свое развитие в первую половину года, уходят с уже сформированными концептакулами, содержащими половые продукты в разной степени зрелости. Для того чтобы определить, продолжается ли развитие *F. distichus* при отрицательной зимней температуре, авторами данной работы был проведен следующий эксперимент. Несколько растений *F. distichus*, собранных в природной среде в начале декабря, содержали в холодной комнате с регулируемыми параметрами среды. Они продолжали там свое развитие, будучи погруженными в пятнадцатилитровую емкость с профильтрованной морской водой. Освещенность, температура воды и воздуха в холодной комнате весь период проведения эксперимента имитировали таковые в природной среде.

У содержащихся в искусственной среде растений не реже одного раза в неделю с помощью микроскопов определяли состояние зрелости половых продуктов. Отдельно изучали развитие в той же холодной комнате лабораторных культур эмбрионов, полученных из зигот фукусов, взятых для лабораторного культивирования. Проведенное исследование показало, что в условиях, сходных с таковыми в зимнее время в природе, развитие половых продуктов не останавливается. Оно очень медленное, тем не менее продолжающееся. В условиях низкой температуры и дефицита света оплодотворенные яйцеклетки на седьмой день превращаются в проростки, состоящие из 8–10 клеток. Через 48 дней культивирования они едва достигали 1,1–1,2 мм, что намного меньше, чем в теплое время года.

Развитие половых продуктов и их выход из рецептакулов, судя по полученным данным (глава 4), продолжается практически до конца декабря. Можно предполагать, что до начала ледостава и во время декабрьских подвижек льда происходит их рассеивание и разнос льдинами. С января по май случаев массового выхода зигот не наблюдалось, но в природной среде в это время имеет место активная миграция посадочного фукусового материала, который переносится с вмержшими в лед галькой и небольшими камнями. При этом наряду с фрагментами и целыми взрослыми слоевищами на дрейфующем грунте переносятся осевшие на него жизнеспособные зиготы. Таким способом посадочный фукусовый материал может доставляться в места, ранее не занятые зарослями фукуса.

Чтобы проверить способность фукуса, произрастающего в Авачинской губе в условиях сильного антропогенного загрязнения, к воздействию низких температур, отдельные образцы со зрелыми рецептакулами подвергали шоковой заморозке при температуре минус 18°C и хранили в холодильнике при той же температуре в течение недели. После разморозки при температуре плюс 2–4°C их помещали в питательную среду. На вторые сутки в чашках Петри появились вышедшие из концептакулов зиготы. Проведенный эксперимент показал, что замораживание растений не отражается на их репродуктивной способности.

Чтобы убедиться в высоком значении льда в разносе посадочного фукусового материала и выяснить, насколько стабильны поселения *F. distichus* в семи указанных выше районах Авачинской губы, проводили наблюдения за изменением площадей дна, в пределах которых он встречался в каждом из районов. Их измерения вели ежемесячно с апреля 2016 по декабрь 2019 гг. Методика вычисления этих площадей описана в главе 3.

Результаты, полученные в ходе этих исследований в районе побережья, расположенного в районе мыса Сероглазка (СРМЗ) и в Петропавловском Ковше, представлены в табл. 5.2. Анализ приведенных в ней данных показывает, что у обоих участков побережья площадь, занятая фукусом, заметно менялась.

В 2016 г. в районе побережья бухты Сероглазка – СРМЗ с апреля по начало ноября площадь, покрытая фукусом, постепенно возрастала. К концу ноября – началу декабря она резко увеличилась за счет того, что к этому времени на литорали в массовом количестве появились молодые проростки фукуса из зигот, осевших в летне-осеннее время. Они заняли новые площади дна в верхнем и нижнем горизонтах осушной зоны и распространились далеко вдоль береговой линии в сторону мыса Сероглазка. Этому способствовали направленные к нему приливные течения, несущие оплодотворенные яйцеклетки фукуса.

**Помесячные изменения площади распространения *Fucus distichus* в районе побережья бухт Сероглазка – судоремонтный завод и Петропавловский Ковш в 2016–2019 гг.**

Год	Месяц								
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Район побережья бухты Сероглазка – СРМЗ									
2016	1078,12	1078,12	1203,3	1221,3	1221,3	2245,0	2301,0	2301,0	2214,2
2017	2056,0	2839,0	2839,0	3040,3	3040,3	3040,0	3048,0	3048,0	3048,0
2018	2021,33	2021,33	2134,12	2433,18	2433,18	2442,78	2501,15	2476,26	2476,12
2019	2235,64	2235,64	2301,32	2457,21	2458,24	2501,03	2982,15	2901,21	2896,27
Район Петропавловского Ковша									
2016	214,12	214,12	278,0	292,0	320,0	320,0	111,0	24,0	0,5
2017	0,0	0,1	0,1	1,37	1,37	2,1	2,1	2,1	2,0
2018	0,32	0,32	0,49	0,57	0,98	1,12	1,12	1,01	1,0
2019	0,45	0,45	1,21	3,22	2,33	1,14	1,1	0,14	0,1

После зимы к началу нового вегетационного сезона большинство этих растений погибли. Об этом свидетельствует резкое сокращение площади расселения фукуса в апреле 2017 г. Это видно из табл. 5.2. В течение всего 2017 г. фукус постепенно расширял границы своего произрастания. Резкое увеличение площади его распространения произошло в мае и затем еще раз в начале июля, когда она увеличилась сначала на 783 м<sup>2</sup>, а затем на 201 м<sup>2</sup>. Это, по мнению авторов данной работы, связано с успехом массового весеннего размножения фукуса и растянутым вплоть до начала июля появлением сеголетних растений.

Холодной зимой 2018 г. ледовый припай сковал все восточное побережье Авачинской губы. Активное судоходство у причалов ОАО «Океанрыбфлот» и ООО «Акрос», а также штормовые взломы припая привели к уменьшению площади дна, занятой фукусом. В результате к апрелю 2018 г. по сравнению с декабрем 2017 г. она уменьшилась на 1026,67 м<sup>2</sup>. Частые зимние штормы 2019 г. способствовали еще большему снижению площади распространения фукуса, и к началу апреля 2019 г. она составила 2235,64 м<sup>2</sup>.

Район Петропавловского Ковша является одним из самых загрязненных в Авачинской губе. Здесь постоянно плавают нефтяные пленки и губительные для водорослей пятна мазута. Проведенные исследования показали, что здесь, тем не менее, существуют эфемерные заросли фукуса, поскольку сюда регулярно заносятся его зиготы или оторванные растения. Однако формированию в Петропавловском Ковше постоянного поселения вида препятствует воздействие льда. Это видно по тому, что к октябрю 2016 г. заросли фукуса здесь резко сократились, в декабре это были лишь единичные куртины на площади 0,5 м<sup>2</sup>. В течение зимы они погибли.

В результате заноса сюда новых растений к началу декабря 2017 г. фукус расселился на площади 2 м<sup>2</sup>. К апрелю 2018 г. он был найден только на больших камнях, которые оказались защищены от воздействия льда прикрывавшими их строительными плитами. Общая площадь, занятая фукусом, уменьшилась здесь на 1,68 м<sup>2</sup>. В 2019 г. наибольшей площадь его распространения была в июле. Она составила 3,22 м<sup>2</sup>. В декабре 2019 г. площадь покрытия фукусом вновь уменьшилась.

Таким образом, условия, благоприятные для разрушения припайного льда (активное судоходство, прилив, отжимной ветер), а также сильное антропогенное загрязнение вызывает почти полное уничтожение обсуждаемого вида. Проведенные наблюдения показали, что фукусовый материал поступает в Петропавловский Ковш достаточно регулярно, но условия произрастания вновь осевших зигот фукуса неблагоприятны для формирования здесь устойчивого поселения.

В бухте Завойко и у мыса Санникова фукус развивался иначе, и флуктуация площадей дна в литоральной зоне шельфа, в пределах которой встречались его представители, была иной (табл. 5.3).

**Помесячные изменения площади распространения *Fucus distichus* в бухте Завойко и у мыса Санникова в 2016–2019 гг.**

Год	Месяц								
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Бухта Завойко									
2016	53,14	53,14	157,34	176,9	194,78	194,78	125,12	103,1	68,82
2017	52,08	54,37	54,37	53,5	54,18	55,11	55,11	43,38	34,17
2018	0,0	0,0	0,02	1,12	2,07	2,07	3,05	2,05	0,04
2019	3,12	4,0	4,15	4,89	5,02	5,02	4,23	2,01	1,15
Мыс Санникова									
2016	309,3	309,3	316,0	456,0	465,0	465,0	459,0	459,0	67,0
2017	0,0	0,6	0,6	2,75	2,75	2,75	3,35	3,35	3,35
2018	1,21	1,21	3,97	5,64	5,64	6,12	6,12	3,87	3,0
2019	0,75	0,75	1,95	2,56	3,78	3,82	3,1	3,0	2,89

В 2016 г. с апреля по август в бухте Завойко площадь, на которой встречались хотя бы единичные растения *F. distichus*, за счет появления молодых проростков увеличилась с 53,14 до 194,78 м<sup>2</sup>, а у мыса Санникова – с 309,3 до 456 м<sup>2</sup>. Затем за счет гибели молодых проростков и растений, завершивших свое развитие, она стала сокращаться. В 2017 г. в обоих районах площадь, на которой встречались представители фукуса, была относительно постоянной.

Отметим, что у мыса Санникова поздней осенью имела место массовая гибель растений, и зиму ни одно из них не пережило. В начале мая здесь появились сеголетние проростки фукуса, а к началу декабря они распространились уже на площади 3,35 м<sup>2</sup>. К апрелю 2018 г. в бухте Завойко *F. distichus* полностью исчез. Он был истерт льдами и замыт песком.

Особенное расположение мыса Санникова, отсутствие здесь судоходства и сильных течений не способствуют активному переносу плавучего льда и выдавливанию его на припайный лед. В этом районе он практически всю зиму остается неподвижным, поэтому у мыса Санникова к апрелю 2018 г. уменьшения площади дна, в пределах которой в литоральной зоне встречался фукус, не произошло. В 2019 г. она сократилась.

Мысы Восточный и Маячный достаточно удалены от внутренней части Авачинской губы, и заросли фукуса у восточного берега горла, разделяющего входной мыс от широкой внутренней части губы, повсеместно отсутствуют. Неудивительно, что стабильные поселения фукуса здесь, как это можно видеть из данных, представленных в табл. 5.4, отсутствуют.

Таблица 5.4

**Помесячные изменения площади распространения *Fucus distichus* у мысов Восточный и Маячный в 2016–2018 гг.**

Год	Месяц								
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Мыс Восточный									
2016	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2017	0,0	0,4	0,4	1,58	1,58	2,01	2,01	1,12	0,87
2018	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2019	0,0	0,0	0,1	0,1	0,19	0,19	0,0	0,0	0,0
Мыс Маячный									
2016	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2017	0,0	1,2	1,2	5,72	5,81	5,81	5,81	5,81	4,71
2018	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
2019	0,0	0,0	0,05	0,08	0,07	0,07	0,02	0,0	0,0

В течение 2016 г. поселений фукуса не было ни у одного из указанных выше мысов. Первые проростки фукуса появились здесь в мае 2017 г. Можно предполагать, что зиготы, из которых они выросли до видимых размеров, появились здесь раньше, в марте или апреле, когда через горло губы выносился дрейфующий лед.

В апреле 2018 г. фукус на мысах Восточный и Маячный отсутствовал, будучи истерт льдом. Первые проростки фукуса в 2019 г. на обоих мысах появились в июне, и уже в ноябре молодые кустики фукуса, имеющие достаточно развитую подошву, были заматы песком и сорваны штормами.

Результаты проведенных исследований позволяют говорить, что площадь поселения фукуса в Авачинской губе подвергается значительным изменениям. Это происходит главным образом под воздействием припайного и плавучего льда. Его негативное влияние на поселения *F. distichus* выражается в истирающем воздействии, а в случае соприкосновения подошвы припайного льда с грунтом – в блокировании доступа к растениям (особенно произрастающим в верхнем горизонте литорали) кислорода, питательных веществ, морской воды. Подо льдом они испытывают дефицит света, воздействие высокой солености воды, низких температур. Но и в этих условиях *F. distichus* сохраняет свою жизнеспособность. Низкие температуры не являются препятствием для роста и развития у него органов размножения, хотя скорость зимнего развития по сравнению с таковой в теплый период года заметно замедляется.

Расселение фукуса вдоль побережья в холодное время года в значительной мере осуществляется посредством переноса сорванных растений, их частей, прикрепленных к дрейфующему грунту ювенильных проростков и осевших на него зигот. Таким образом, лед оказывает не только отрицательное воздействие на состояние литоральных зарослей *F. distichus*, но и способствует освоению им новых участков дна и, в конечном итоге, возобновлению и сохранению этого вида в альгофлоре Авачинской губы. Отметим еще одну деталь. На рис. 5.6 представлены данные по флуктуации площадей дна, занятых фукусом в период 2016–2019 гг. Их сравнительный анализ свидетельствует о повсеместном последовательном сокращении площадей дна, занятых фукусом. Это, в свою очередь, говорит о продолжающейся в Авачинской губе деструкции макрофитобентоса.

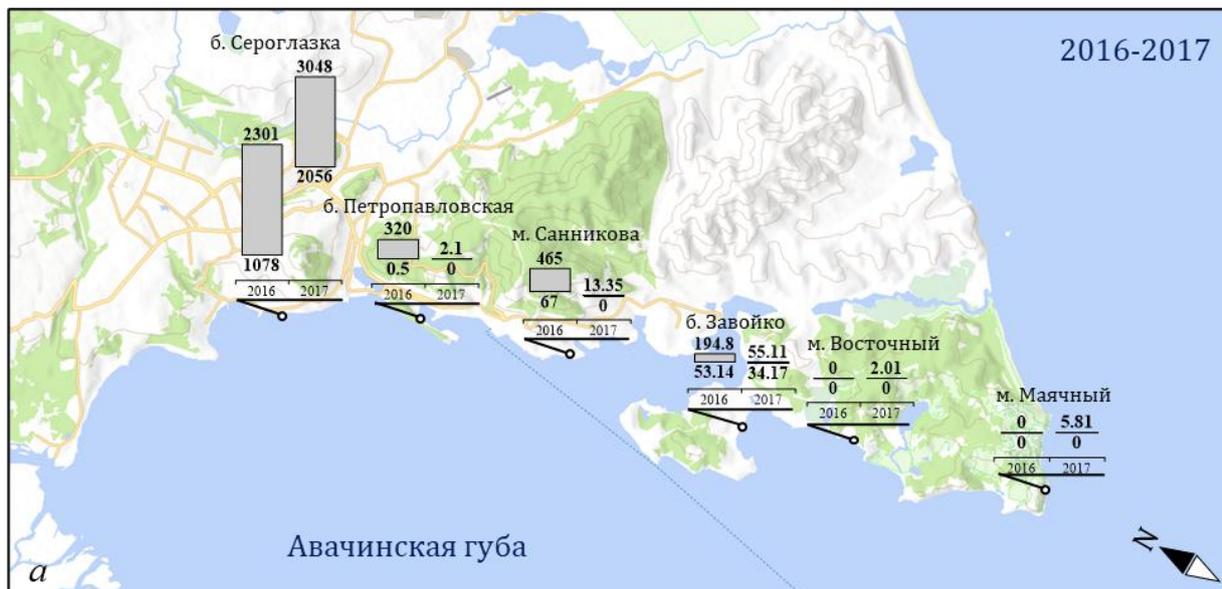


Рис. 5.6. Изменения площадей дна ( $m^2$ ), в пределах которых в разные годы: 2016–2017 (а) и 2018–2019 (б) *Fucus distichus* встречался в литоральной зоне восточного побережья Авачинской губы. Для каждого года отмечены минимальное и максимальное значение площади распространения вида (см. также с. 83)

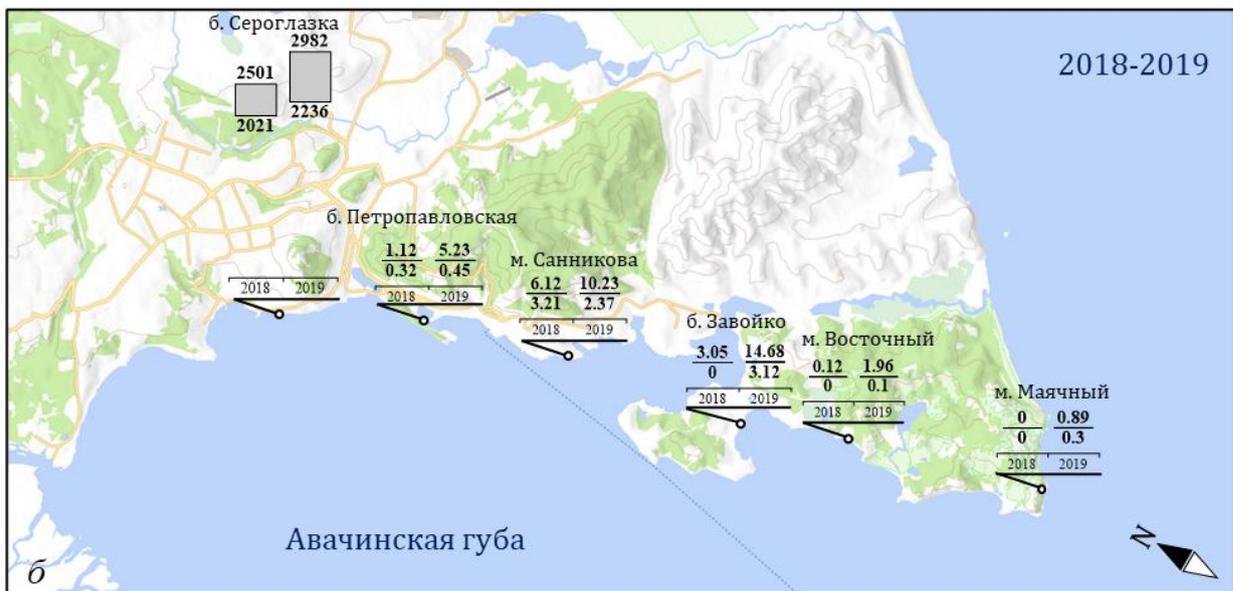


Рис. 5.6. Окончание

## 5.2. Соленость как фактор развития фукуса

### 5.2.1. Развитие природных популяций фукуса в условиях изменяющейся солености

Соленость воды является одним из важнейших факторов, влияющих на рост и распределение морских водорослей. Виды, произрастающие на литорали, более адаптированы к ее изменению, чем те, которые приурочены к сублиторали, поскольку они испытывают постоянное опресняющее воздействие атмосферных осадков. Общей тенденцией развития для представителей рода *Fucus*, населяющих водоемы с прогрессивно убывающей соленостью, является уменьшение размеров их слоевищ (Камнев, 1989). Для баренцевоморской популяции *F. distichus* установлено, что в стеногалинных условиях он может существовать только ограниченное время, не более трех недель (Малавенда, 2007), тогда как *F. vesiculosus* способен выдерживать опреснение до 2,5‰ (Воскобойников и др., 2015). Однако соленость ниже критических величин (0,1–10‰) уменьшает продолжительность их жизни (Малавенда, 2007).

Способность фукуса развиваться в условиях разной солености авторы изучали в ходе наблюдений, проведенных в природной среде и в условиях лабораторных экспериментов. Наблюдения за воздействием на фукус изменяющейся солености прибрежных вод показали, что у берегов Камчатки, в том числе в Авачинской губе, он нередко встречается в условиях значительного опреснения. В летний период сюда во время прилива поступают воды Авачинского залива, широко открытого влиянию тихоокеанской водной массы. Они имеют соленость 31–32‰ и распространяются вдоль всего восточного побережья. В то же время вдоль западного берега губы во время отлива протекают пресные воды рек Авача и Паратунка. Частично во время отлива они проникают в бухты Моховая и Сероглазка (Лепская и др., 2014). В результате этого соленость в прибрежных водах этих бухт в летний период временно может снижаться до 4,9‰ (Кашутин, Климова, 2018). Атмосферные осадки, нередко приходящиеся на время отлива, еще более опресняют места произрастания фукуса.

Результатом колебания солености являются достаточно выраженные изменения возрастной структуры и плотности его поселений в местах постоянного воздействия пресных вод. Они выражаются в уменьшении размеров растений и плотности их поселений. В местах постоянного сильного опреснения растения тонкие, имеют не более четырех дихотомий. Доминируют в таких поселениях ювенильные растения.

### 5.2.2. Влияние солености на развитие зигот

В лабораторных условиях объектом изучения влияния солености на развитие *F. distichus* были его проростки, полученные после высева зигот и формирования эмбрионов. Материнские растения, использовавшиеся для их получения и проведения экспериментов, были собраны на литоральной зоне бухты Сероглазка у подножия сопки Мишенной.

Исследование воздействия солености на развитие проростков *F. distichus* проводили в течение трех недель при постоянных значениях температуры и фотопериода. Для эксперимента использовали культуральные среды с соленостью 0‰ (серия № 1); 10‰ (серия № 2); 20‰ (серия № 3) и 32‰ (серия № 4) (см. главу 3). Проростки, развивавшиеся в среде с соленостью 32‰, являлись контрольной группой. Условия проведения экспериментов приведены в табл. 5.5.

Таблица 5.5

Условия культивирования проростков *Fucus distichus*

Серия №	Соленость, ‰	Температура, °С	Фотопериод, ч	Длительность эксперимента, сут
1	0	10	12 : 12	21
2	10			
3	20			
4	32			

Проведенные авторами исследования показали, что в течение первых двух суток значительные различия в развитии проростков, содержащихся в среде с соленостью 10‰ и выше, отсутствовали. Это видно из данных, представленных на рис. 5.7.

Они свидетельствуют о том, что после двухсуточного развития проростков в культуральных средах они достигли в среднем 169,6 мкм длины, и все появившиеся в ходе оплодотворения половых продуктов эмбрионы были прикреплены ко дну чашек Петри. При этом максимальная длина проростков (187,3 мкм) была отмечена в среде с соленостью 32‰ (серия № 4) (рис. 5.7, 1). Их AGR составила 54,9 мкм/сут.

Графики на рис. 5.7 построены с использованием усредненных данных, полученных в 3-кратной повторности. Планки погрешности соответствуют величине стандартного отклонения.

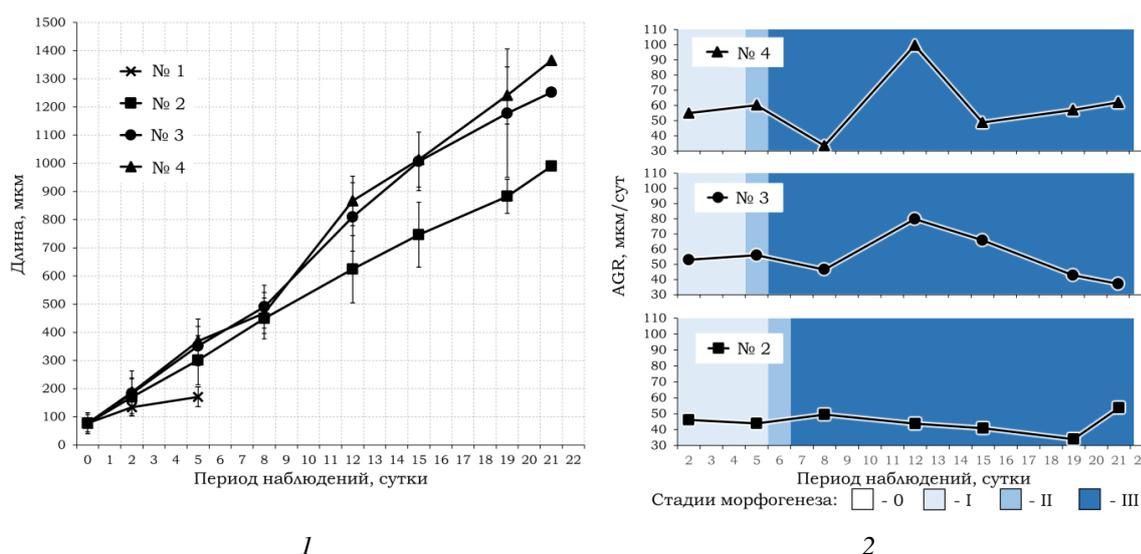


Рис. 5.7. Развитие проростков *Fucus distichus* в условиях разной солености среды: изменение длины проростков в процессе их роста; пунктирной линией выделен период элиминации (1); абсолютная скорость роста AGR (2). Условия культивирования и № серий соответствуют таковым в табл. 5.5. Стадии морфогенеза 0–III описаны в разделе «Материалы и методы» (по Климовой с соавторами, 2019)

Проростки, развивавшиеся в пресной воде, к концу вторых суток к субстрату не прикрепилась. Их размеры едва достигали 135 мкм, значение скорости роста было вдвое меньшим, чем у проростков, развивавшихся при нормальной морской солености.

На пятые сутки проростки фукуса, содержащиеся при солености 10, 20 и 32‰, уже имели многоклеточную талломическую часть и, как правило, один хорошо сформированный и несколько дополнительных ризоидов меньшего размера. Средние линейные размеры этих проростков не превышали 370 мкм (рис. 5.7, 2). Скорость их роста составляла в среднем 55,9 мкм/сут (для серии № 3) и 60,2 мкм/сут (для серии № 4). У представителей последней группы в апикальной части талломов начали формироваться гиалиновые волоски. Скорость роста проростков, развивавшихся в среде с соленостью 10‰ (для серии № 2), равнялась 43,8 мкм/сут.

У проростков фукуса, содержащихся в пресной воде (серия № 1), было выявлено заметное отставание скорости эмбрионального развития. Их талломическая часть представляла собой однослойную пластину, единственный ризоид у них был слабо выражен и состоял из нескольких сегментов. Скорость роста этих проростков на пятые сутки культивирования существенно снизилась – до 12,2 мкм/сут. После недели культивирования средние линейные размеры проростков в серии № 1 практически не изменились. Их длина не превышала 500 мкм (рис. 5.7, 1).

Скорость роста проростков в сериях № 3 и № 4 снизилась практически вдвое, тогда как у проростков в серии № 2 значения этого показателя возросли до 49,4 мкм/сут. Эти различия можно объяснить тем, что у проростков фукуса, содержащихся при солености 20 и 32‰, в течение указанного выше времени культивирования активно развивались гиалиновые волоски, но их длина при определении общей длины проростков не учитывалась. В культурах с соленостью 10‰ (серия № 2) волоски стали формироваться только к концу шестых суток.

У фукусов, содержащихся в пресной воде (серия № 1), на восьмые сутки стали отчетливо наблюдаться признаки разрушения клеток. В течение всего периода наблюдений ни один проросток не прикрепился ко дну чашек Петри. Количество эмбриональных растений без признаков дегенерации кутикулы и содержимого клеток к концу восьмых суток было незначительным. Их длина при этом не превышала 220 мкм, и у них отсутствовали гиалиновые волоски. Пластинчатая (талломическая) часть проростков состояла из более мелких, чем в других сериях экспериментов, клеток, ризоиды были плохо развиты.

После 12 суток культивирования линейные размеры и скорость роста фукусов в сериях № 3 и № 4 существенно не отличались. Их общие линейные размеры варьировали от 809,5 до 866,6 мкм (рис. 5.7, 1). В то же время значения AGR у проростков из серии № 2 были в два раза меньше, чем в серии № 4. При этом у проростков, содержащихся в условиях нормальной морской солености (32‰), длина гиалиновых волосков превысила общую длину растений. На 12-е сутки культивирования у них наблюдалась максимальная скорость роста за весь период наблюдений – 99,6 мкм/сут. В результате при среднем значении AGR 48,8 мкм/сут уже после двух недель культивирования проростков в среде с нормальной морской соленостью их длина превысила 1 мм.

Проростки фукуса из серии № 4 к этому времени имели от трех до пяти хорошо развитых гиалиновых волосков. Длина их ризоидов, как правило, вдвое превышала длину пластинчатой части. Проростки, развивавшиеся при солености 10‰ (серия № 2), росли менее активно, их длина не превышала 650 мкм, а скорость роста – 40 мкм/сут. В культурах с пресной водой на 15-е сутки культивирования была отмечена гибель абсолютно всех проростков.

К концу наблюдений длина проростков, культивированных при нормальной морской солености, достигла 1300 мкм (серии № 3 и № 4), в солоноватой среде – 990 мкм (серия № 2). Средние показатели абсолютной скорости их роста за весь период наблюдений составили 55,9; 61,3 и 43,4 мкм/сут соответственно.

Таким образом, эксперименты авторов показали, что раннее развитие *F. distichus* в пресной воде невозможно. Массовая гибель его эмбрионов, развивающихся при температуре 10°C в условиях нулевой солености, начинается на шестые сутки, а полная гибель происходит на 15-е сутки. При этом они не способны прикрепиться к субстрату. Исходя из этого, можно предположить, что экстремально низкая и нулевая соленость препятствует выработке у эмбрионов фукуса адгезивного материала. У проростков фукуса, развивавшихся при солености 10‰, критические изменения морфофизиологического состояния не обнаружены. Однако скорость их роста уменьшается почти в три раза по сравнению с таковой у растений, культивируемых в воде с нормальной морской соленостью.

### **5.3. Влияние температуры на развитие фукуса**

#### **5.3.1. Рост и развитие взрослых растений в искусственной среде в условиях низких и отрицательных температур**

В ходе наблюдений за развитием фукуса в лабораторных условиях при постоянной температуре его содержания 7°C и изменяющемся фотопериоде, имитирующем в течение всего эксперимента таковой в природной среде (глава 4, раздел 4.3.2), было показано, что при достаточно низкой температуре и коротком световом периоде у растений продолжается нарастание длины слоевища, появляются новые ветви и идет закладка созревания в концептакулах половых продуктов. Однако вопрос о том, как ведут себя растения в период времени с самым коротким световым днем и отрицательной температурой воды, оставался открытым. Чтобы получить на него ответ, был выполнен следующий эксперимент.

Растения возрастных групп  $D_1 - D_7$  в количестве 15 штук, собранные в бухте Завойко 14 декабря 2017 г., были подвергнуты обеззараживанию в слабом растворе йода и помещены в пластиковую емкость объемом 12 литров, заполненную профильтрованной морской водой, взятой в той же бухте Завойко. Данную емкость с образцами фукуса содержали в холодной комнате с регулируемой температурой и фотопериодом. Реле температуры и света позволяло регулировать температуру с точностью до десятых единиц градуса, а фотопериод – до одной минуты.

Через каждые семь суток воду в емкости меняли на свежую морскую, взятую в месте бывшего произрастания экспериментальных образцов. В момент взятия воды с помощью профилографа определяли ее температуру и ту же температуру устанавливали в холодной комнате.

Перед заменой воды на свежую культивируемые образцы вынимали из емкости, с помощью бумажных салфеток удаляли лишнюю влагу и подвергали морфометрической обработке. У каждого растения определяли длину каждой ветви и общую длину слоевища, его массу, общее количество рецептакулов и количество фертильных рецептакулов в разной стадии зрелости  $\Phi_1 - \Phi_5$ . Данные этих измерений заносили в таблицы. Одна из них приведена ниже в качестве примера (табл. 5.6).

За период наблюдений с 15.12.2017 по 16.05.2018 гг. растения были измерены семь раз. В результате было составлено семь подобных таблиц, использованных для последующего анализа. В ходе проведения наблюдений показания температуры изменяли пять раз. Они соответствовали ее значениям в поверхностном слое воды в месте бывшего произрастания экспериментальных образцов фукуса. С 11.01.2018 до 23.04.2018 г. температура имела отрицательные значения и менялась от  $-0,2$  до  $-1,1$ °C. Положительные значения температуры не превышали 1,8°C. Фотопериод за время проведения эксперимента также менялся пять раз. Длина дня при этом изменялась от 8 до 14 часов, а длина ночи – от 16 до 10 часов.

Таблица 5.6

**Размерно-массовые характеристики и состояние зрелости слоевищ *Fucus distichus*,  
культивируемых в холодной комнате на 11.01.2018 г.**

№ п/п	Кол-во дихотомий	Фертильность	Кол-во рецептакулов	$L_{общ}$ , мм	$L_1$ , мм	$L_2$ , мм	$L_3$ , мм	$L_4$ , мм	$L_5$ , мм	$L_6$ , мм	$L_7$ , мм	Масса, г
1	2	$\Phi_0$	2	21	13	6	–	–	–	–	–	0,04
2	2	$\Phi_0$	2	23	11	7	–	–	–	–	–	0,11
3	2+	$\Phi_0$	2	34	10	16	–	–	–	–	–	0,18
4	2+	$\Phi_0$	3	65	30	27	–	–	–	–	–	0,74
5	3	$\Phi_0$	3	46	10	11	16	–	–	–	–	0,40
6	3	$\Phi_0$	3	60	7	12	25	–	–	–	–	0,70
7	3+	$\Phi_0 - 1$ $\Phi_1 - 3$	4	65	10	12	29	–	–	–	–	1,38
8	4+	$\Phi_0$	4	79	26	25	17	10	–	–	–	1,34
9	3+	$\Phi_0$	4	65	10	10	27	–	–	–	–	1,39
10	4+	$\Phi_0 - 1$ $\Phi_1 - 2$	3	111	30	20	12	11	–	–	–	1,85
11	5+	$\Phi_0$	4	96	10	10	20	15	14	–	–	1,78
12	5+	$\Phi_0 - 5$ $\Phi_1 - 5$	10	98	12	11	25	20	21	–	–	3,36
13	5	$\Phi_0$	5	118	20	20	15	20	13	–	–	1,54
14	6+	$\Phi_1 - 6$	7	109	21	22	17	20	15	13	–	1,9
15	7+	$\Phi_1 - 12$	12	108	10	13	20	14	18	14	18	6,01

На основании данных морфометрических измерений были рассчитаны значения абсолютного и относительного прироста длины растений за разные периоды вегетации (табл. 5.7). Такие же данные были получены для изменений массы растений. Они также приведены в табл. 5.7.

Таблица 5.7

**Последовательные изменения абсолютных и относительных показателей прироста длины и массы *Fucus distichus*, осуществлявшегося при разных температурах и световом довольствии с 15.12.2017 по 16.05.2018 гг.**

№ п/п	Период роста растений	Абсолютный прирост, мм	Относительный прирост, %	Абсолютный прирост массы, г	Относительный прирост массы, %	Температура, °С	Фотопериод, ч	
							День	Ночь
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Растение в возрасте $D_4$								
1	С 15.12.17 по 25.12.17	1	0,91	0,1	5,84	1,8	8	16
2	С 25.12.17 по 11.01.18	1	0,91	0,04	2,21	1,8	8	16
3	С 11.01.18 по 16.02.18	2	1,8	0,02	1,08	–1,1	10	14
4	С 16.02.18 по 23.03.18	1	0,88	0,02	1,07	–0,5	12	12
5	С 23.03.18 по 23.04.18	1,5	1,32	0,12	6,35	–0,2	13	11
6	С 23.04.18 по 16.05.18	2,5	2,16	1,26	87,6	1,4	14	10
Растение в возрасте $D_5$								
1	С 15.12.17 по 25.12.17	4	4,4	0,28	19,04	1,8	8	16
2	С 25.12.17 по 11.01.18	1	1,05	0,03	2,81	1,8	8	16
3	С 11.01.18 по 16.02.18	1	1,04	0,03	1,71	–1,1	10	14
4	С 16.02.18 по 23.03.18	1	1,03	0,03	1,64	–0,5	12	12
5	С 23.03.18 по 23.04.18	2	2,04	0,39	20,97	–0,2	13	11
6	С 23.04.18 по 16.05.18	5	5,0	0,89	39,56	1,4	14	10

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Растение в возрасте $D_6$								
1	С 15.12.17 по 25.12.17	1	0,93	0,08	4,47	1,8	8	16
2	С 25.12.17 по 11.01.18	2	1,83	0,07	3,74	1,8	8	16
3	С 11.01.18 по 16.02.18	2	1,8	0,47	24,23	-1,1	10	14
4	С 16.02.18 по 23.03.18	1	0,88	0,33	13,69	-0,5	12	12
5	С 23.03.18 по 23.04.18	2	1,75	1,47	53,65	-0,2	13	11
6	С 23.04.18 по 16.05.18	2,5	2,16	1,12	40,85	1,4	14	10
Растение в возрасте $D_7$								
1	С 15.12.17 по 25.12.17	2	1,9	0,37	6,6	1,8	8	16
2	С 25.12.17 по 11.01.18	1	0,93	0,37	6,21	1,8	8	16
3	С 11.01.18 по 16.02.18	2	1,85	0,77	12,16	-1,1	10	14
4	С 16.02.18 по 23.03.18	1	0,91	0,25	3,52	-0,5	12	12
5	С 23.03.18 по 23.04.18	8	7,2	0,86	11,7	-0,2	13	11
6	С 23.04.18 по 16.05.18	12	10,08	1,91	23,26	1,4	14	10

Объем монографии, к сожалению, не позволяет представить все полученные в ходе эксперимента данные, поэтому в табл. 5.6 и 5.7 включены результаты изучения роста и развития четырех растений, которые на начало наблюдений имели 4, 5, 6 и 7 дихотомических ветвлений и относились соответственно к возрастным группам  $D_4 - D_7$ . Более молодые растения  $D_1 - D_3$  практически не уступали им в росте и развитии, о чем свидетельствуют полученные авторами показатели относительного прироста их длины и массы.

Анализ данных, приведенных в табл. 5.6, показывает, что даже в период с самой короткой длиной дня 8 часов представители всех возрастных групп продолжают свое развитие. Они не останавливают его и при минусовой температуре. При этом повышение температуры даже на доли градуса и длины светового дня на несколько часов приводят к возрастанию размерно-массовых показателей слоевищ.

Самые высокие значения абсолютного и относительного прироста изученные растения имели в апреле, когда температура воды достигла положительных значений, а длина дня возросла до 14 часов. Общая длина растений у представителей разных возрастных групп увеличилась от 9 ( $D_4$ ) до 26 ( $D_7$ ) мм, а общая масса – от 14,08 до 50,67 г. Отметим, что в условиях, близких к зимним, растения имели более тонкие кожистые слоевища, более светлую окраску и слабо раздутые рецептакулы.

Изучение культивируемых в холодной комнате растений показало, что в холодную половину года у представителей всех возрастных групп продолжается созревание репродуктивных органов. Их количество в течение зимы не увеличилось, но в уже развивающихся в осеннее время рецептакулах продолжались процессы созревания половых продуктов. Изученные авторами растения более младших возрастов  $D_1 - D_2$  в самом начале эксперимента были стерильными. Таковыми они остались до конца эксперимента. У одного из растений  $D_3$  фертильными были только три апикальных ветви, несущие рецептакулы в стадии зрелости  $\Phi_1$ . К концу эксперимента они имели рецептакулы со зрелостью всего лишь  $\Phi_2$ .

Активизация процессов фертилизации, как это видно из сопоставления данных по приросту длины и массы (табл. 5.7) и количеству рецептакулов в разной стадии зрелости (табл. 5.8), приводила к приостановке линейного роста. Из приведенной ниже табл. 5.8 видно, что в декабре состояние зрелости рецептакулов при постепенном уменьшении длины дня и снижении температуры воды до 1,8 не изменялось. Растения росли, но не созревали.

В январе, когда температура воды понизилась до  $-1,1^\circ\text{C}$ , у растений  $D_4$  и  $D_6$ , а в феврале – у растений  $D_5$  и  $D_7$  появились рецептакулы с уровнем фертильности  $\Phi_1$  и  $\Phi_2$ . Но новые рецептакулы при этом не образовались. Отрицательной температура воды была до конца апреля, но у представителей всех возрастных групп растений в это время резко увеличился прирост длины и массы, активизировались процессы созревания половых продуктов, началась закладка новых концептакулов. Самый активный рост и созревание растений были в мае (табл. 5.8).

**Последовательные изменения длины, массы и состояния зрелости рецептакулов  
у разновозрастных растений *Fucus distichus* с 15.12.2017 по 16.05.2018 гг.**

№ п/п	Дата измерений	$L_{\text{общ}}$ , мм	$M_{\text{общ}}$ , г	Количество рецептакулов	Стадии зрелости рецептакулов					
					$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
Растение в возрасте $D_4$										
1	15.12.2017	109	1,71	3	3	0	0	0	0	0
2	25.12.2017	110	1,81	3	3	0	0	0	0	0
3	11.01.2018	111	1,85	3	1	2	0	0	0	0
4	16.02.2018	113	1,87	3	1	2	0	0	0	0
5	23.03.2018	114	1,89	3	1	2	0	0	0	0
6	23.04.2018	115,5	2,01	4	1	2	1	0	0	0
7	16.05.2018	118	3,77	4	1	1	2	0	0	0
Растение в возрасте $D_5$										
1	15.12.2017	91	1,47	4	4	0	0	0	0	0
2	25.12.2017	95	1,75	4	4	0	0	0	0	0
3	11.01.2018	96	1,78	4	4	0	0	0	0	0
4	16.02.2018	97	1,83	4	3	1	0	0	0	0
5	23.03.2018	98	1,86	4	2	2	0	0	0	0
6	23.04.2018	100	2,25	6	1	4	1	0	0	0
7	16.05.2018	105	3,14	6	0	2	3	1	0	0
Растение в возрасте $D_6$										
1	15.12.2017	108	1,79	7	0	7	0	0	0	0
2	25.12.2017	109	1,87	7	0	7	0	0	0	0
3	11.01.2018	111	1,94	7	0	6	1	0	0	0
4	16.02.2018	113	2,41	7	0	6	1	0	0	0
5	23.03.2018	114	2,74	7	0	4	3	0	0	0
6	23.04.2018	116	4,21	7	0	4	2	1	0	0
7	16.05.2018	118,5	5,93	7	0	1	2	2	1	1
Растение в возрасте $D_7$										
1	15.12.2017	105	5,59	12	0	12	0	0	0	0
2	25.12.2017	107	5,96	12	0	12	0	0	0	0
3	11.01.2018	108	6,33	12	0	12	0	0	0	0
4	16.02.2018	110	7,11	12	0	10	2	0	0	0
5	23.03.2018	111	7,35	12	0	5	7	0	0	0
6	23.04.2018	119	8,21	12	0	3	6	3	0	0
7	16.05.2018	131	10,12	16	0	2	7	4	2	1

Результаты проведенных исследований еще раз дают основание утверждать, что фукусу не свойствен зимний покой. В холодное время года он гораздо медленнее, чем летом, продолжает расти. Процессы фертилизации у него приостанавливаются в период, когда в природе наблюдается сокращение длины дня (декабрь, январь). В период года с возрастающей длиной дня у него, несмотря на отрицательные значения температуры воды, они активизируются. Это показывает, что световое довольствие является регулирующим фактором в большей мере, чем температура воды.

### **5.3.2. Раннее эмбриональное развитие в искусственной среде в условиях короткого дня и низких и отрицательных температур**

Для изучения воздействия температуры и продолжительности дня на развитие проростков *F. distichus* было выбрано три разных температурных режима (табл. 5.9), в целом соответствующих таковым в летние месяцы (серия № 1), весеннему и осеннему времени (серия № 2) и холодному периоду года (серия № 3).

Условия культивирования проростков *Fucus distichus* в условиях низких температур и короткого дня

№ серии	Соленость, ‰	Температура, °C	Фотопериод, ч	Длительность эксперимента, сут
1	28	10	12 : 12	72
2		8	8 : 16	
3		2		

Развитие проростков в сериях № 1–3 в течение всего эксперимента протекало нормально, без видимых нарушений формирования у них клеток и соотношения длины ризоидальной и талломической частей. Наиболее активный рост прослеживался у проростков контрольной группы (серия № 1), культивируемых при 10°C и фотопериоде 12 ч света и 12 ч темноты. Это хорошо видно из данных, представленных на рис. 5.8. Для построения на нем графиков были использованы усредненные данные, полученные в ходе экспериментов, выполненных в трехкратной повторности. Планки погрешности соответствуют величине стандартного отклонения.

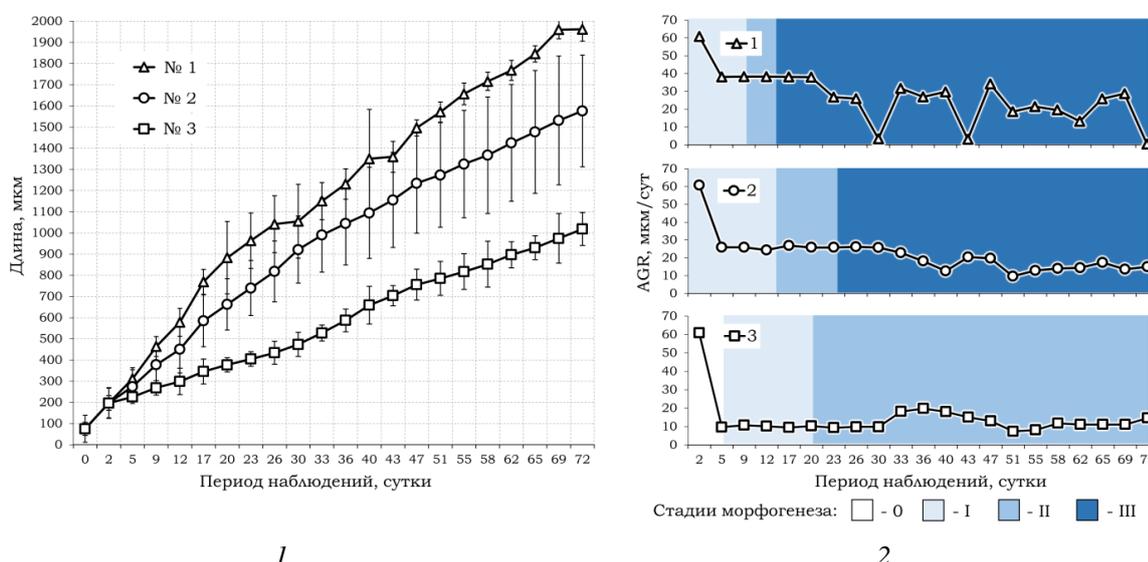


Рис. 5.8. Развитие проростков *Fucus distichus* в лабораторных условиях при разной температуре и продолжительности дня и ночи: динамика изменения длины (1), абсолютная скорость роста ( $AGR_{сут}$ ) (2).

Условия культивирования и № серий соответствуют таковым в табл. 5.9:

№ 1 – 10°C и 12 : 12; № 2 – 8°C и 8 : 16; № 3 – 2°C и 8 : 16.

Стадии морфогенеза 0–III описаны в главе «Материалы и методы»

(по Климовой с соавторами, 2019)

Как видно из рис. 5.8, 1 и табл. 5.9, за 72 дня эксперимента общая длина проростков достигла в среднем 1961,5 мкм при скорости роста 24,9 мкм/сут. В то же время линейные размеры проростков в серии № 2 едва превышали 1,5 мм, а в серии № 3 – 1 мм. Скорость их роста соответственно была в 1,3 и 2,5 раза ниже, чем у проростков из серии № 1. Скорость морфофункциональной дифференциации клеток у эмбрионов фукуса (серии № 1–3), культивируемых при разных температурных и световых режимах, также различалась (рис. 5.8, 2). Хорошо выраженный ризоид у эмбрионов (стадия морфогенеза I) в сериях № 1 и № 2 был замечен на вторые сутки культивирования, а в серии № 3 – только на пятые сутки.

Дальнейшее развитие проростков приводило к формированию многослойной талломической части на восьмые сутки в серии № 1, на одиннадцатые – в серии № 2 и на девятнадцатые – в серии № 3. К концу эксперимента проростки в сериях № 1 и № 2 имели по 2–10 гиалиновых волосков, в серии № 3 они так и не сформировались (рис. 5.8, 2), что говорит о том, что в последней серии проростки не достигли физиологической зрелости.

Наиболее активные рост и развитие проростков фукуса наблюдали в серии № 1 при 10°C и 12-часовом световом периоде. Незначительное отставание в ростовых процессах было отмечено у проростков из серии № 2. Однако несмотря на более медленный рост и задержку процессов дифференциации клеток у эмбрионов в серии № 3, прирост их длины был, тем не менее, постоянным на протяжении всего эксперимента.

Абсолютная средняя скорость роста проростков в этой группе составила 11,6 мкм/сут. Поскольку условия культивирования, в частности низкая температура и короткий световой день, для проростков в серии № 3 были близкими к таковым в зимние месяцы, можно предположить, что у ювенильных растений *F. distichus* в умеренных широтах с декабря по февраль также происходит стабильный прирост длины. При этом их морфофункциональное развитие существенно замедляется. Так, в экспериментах авторов проростки фукуса на протяжении более двух месяцев оставались на II стадии морфогенеза. Для дальнейшего развития и перехода к стадии III, т. е. появлению в апикальной части их талломов гиалиновых волосков, в условиях короткого дня необходимо, как показали эксперименты, повышение температуры среды на 6°C. В Авачинском заливе такие температурные изменения происходят в поздневесенний период, в конце апреля – начале мая (Кашутин и др., 2019).

### 5.3.3. Влияние глубокой заморозки эмбрионов фукуса на их жизнеспособность

Одними из важнейших факторов, влияющих на рост и развитие проростков *F. distichus*, являются лед и низкая температура воды. У берегов Камчатки, в частности в Авачинской губе, в течение нескольких месяцев этот вид вегетирует при отрицательных температурах, часто и надолго вмерзает в припайный лед, присутствующий в разных районах губы в разное время (Кашутин и др., 2018; Климова и др., 2019).

Выше было показано, что наличие ледового покрова и низких температур оказывает существенное влияние на формирование физико-химических условий среды обитания и продукционно-деструкционные экосистемные процессы. Возможность длительного существования фукоидов в условиях полной темноты и возможности световой фиксации CO<sub>2</sub> связаны с их способностью к поглощению растворенных органических веществ (РОВ) (Хайлов, 1971). РОВ используются макрофитами для поддержания энергетического обмена и поглощения из окружающей среды карбонат-ионов при отсутствии освещения.

Приведенные М. В. Макаровым и Г. М. Воскобойниковым (2013) данные многолетних наблюдений за развитием фукуса в естественной среде и проведенные ими в Баренцевом море полевые и лабораторные эксперименты позволили утверждать, что батиметрическое распределение водорослей во многом зависит от их способности адаптироваться к постепенному изменению светового довольствия при смене полярного дня на полярную ночь.

Температура, как и световой режим, является одним из основных факторов, определяющих границы ареалов и глубину распространения водорослей. Зимой во время отлива клетки фукуса под воздействием отрицательной температуры воздуха промерзают, их клеточная влага превращается в кристаллы льда. Однако стресс от замерзания, которому подвергается фукус, произрастающий в литоральной зоне, редко приводит к летальному исходу. Это подтверждают данные авторских исследований и результаты изучения зимнего развития *F. vesiculosus* на берегах северо-западной Атлантики (Bird, McLachlan, 1974; Pearson, Davison, 1993; Chapman, 1995).

При воздействии отрицательных температур выход созревших к этому времени половых продуктов и их оплодотворение у этого вида прекращается (Pearson, Brawley, 1996). Такая исключительная стрессоустойчивость, способность выносить значительные колебания температур, ультрафиолетового воздействия, перепадов солености и обуславливает высокое содержание у фукуса уникальных биологически активных соединений, привлекающих внимание биохимиков, медиков и биологов.

Анализ научной литературы по вопросам эмбрионального развития *F. distichus* (Петров, 1977; Воскобойников, 2005; Рыжик и др., 2014; Quatrano, 1980; Motomura, 1994) показывает, что, несмотря на длительную историю изучения особенностей его вегетации в природной среде, способность его эмбрионов сохранять жизнеспособность и жизнедеятельность после длительного замораживания, как и способность к полноценному развитию после перенесенного холодового стресса, до сих пор не изучалась. Между тем понять биологию развития фукуса и особенности его вегетации в зимнее время без знания этих моментов невозможно.

Для выяснения устойчивости эмбрионов *F. distichus* к воздействию отрицательных температур был проведен лабораторный эксперимент. Методика его подробно описана в главе 3. Здесь отметим, что микроскопическое обследование размороженных проростков показало отсутствие у их клеток заметных повреждений.

Ниже обсуждаются полученные авторами монографии результаты. В табл. 5.10 приводятся данные, показывающие изменения во времени длины проростков и абсолютной скорости их роста. Они свидетельствуют о том, что абсолютная скорость линейного роста эмбрионов сразу после размораживания в течение семи дней была в 35 раз выше, чем до замораживания. Потом она стала замедляться, но только потому, что растения росли не только в длину, но также в ширину и толщину.

Таблица 5.10

Средняя длина проростков *Fucus distichus* и абсолютная скорость их роста перед шоковой заморозкой до  $-23^{\circ}\text{C}$  и после нее

№ п/п	Дата	Количество суток	Температура, $^{\circ}\text{C}$	Общая длина проростков за период наблюдений, мкм	$AGR_{\text{сут}}$ , мкм
1	06.11.18	10	8	257,0	0,29
Замораживание 16.11.18					
2	16.11.18	382	$-23$	—	—
Размораживание 03.12.19					
3	10.12.19	7	8	328,8	10,25
4	17.12.19	14	8	376,3	6,78
5	24.12.19	21	8	433,1	8,11
6	30.12.19	28	8	465,1	4,57
7	14.01.20	36	8	506,2	2,94
8	21.01.20	40	8	535,3	4,16
9	29.01.20	48	8	556,4	3,0

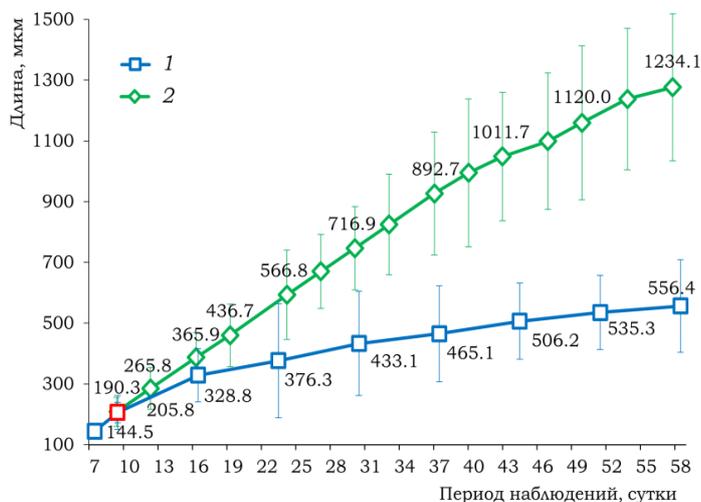


Рис. 5.9. Изменение длины проростков *Fucus distichus*, культивировавшихся при длительном замораживании (1) и без замораживания (2)

Рост в чашках Петри ювенильных растений, подвергавшихся и не подвергавшихся заморозке, показан на рис. 5.9. Сравнение представленных на нем кривых, отражающих изменение абсолютной длины растений, показывает, что в течение первых 10 суток, находясь в одинаковых условиях культивирования, они имели одинаковые темпы роста.

Затем у растений, сохранившихся в разных условиях, длина стала разной и, как это видно на рис. 5.9, заметно меньший ее прирост демонстрировали проростки фукуса, претерпевшие длительную шоковую заморозку.

Не потеряв жизнеспособности до самого конца эксперимента (рис. 5.10), они существенно снизили скорость роста, и разница между размерами проростков, не испытывавшими и испытывавшими промерзание, со временем только усиливалась.

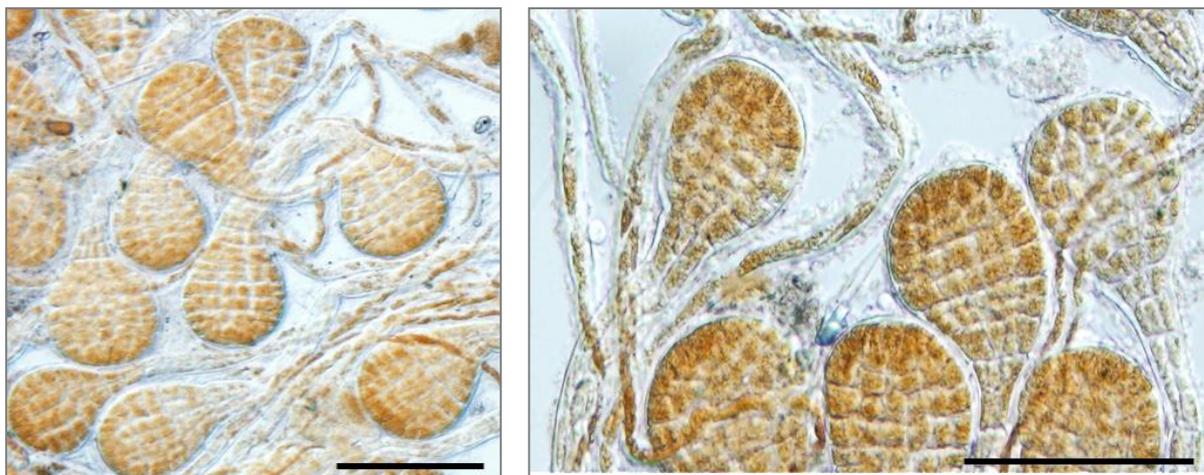


Рис. 5.10. Внешний вид эмбрионов *Fucus distichus*, подвергавшихся длительному замораживанию, после 39 дней послешокового развития при разном увеличении.  
(Масштабная линейка – 100 мкм)

После этого вновь наблюдался явно заметный подъем активности роста ( $AGR_{сут}$ ) и новый ее незначительный спад. Такие синусоидальные колебания показателей роста у растений, развивавшихся после длительной заморозки, безусловно, свидетельствуют об их физиологической вялости, выражающейся в пульсообразном синусоидальном изменении среднесуточного прироста длины, при котором перед новым всплеском активности линейного роста растений происходит его затухание. Скорее всего в этот период происходит мобилизация внутренних резервов, необходимых для протекания процессов цитокинеза. Такое явление у бурых водорослей отмечала Т. Н. Королёва (2004), изучавшая вегетацию сахарины Бонгарда в Авачинской губе. Исследователь показала, что микропопуляция этой ламинарии, произрастающей в горле Авачинской губы, имеет размерные признаки, близкие к таковым у растений из чистых мест обитания. Им не свойственна столь выраженная ингибция размерных показателей, присущая растениям этого вида, произрастающим в районах внутренней части губы с высокой антропогенной нагрузкой. Но показатели удельной плотности и удельной массы их пластин, а также распределение вдоль нее сухих веществ, демонстрируют, что их рост у сахарины в горле губы осуществлялся достаточно неравномерно и заметно медленнее, чем у растений из чистых мест обитания, например, у о. Старичков.

Проведенные исследования в целом показали, что *F. distichus* чрезвычайно приспособлен к значительным колебаниям температуры. Он не теряет своей жизнеспособности даже при длительном глубоком долговременном замораживании. Тем более он устойчив к кратковременному снижению температуры воды и воздуха до отрицательных значений. Вместе с тем замечено, что стрессовое воздействие экстремально низких температур приводит к последующему замедлению роста и физиологической вялости проростков, испытывавших температурный шок.

Результаты, полученные в ходе проведенных экспериментов, помогают объяснить многие моменты, связанные с особенностями распределения фукуса и формирования размерно-возрастной структуры его популяций у побережья Камчатки. Здесь из-за таяния большого количества снега, обильных летних осадков, стока большого количества рек наблюдаются высокие колебания солености. Температура прибрежных вод ниже 6°C наблюдается в течение 6–7 месяцев. Однако фукус остается одним из наиболее массовых

и высокопродуктивных видов литорального макрофитобентоса. Результаты выполненных авторами экспериментов свидетельствуют о высокой адаптивной способности этого вида в период эмбрионального развития.

Сохранению вида в альгофлоре Авачинской губы, претерпевшей значительную антропогенную трансформацию, способствуют такие особенности биологии его развития, как отсутствие зимнего покоя, способность не останавливать процессы жизнедеятельности в условиях отрицательной температуры и полной темноты, кратковременного действия гиперсолености и почти полного опреснения. Постепенная закладка концептакулов на рецептакулах приводит к растянутым срокам размножения даже одного рецептакула, не говоря уже о сроках выхода половых клеток у всего взрослого растения. Постепенность закладки рецептакулов на слоевище позволяет ему в течение нескольких месяцев выпускать в окружающую среду зрелые половые продукты. В целом представленные в настоящей главе данные показывают, что камчатская популяция *F. distichus* чрезвычайно устойчива к экстремальным воздействиям неблагоприятных экологических факторов.

## **Глава 6. ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФУКУСА И ВОЗМОЖНОСТИ ЕГО ИСКУССТВЕННОГО ВЫРАЩИВАНИЯ В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ**

### **6.1. Обоснование к выбору мест искусственного выращивания фукуса в природной среде и на антропогенном субстрате**

Ранее было отмечено, что одним из способов снижения антропогенной нагрузки на морские водоемы и, в частности на Авачинскую губу, месте проведения исследований авторов, является биорекультивация побережья и организация санитарной марикультуры. *F. distichus*, благодаря чрезвычайной экологической пластичности, способности сохранять функциональную активность даже при очень высоком уровне загрязнения, возникающем при аварийных разливах нефтепродуктов, – один из немногих произрастающих в Авачинской губе многолетних видов водорослей может стать объектом культивирования.

Вопрос об искусственном разведении фукуса до настоящего времени никогда никем не ставился, поэтому данные по выращиванию представителей этого рода в научной литературе отсутствуют. К настоящему времени уже накоплен большой опыт искусственного выращивания других видов морских водорослей, главным образом ламинариевых, представителей порфирикового комплекса, некоторых других представителей зеленых, бурых и багряных водорослей. Он суммирован в инструкциях по биотехнике их культивирования, в научных публикациях, посвященных разработке методов искусственного выращивания ценных в практическом отношении видов. Из русскоязычных работ, посвященных этим вопросам, упомянем следующие: Макаров и др., 1986; Блинова и др., 1999; Воскобойников, 2005; Капков и др., 2006; Немова, Шкляревич, 2009; и др.

Все российские и зарубежные авторы (Moore, 1903; Kufferath, 1928/1929; Bold, 1942; Venkataraman, 1969; Richmond, 1986; и др.) согласны в том, что наиболее сложными и уязвимыми этапами культивирования водорослей являются самые ранние стадии их развития. Они предусматривают стимуляцию фертильной ткани, получение посевного материала (спор водорослей, фрагментов слоевища с островками меристематической ткани, а у фукусовых водорослей зигот), выбор подходящего субстрата для прикрепления к нему посевного материала и создание условий для активного эмбрионального и постэмбрионального развития.

В ходе лабораторных экспериментов, связанных с изучением ранних этапов развития *F. distichus*, авторы научились получать суспензию жизнеспособных зигот, выявили время, в течение которого они могут находиться в неприкрепленном состоянии, разработали методику оценки роста и развития эмбрионов. Далее были проведены лабораторные эксперименты по посадке зигот на разные искусственные субстраты, которые подтвердили, что они в этом отношении весьма неприхотливы и могут успешно прикрепляться к стеклу, дереву, бетонной поверхности, камням, гладкой гальке, капроновым и пеньковым нитям.

Наблюдения за развитием микроскопических проростков фукуса, высаженных на тонкие полипропиленовые нити, содержащихся в пластиковых емкостях, показали, что они хорошо растут в искусственных условиях при температуре 4°C и естественном освещении. Отработка лабораторных методов получения и проращивания зигот сделала возможным проведение экспериментов по их искусственному выращиванию в естественной морской среде.

Для того чтобы выяснить способность прикрепившихся эмбрионов фукуса выживать в условиях высокого биогенного, техногенного и нефтяного загрязнения

и определить воздействие комплексного загрязнения на его рост, развитие и способность выполнять роль биодеструктора органических веществ и сорбента металлов, местом проведения эксперимента был выбран самый грязный участок восточного побережья губы, называемый Петропавловский Ковш (рис. 6.1).



Рис. 6.1. Место проведения эксперимента по искусственному выращиванию *Fucus distichus* на аэрофотоснимке: бухта Петропавловский Ковш (1), ее карта-схема (2), с указанием места проведения эксперимента участок береговой линии, где был растянут канат (3), с координатами  $53^{\circ}00'45,5''$  N и  $158^{\circ}38'26,0''$  E

Общая протяженность его берега небольшая и составляет всего 2 750 м. Ширина осушаемой во время отлива зоны в виду приглубости берега также небольшая – 2–3 м. Приливы в этом районе, как и во всей губе, неправильные полусуточные, с амплитудой колебаний 2 м. Максимальная скорость берегового течения составляет всего 0,1 м/с. Это препятствует активному водообмену и, напротив, способствует концентрации здесь загрязнителей.

Для кутовой части Петропавловского Ковша характерно раннее образование льда. Сроки его появления и исчезновения приведены в главе 2. Наибольшую толщину (в отдельные годы до 60–70 см) лед имеет в феврале и марте. Характерной особенностью ледового режима в выбранном для эксперимента районе является неустойчивость ледовой обстановки.

Это обусловлено сильными ветрами, но главным образом постоянной ломкой льда базируюшимися здесь судами.

В ходе проведения эксперимента по искусственному выращиванию фукуса автор проводил ежемесячные гидрологические исследования и определял температуру воды, соленость, водородный показатель и количество растворенного кислорода. Измерение этих показателей осуществлялось у кромки воды, на глубине 0,2–0,5 м. Данные этих исследований приведены в табл. 6.1.

Таблица 6.1

Гидрологический режим поверхностных вод у кромки воды бухты Петропавловский Ковш

Характеристика воды	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Температура, °С	-1,5	-2	-0,2	2,3	5,1	13,2	14,4	13,3	13,3	4,6	3,4	-0,5
Соленость, ‰	31,6	31,6	31	30	27,1	23,5	14,9	28,3	28,3	27	31	31
pH, ед. pH	5,3	5,3	5,7	5,6	6,0	5,9	6,0	6,0	6,0	5,5	5,5	5,4
Кислород, мг/л	10,9	10,8	12	9,2	10,3	10,8	8,9	8,3	9,2	8,3	8,3	8,3

Они свидетельствуют о том, что температура воды в ее прибрежном поверхностном слое в течение года меняется от  $-2^{\circ}\text{C}$  до  $+14,4^{\circ}\text{C}$  (рис. 6.2, А), в то время как в других районах побережья Авачинской губы летняя температура поверхностной водной массы выше  $12\text{--}13^{\circ}\text{C}$  обычно не поднимается, а более высокая температура воды для роста и развития фукуса, безусловно, более благоприятна.

Данные рис. 6.2 показывают, что летнее повышение температуры в Петропавловском Ковше сопровождалось резким падением солености до  $14,9\text{‰}$  (рис. 6.2, Б). Минимальной в период авторских наблюдений она была в июле после обильных осадков. Слабый водообмен и система приливно-отливных течений препятствовали повышению солености в самом верхнем слое воды, покрывающем литоральную зону. Значения, близкие к нормальной морской солености,  $31\text{‰}$ , отмечались ранней весной и поздней осенью.

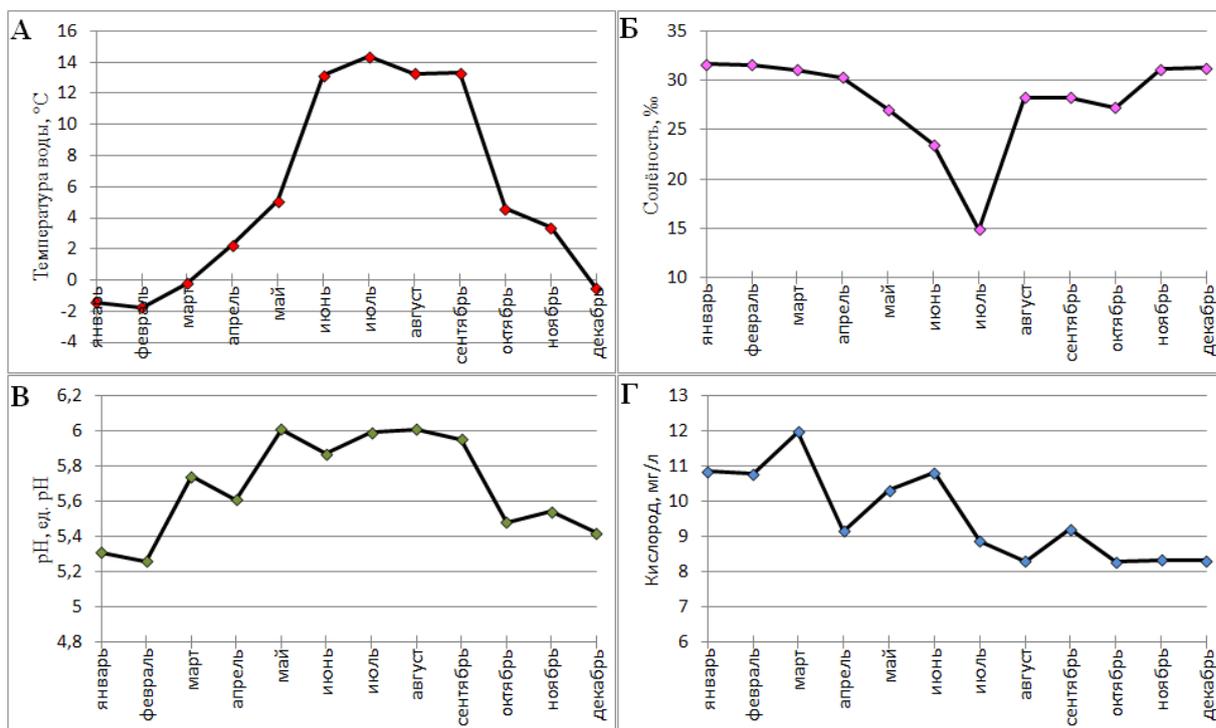


Рис. 6.2. Гидрологические характеристики поверхностного слоя воды на глубинах 0,2–0,5 м в бухте Петропавловский Ковш, в месте размещения искусственного субстрата: температура (А); соленость (Б); водородный показатель (В); насыщение кислородом (Г)

Значения водородного показателя (pH) в воде в течение всего периода наблюдений изменялись не столь значительно и составили в среднем  $5,68$  (6.2, В). В зимний период pH в поверхностных водах был наиболее устойчивым и изменялся от  $5,4$  до  $5,3$ .

Минимальное его значение (5,3) отмечалось в феврале, что, по-видимому, было связано с изменением газового режима, плотности и температуры воды, количественного и качественного состава биоты и ее функционального состояния.

Кислородный режим бухты Петропавловский Ковш в течение года имеет незначительные колебания (рис. 6.2, Г). В поверхностных водах содержание растворенного кислорода изменяется от 8,3 до 10,9 мг/л. Таким образом, несмотря на высокий расход кислорода на химическое окисление, в прибрежных водах Петропавловского Ковша, покрывающих литораль, наблюдается постоянное пресыщение кислородом, и гипоксию во время прилива фукус не испытывает.

Из рис. 5.6 (глава 5) хорошо видно, что в бухте Петропавловский Ковш (бухта Петропавловская) за четырехлетний период проведения исследований (2016–2019 гг.), направленных на определение флуктуации площадей дна, занятых фукусом, только в 2016 г. наблюдалось его постоянное присутствие. Площадь дна, в пределах которой он встречался, составляла 320 м<sup>2</sup>, но общее проективное покрытие при этом едва достигало 5%. В 2017 г. заросли фукуса здесь исчезли и до настоящего времени не восстановились. Единично встречающиеся среди поселений мидий растения *F. distichus* уже не способны обеспечить реколонизацию субстрата в литоральной зоне этой бухты.

Из всех районов Авачинской губы выбранный участок размещения искусственного антропогенного субстрата (веревочного каната) испытывает самую длительную за период ее хозяйственного освоения антропогенную нагрузку, поскольку именно здесь, в Петропавловском Ковше, в 1740 г. бросили якоря и провели зимовку пакетботы Второй Камчатской экспедиции Витуса Беринга «Святой Пётр» и «Святой Павел». Позднее на берегах именно этой удобной гавани появились самые первые причальные сооружения и был заложен военный пост, с которого начал историю своего развития город Петропавловск-Камчатский.

Позднее на берегах Петропавловского Ковша появились морской вокзал, судоремонтные мастерские, угольный и грузовые терминалы, холодильники самого крупного транспортного перевозчика ООО «Камчатское морское пароходство» и другие объекты. Этот участок берега стал местом стоянки большого количества военных кораблей и гражданских судов. Сюда, кроме того, был выведен один из многих расположенных вдоль городского побережья Авачинской губы канализационных выпусков.

В настоящее время дно бухты и ее берега захламлены отходами производства, бытовым мусором. Загрязнение толщи воды нефтепродуктами (согласно любезно предоставленным данным Камчатского УКГМС) в разные месяцы года здесь изменяется от 3,4 до 14 ПДК. В глубинных слоях оно превышает пороговую величину и в разные месяцы составляет 11,4; 12,0 и 13,6 ПДК. Ситуация с биогенным загрязнением этого участка побережья также удручающая, поскольку сюда кроме канализационных стоков поступают несанкционированные сбросы льяльных и хозяйственно-бытовых вод с базилирующих здесь судов.

## **6.2. Результаты экспериментов по искусственному воспроизводству**

### **6.2.1. Выращивание на искусственном субстрате**

Эксперимент по выращиванию в бухте Петропавловский Ковш фукуса от зигот до взрослых растений был начат в середине ноября 2017 г. В качестве искусственного субстрата был использован семиметровый капроновый канат с поперечным сечением 5,5 см. Один его конец был прикреплен к железному арматурному пруту обломка лежащей у уреза воды бетонной плиты, другой – к неподвижному валуну, находящемуся в сублиторальной кайме. Канат был уложен непосредственно на поверхность каменисто-галечного пляжа. Перед началом эксперимента он несколько дней пролежал в воде, для того чтобы приобрести специфическое биообрастание и микробильную пленку, необходимую для осаждения спор, гамет и зигот водорослей.

Маточные растения для получения зигот фукуса были взяты в бухте Завойко во время отлива в один из дней сизигийного цикла. Одновременно во время прилива здесь же была взята морская вода, необходимая для получения суспензии половых продуктов и зигот фукуса. В лаборатории от кустов фукуса были отделены рецептакулы в стадиях развития  $\Phi_4 - \Phi_5$ , и далее их стимуляцию провели в соответствии с ранее описанной методикой.

Принесенную из бухты Завойко морскую воду профильтровали и разлили по двум пластиковым контейнерам. После стимуляции рецептакулов осушением, холодом и темнотой одна их половина была перенесена в один из двух пластиковых контейнеров с профильтрованной морской водой. Гидромодуль при этом составлял 1 : 1,5. Другая часть осушенных рецептакулов все еще оставалась в холодильнике.

В настоящее время известно (Müller, Jaenicke, 1973), что яйцеклетки после выхода из концептакулов выделяют в воду феромон фукосерратен для привлечения к ним антерозоидов. Как бы быстро оно не происходило, оплодотворение и образование зигот требуют определенного времени и, согласно наблюдениям авторов и литературным данным (Wakana, Abe, 1992; Motomura, 1994), может происходить в течение 15–45 минут.

После 20 минут содержания рецептакулов в пластиковом контейнере с помощью микроскопа был проведен контроль за концентрацией продуктов размножения. Он показал, что суспензия половых продуктов и зигот к этому моменту уже имела высокую плотность (более 30 яйцеклеток в поле зрения микроскопа). Яйцеклетки имели обычную шарообразную форму, содержали многочисленные бурые гранулы и достигали 45–70 мкм в поперечнике. Они, как и антерозоиды, выглядели вполне жизнеспособными.

У фукусовых, как и других донных гидробионтов, хорошо выражена способность к адгезии (Vreeland et al., 1998). После оседания зигот в них начинают активно протекать физиолого-биохимические процессы, обеспечивающие последующий митоз, поляризацию, дифференциацию и прикрепление эмбриональных клеток. Эти процессы происходят достаточно быстро, в течение двух часов. Неприкрепившиеся клетки обречены на планктонный образ жизни и последующую элиминацию. У прикрепившихся клеток выделяющийся адгезивный материал концентрируется в клетке асимметрично, в основном со стороны будущего ризоидального выроста (Hable, Kropf, 1998).

Через 25 минут после завершения микроскопического контроля один автор с суспензией зигот, второй – с простимулированной партией рецептакулов и контейнером с профильтрованной водой из бухты Завойко прибыли на берег к месту проведения эксперимента. К этому времени уровень воды снизился до середины среднего горизонта литорали. Обнажившаяся половина каната была полита суспензией зигот. Оставшаяся часть простимулированных рецептакулов была погружена во второй пластиковый контейнер для получения новой порции суспензии зигот. После снижения уровня воды до максимальной отметки новую порцию суспензии использовали для поливки всего каната. Разделив процесс получения суспензии на два этапа, лабораторный и полевой, авторы получили зиготы разной степени зрелости, что гарантировало наличие среди них зигот, способных к закреплению на субстрате.

Для контроля процесса высадки зигот на субстрат с каната были вырезаны кусочки нитей (рис. 6.3). Лабораторные наблюдения за развитием осевших на них зигот фукуса показали, что их прорастание, выражающееся в вытягивании ризоидального выроста, началось через 12 часов после поливки каната их суспензией. Через 21 час хорошо сформированные ризоидальные выросты имели уже 35–45% появившихся эмбрионов фукуса. После 52 часов первое деление осевших на канат клеток было хорошо заметно у 75–80% от их общего количества. По прошествии 60 часов после их прикрепления 20–25% осевших зигот не имели признаков развития и, скорее всего, были погибшими.

В течение последующих недель нити каната брали еще несколько раз и использовали для определения состояния проростков. В результате было установлено, что первое деление у зигот произошло через 21 час после их оседания, на восьмые сутки проростки

фукуса состояли уже из 4–9 клеток. К тридцатому дню эксперимента они достигли 580–645 мкм длины. В зимний период 2018 г. наблюдения за развитием культивируемых растений фукуса не вели, поскольку канат в это время был покрыт льдом и снегом, а в следующем зимнем сезоне 2019–2020 гг. канат откапывался от снега и с него брались пробы фукуса для лабораторного изучения.

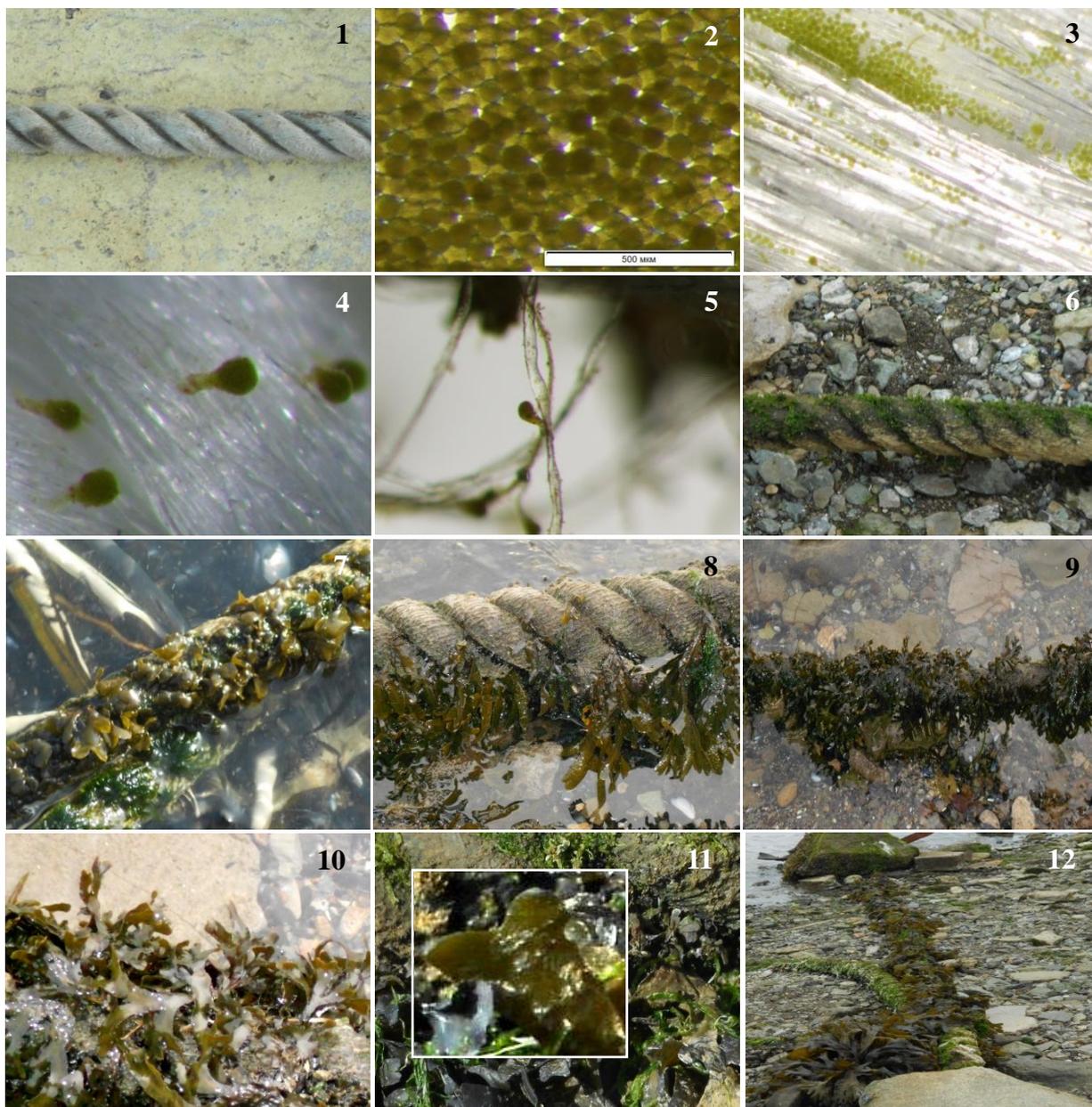


Рис. 6.3. Развитие *Fucus distichus* на канате в бухте Петропавловский Кови в 2018–2019 гг.: синтетический канат (1); концентрированная суспензия зигот (2); зиготы, прикрепившиеся к нитям каната (3–5); ювенильные растения  $D_1$  в сентябре 2018 г. (6, 7); растения  $D_5$  с фертильностью  $\Phi_3$  в июне 2018 г. (8); растения  $D_7$  с фертильностью  $\Phi_4 - \Phi_5$  в августе 2018 г. (9); растения  $D_3$  в августе 2018 г. (10); ювенильные растения  $D_1$  в октябре 2019 г. (11); канат с разновозрастными растениями фукуса в мае 2020 г. (12)

Микроскопическая стадия развития фукуса (см. главу 5) длится достаточно долго, поэтому видимые невооруженным глазом его проростки появились на канате только в марте 2018 г. К 1 апреля они достигли 7 мм длины и имели при этом только одну апикальную вершину. Далее контроль за развитием проростков фукуса осуществляли ежемесячно. В лабораторных условиях в отобранных пробах фукуса, включавших обычно не менее 40–55 растений, определяли количество дихотомических ветвей, средние

показатели общей длины слоевищ, длины ветвей каждого порядка. Одновременно следили за появлением и развитием на слоевищах рецептакулов. Всякий раз при взятии проб канат с растущим на нем фукусом фотографировали. Некоторые из собранных за этот период фотографий представлены на рис. 6.3.

В табл. 6.2 представлены данные по развитию растений, выросших из высаженных на канат зигот.

Таблица 6.2

**Изменение размерных характеристик *Fucus distichus*, развивавшихся на искусственном субстрате в бухте Петропавловский Ковш в период с 01.04.2018 по 14.12.2019 гг.**

Дата проведения измерения	Число дихотомических ветвлений	Количество апикальных ветвей	Длина таллома, мм									
			$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$	$L_5$	$L_6$	$L_7$	$L_8$	$L_{общ}$	
01.04.18	1	1	7	–	–	–	–	–	–	–	–	7
18.04.18	2	2	9	3	–	–	–	–	–	–	–	13
13.05.18	2	4	14	6	–	–	–	–	–	–	–	20
08.06.18	3	6	15	11	8	–	–	–	–	–	–	34
28.06.18	3	8	18	15	14	–	–	–	–	–	–	47
17.07.18	4	14	21	18	19	11	–	–	–	–	–	69
01.08.18	4	14	21	18	19	17	–	–	–	–	–	76
09.09.18	5	24	21	18	20	22	19	–	–	–	–	102
21.09.18	5	28	21	17	20	22	20	–	–	–	–	105
24.10.18	6	34	21	16	21	23	20	15	–	–	–	118
15.05.19	7	38	22	20	21	23	21	18	–	–	–	130
26.06.19	7	38	22	20	21	23	21	21	28	–	–	158
04.08.19	8	44	22	20	21	23	21	22	30	19	–	176
16.09.19	8	44	22	20	21	23	21	22	30	33	–	192
10.10.19	8	46	22	20	21	23	21	22	30	30	–	187
11.11.19	8	22	22	20	21	23	21	22	30	9	–	164
14.12.19	8	11	22	20	21	23	21	22	30	10	–	165

Из таблицы видно, что с момента оседания зигот до 14 декабря 2018 г. растения достигли 165 мм длины. При этом с 1 апреля до 14 декабря, т. е. во втором вегетационном сезоне, они выросли на 158 мм и сформировали восемь порядков дихотомических ветвей. Каждая из образовавшихся ветвей продолжала свой рост даже после появления над нею новых дихотомических ветвлений, что говорит об активности не только апикального, но и вставочного роста фукуса.

Рост ветвей разных порядков прекращался после достижения их видоспецифической длины. Из табл. 6.2 видно, что в Петропавловском Ковше таковая равнялась 20–23 мм. Ветви последнего и предпоследнего порядков имели большие линейные размеры в связи с тем, что в июне у культивируемых растений начался процесс закладки рецептакулов, и последующие деления апикальных ветвей прекратились. Однако их линейный рост еще слабо продолжался. К началу сентября рецептакулы достигли зрелости  $\Phi_5$ . О скорости созревания в рецептакулах половых продуктов и активности воспроизводства фукуса можно судить по данным табл. 6.2 и 6.3.

Из табл. 6.2 видно, что вплоть до первой декады ноября у растений только увеличивалось количество апикальных вершин. При том, что с сентября происходило активное размножение, количество апикальных вершин в октябре достигло своего максимума. Однако в ноябре их стало вместо 46 только 22, в декабре – только 11.

Изменение состояния фертильности рецептакулов у *Fucus distichus*, развивавшегося на искусственном субстрате в бухте Петропавловский Ковш в период с 01.04.2018 по 27.01.2019 гг.

Дата проведения измерения	Число дихотомических ветвлений	Количество апикальных ветвей	Развитие рецептакулов, шт					
			$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
01.04.18	1	1	1	0	0	0	0	0
18.04.18	2	2	2	0	0	0	0	0
26.06.19	7	38	2	3	5	9	12	7
04.08.19	8	44	8	7	7	6	7	9
16.09.19	8	44	4	3	5	8	10	14
10.10.19	8	46	0	0	0	6	17	23
11.11.19	8	22	0	0	0	0	10	12
14.12.19	8	11	0	0	0	0	4	7
13.05.18	2	4	2	0	0	0	0	0
08.06.18	3	6	6	0	0	0	0	0
28.06.18	3	8	8	0	0	0	0	0
17.07.18	4	14	8	4	2	0	0	0
01.08.18	4	14	4	6	4	0	0	0
09.09.18	5	24	6	5	6	3	2	2
21.09.18	5	28	6	6	7	2	2	5
24.10.18	6	34	3	9	9	6	4	3
15.05.19	7	38	5	6	7	8	9	3

Причины этих изменений можно объяснить данными табл. 6.3. Из нее видно, что размножение у культивируемых растений самым интенсивным было в октябре. К этому времени все апикальные ветви у них были фертильными, среди созревающих рецептакулов не было ни одного в стадиях зрелости  $\Phi_1$  и  $\Phi_2$ , а среди рецептакулов в стадиях зрелости  $\Phi_3 - \Phi_5$  самыми многочисленными были самые зрелые и, следовательно, разрушающиеся. В ноябре и декабре процессы рассеивания зигот фукуса еще продолжались, но их интенсивность резко снизилась.

Таким образом, проведенный эксперимент показал, что в районе с очень высоким антропогенным загрязнением зиготы фукуса, высаженные на антропогенный субстрат, способны прикрепиться и дать жизнеспособное потомство, которое, в свою очередь, способно обеспечить свое воспроизводство. В условиях сильного загрязнения рецептакулы появляются у растений, имеющих четыре дихотомические ветви, а не три, как в чистых и слабозагрязненных местообитаниях. Это свидетельствует о задержке их физиологического развития. Внешне это выражается в хорошо заметном уменьшении толщины слоевища. Не исключено также, что отставание в развитии культивируемых растений и их утонченность вызваны излишне высокой плотностью их поселения (рис. 6.3, 9).

Зиготы, рассеянные культивируемыми растениями, в сентябре, судя по всему, успешно прикрепилась к канату и начали свое развитие (табл. 6.4). К концу января самые взрослые из появившихся из них растений имели уже по две дихотомии, и их длина достигла в среднем 14 мм.

Дальнейшие наблюдения за развитием растений дочернего поколения и оставшихся растений прошлого года не имело смысла, поскольку поселение фукуса на канате стало разновозрастным, а не зная времени появления молодых растений, судить о темпах их роста и развития стало очень сложно. По этой причине эксперимент был прекращен. В целом он показал, что в прикамчатских водах фукус может быть объектом марикультуры, в том числе санитарной, поскольку он выдерживает высокое загрязнение и не повреждается оседающими на него во время отлива нефтяными пленками.

Изменение размерных характеристик второго поколения *Fucus distichus*, развивавшемся на искусственном субстрате в бухте Петропавловский Ковш в период с 14.12.2019 по 27.01.2020 гг.

Дата проведения измерения	Число дихотомических ветвлений	Количество апикальных ветвей	Длина таллома, мм									Развитие рецептакулов, шт.				
			$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$	$L_5$	$L_6$	$L_7$	$L_8$	$L_{\text{общ}}$	$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$
14.12.19	1	1	5	–	–	–	–	–	–	–	5	0	0	0	0	0
27.12.19	1	1	6,4	–	–	–	–	–	–	–	6,4	0	0	0	0	0
23.12.19	2	2	7	3	–	–	–	–	–	–	10	0	0	0	0	0
27.01.20	2	2	9	5	–	–	–	–	–	–	14	0	0	0	0	0

### 6.2.2. Выращивание на естественном валунном субстрате

Разработка методик экстенсивного культивирования фукуса на естественных субстратах важна с разных позиций. Таким образом можно рекультивировать нарушенные участки береговой линии, особенно в зонах рекреации, или, напротив, в местах выпуска сточных вод, бункеровок флота, перекачки и перевалки на берег нефтепродуктов. В первом случае поселения фукуса будут играть рекреационную роль, во втором к ним добавится выполнение санитарной функции. Это чрезвычайно важно в условиях современной российской экономики, ориентированной на экспорт продукции нефтегазовой отрасли. Ее развитие предполагает проектирование и в недалеком будущем строительство дополнительных терминалов и морских портов для транспортировки углеводородного сырья (Коровин, 2018).

Авачинскую губу как незамерзающую бухту, имеющую прямой выход в Тихий океан, компания «НОВАТЭК» избрала для строительства терминала сжиженного природного газа (СПГ) мощностью 20 млн тонн в год. Для его размещения предварительно выбрана бухта Моховая, имеющая хорошо развитую прибрежную инфраструктуру (Коровин, 2018). При всей экономической выгоде от реализации этого проекта возведение этого терминала только усилит антропогенную нагрузку на Авачинскую губу. Предвидя это, важно своевременно обеспечить меры по ее безопасности. Одной из них может быть биорекультивация и восстановление растительного покрова литорали, контактной зоны трех сред: гидросферы, атмосферы и литосферы – и места наибольшей концентрации загрязняющих веществ.

Изучение поставленного в настоящем разделе монографии вопроса важно и для развития промысловой альгологии, в частности для организации на Камчатке добычи фукуса из естественных зарослей. Пока таковая здесь не ведется, хотя интерес к получению природного фукусового сырья в настоящее время чрезвычайно высок, что, как говорилось выше, объясняется уникальными медико-биологическими свойствами сульфатированных полисахаридов, входящих в состав *F. distichus*.

Промысел фукуса издавна налажен в Белом и Баренцевом морях. Здесь он, согласно имеющимся данным (Максимова 1980), растет достаточно медленно. Поэтому его изъятие в этом районе тщательно регламентируется, и считается, что лучшим способом эксплуатации фукусовых сообществ является сбор не целых растений, а отделение от них отдельных ветвей. На Камчатке промысел фукуса можно было бы наладить иначе, научившись расширять площади дна, занятые фукусом, и введя в практику его промысла методы до и после промыслового высаживания зигот на донные субстраты в наиболее благоприятное для закрепления и активного роста ювенильных водорослей время. Разработка биотехники его выращивания на донном грунте с учетом этого обстоятельства позволила бы организовать более интенсивную ежегодную эксплуатацию одних и тех же участков побережья и получение сырья с более или менее стабильным химическим составом.

Природный субстрат, особенно представленный неокатанными валунами и скалистыми платформами, предпочтителен для закрепления зигот из-за его пористой поверхности. Формирование на нем растительного сообщества протекает особенно успешно при активном водообмене, который обеспечивается в прибойных (неблагоприятных для фукуса) и полуприбойных (благоприятных для него) местах. По наблюдениям ученых именно там успешно протекает возобновление литоральных сообществ макрофитобентоса.

Размножение фукуса в природной среде экстенсивным способом в смысле рационального использования пространства и получения урожая не столь эффективно, как его выращивание на подвесных плантациях. Но следует иметь в виду, что развитие водорослей на донном субстрате исключает многие технологические процессы, применяемые при их интенсивном культивировании, такие как прореживание, периодическое поднятие и погружение плантационных сооружений. Оно, кроме того, не требует экономических расходов на сооружение и техническое обслуживание плантаций.

С учетом требований фукуса к условиям среды для проведения эксперимента по его искусственному высаживанию на субстрате был выбран участок глыбовальной полуприбойной литорали в бухте Сероглазка, расположенный вблизи судоремонтного завода в непосредственной близости к месту проведения эксперимента с мечеными растениями. Данное место активно промывается приливными водами и широко открыто волновому воздействию. Для искусственного высаживания был выбран очень крупный неподвижный валун, доступный для круглогодичного посещения. На расстоянии 30 м влево и вправо от него *F. distichus* не встречался. Это исключало подселение к его искусственно созданному сообществу аллохтонных зигот.

Факторами, регулирующими развитие фукуса, как уже было отмечено, являются длина дня, температура и соленость. Два последних фактора в одно и то же время года в разных участках Авачинской губы могут быть разными, поэтому в месте проведения эксперимента по реколонизации естественного субстрата параллельно с изучением роста и развития искусственно высаженных растений, как и в Петропавловском Ковше, велись гидрологические и гидрохимические наблюдения. Данные, полученные в ходе их проведения, приведены в табл. 6.5. Они показывают, что в выбранном районе весь летний период вода в прибрежье достаточно хорошо прогревалась. Ее температура в жаркие летние дни во время отлива в сублиторальной кайме на глубине 20–40 см порой достигала 15–16°C. Соленость прибрежной воды с мая по сентябрь менялась в широких пределах. Особенно сильное распреснение наблюдалось во второй половине лета и в начале осени.

Таблица 6.5

**Гидрологические показатели морской воды в бухте Сероглазка в период культивирования на естественных субстратах *Fucus distichus* в 2019 г.**

Характеристика воды	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Температура, °C	-1,1	-1,9	-0,3	2,9	6,33	15,1	16,0	15,5	13,6	5,4	3,2	-0,4
Соленость, ‰	31,6	31,7	31	29	24,3	21,8	11,4	13,2	23,3	26	31	31
Мутность, ЕМФ	198	187	254	223	289	327	278	310	114	98	87	154
Кислород, мг/л	10,7	10,5	12	10	9,86	8,05	7,94	9,1	6,22	8,2	8,2	8,1

Благодаря наличию здесь широкого пляжа мутность воды была невысокой. Ее особенно большие значения пришлось на август 2019 г., на период выпадения большого количества осадков и поступления в прибрежье большого объема терригенного стока.

Более ранними исследованиями (Березовская, 1988, 1999; Березовская, Ключкова, 1998; и др.) было показано, что в силу особенностей размещения береговых производств, размещения вдоль берега канализационных выпусков загрязненность этого района также достаточно высокая.

После выбора места проведения эксперимента в бухте Сероглазка были взяты фертильные растения фукуса с рецептакулами в стадиях зрелости  $\Phi_4$  и  $\Phi_5$ . По описанной в главе 6 методике в условиях берега была получена суспензия зигот, и ею был облит

выбранный для засеивания зиготами камень. Предварительно он был обильно полит морской водой. Полив валуна суспензией зигот провели дважды с интервалом 25 минут. После последнего обливания он полностью покрылся приливной водой по прошествии 1 часа 45 минут.

Эксперимент по высаживанию фукуса на естественный субстрат был начат 21 октября 2017 г. и завершился 1 июня 2019 г. Фотографии растений *F. distichus* на разных этапах его развития от ювенильных до формирования взрослых многократно разветвленных кустов, приведены на рис. 6.4.

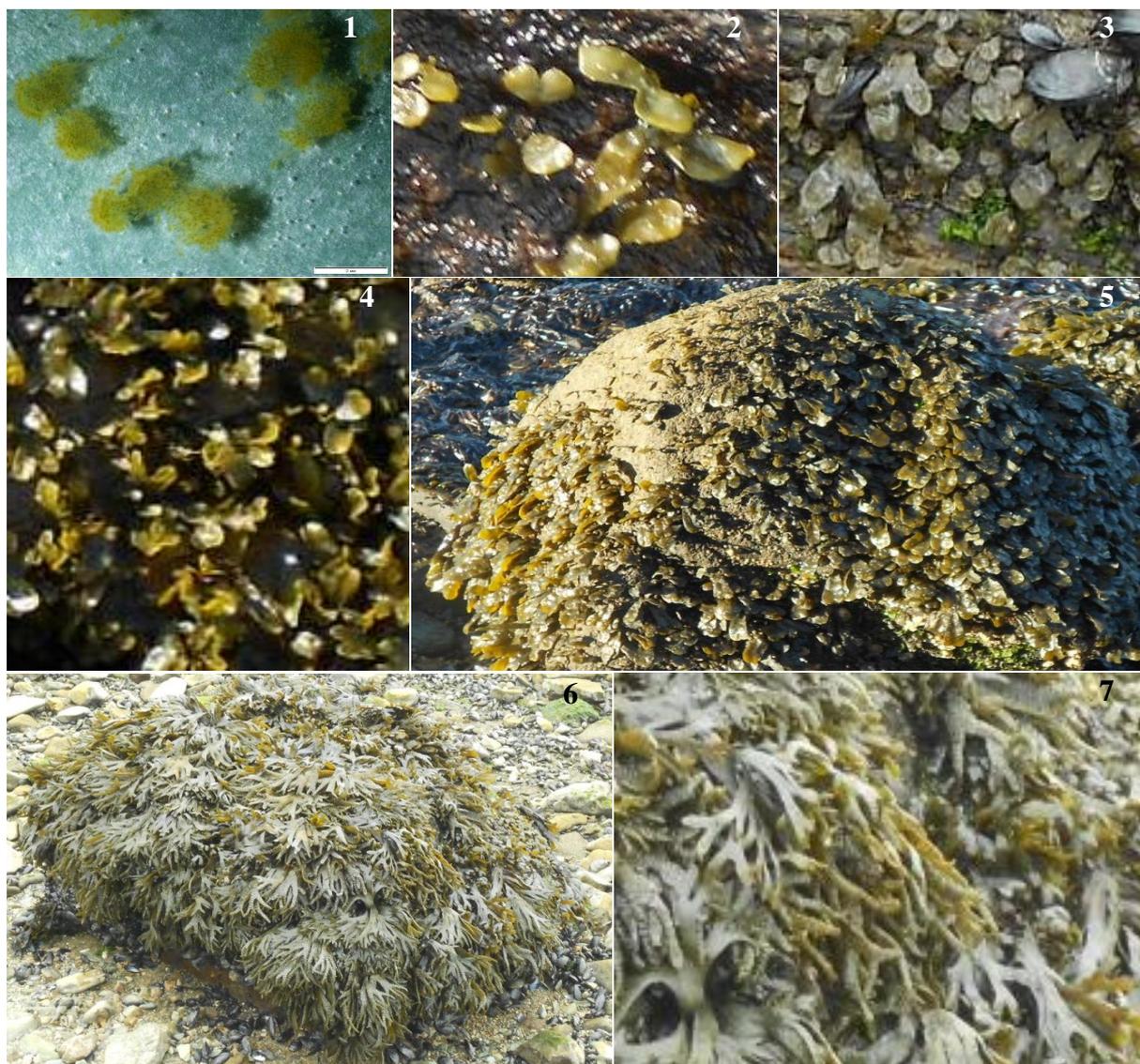


Рис. 6.4. Внешний вид искусственного поселения *Fucus distichus* на валунном грунте. Ювенильные проростки фукуса, высаженные на поверхность валуна 29 ноября 2017 г. (1); ювенильные растения *Fucus distichus* морфоразмерной группы  $D_1$  – 19 мая 2018 г. (2); ювенильные растения группы  $D_1$  – 5 июня 2018 г. (3); ювенильные растения группы  $D_2$  – 12 июля 2018 г. (4); ювенильные растения группы  $D_2$  – 25 июля 2018 г. (5); растения группы  $D_7$  –  $D_8$  – на валунном грунте в июле 2019 г. (6, 7)

Представленные на рисунке данные свидетельствуют о том, что результатом эксперимента было формирование на всей поверхности валуна достаточно плотного фукусового покрова. Результаты данного опыта говорят о том, что для оседания и сцепления зигот с естественным субстратом вполне достаточно одного часа. Возникающая при этом сила адгезии уже достаточна для их удержания на субстрате и противодействия напору приливных волн.

Тем не менее, следует отметить, что плотность произрастания фукуса с мористой стороны валуна была заметно ниже, чем со стороны, обращенной к берегу, из-за более высокого гидродинамического воздействия на осевшие зиготы приливных вод и волн от проходящих вдоль берега судов.

Отметим и тот факт, что при поливе валуна суспензией зигот его вершина оказалась обильно заселенной фукусом. В условиях естественного размножения поселения фукуса обычно имеются только на боковых стенках камней и валунов, их вершины остаются голыми.

Проведенные наблюдения показали, что первое деление у осевших зигот произошло на четвертые сутки после их сцепления с субстратом. На седьмой день эмбрионы *F. distichus* состояли уже из 1–5 клеток. Дальнейшее развитие ювенильных спорофитов приводило к появлению у терминальных клеток ризоидов разветвленных выростов и к росту гиалиновых волосков на вершине протопластины.

Рост и развитие фукуса после достижения им видимых невооруженным глазом размеров изучали с помощью методики, описанной в главе 5. Данные по изменению во времени его морфометрических показателей представлены в табл. 6.6.

Таблица 6.6

**Изменение морфометрических показателей за период с 21.10.2017 по 21.10.2019 гг. у *Fucus distichus*, появившегося от зигот, принудительно высаженных на естественный субстрат в бухте Сероглазка**

№ п/п	Дата проведения измерения	Число дихотомических ветвлений	Количество апикальных ветвей	Длина таллома, мм									
				$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$	$L_5$	$L_6$	$L_7$	$L_8$	$L_{\text{общ}}$	
1	21.10.17	0	0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	19.11.17	0	0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	23.12.17	0	0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	18.01.18	1	1	1,7	–	–	–	–	–	–	–	–	1,7
5	24.02.18	1	1	1,7	–	–	–	–	–	–	–	–	1,7
6	20.03.18	1	1	2,1	–	–	–	–	–	–	–	–	2,1
7	21.04.18	1	1	2,9	–	–	–	–	–	–	–	–	2,9
8	19.05.18	1	1	11	–	–	–	–	–	–	–	–	11
9	05.06.18	2	4	11	6	–	–	–	–	–	–	–	19
10	12.07.18	3	8	17	12	–	–	–	–	–	–	–	39
11	05.08.18	3	10	17	12	10	–	–	–	–	–	–	59
12	29.08.18	4	14	17	13	14	11	–	–	–	–	–	75
13	17.09.18	4	16	17	13	14	14	–	–	–	–	–	108
14	30.09.18	5	22	17	13	14	14	15	–	–	–	–	115
15	27.10.18	5	26	17	13	14	14	17	–	–	–	–	125
16	25.11.18	5	26	17	13	14	14	19	–	–	–	–	132
17	24.12.18	6	32	17	13	14	14	19	4	–	–	–	140
18	17.01.19	6	32	17	13	14	14	19	4	–	–	–	146
19	01.04.19	6	34	17	13	14	14	19	9	–	–	–	153
20	01.05.19	7	38	17	13	14	14	19	14	16	–	–	167
21	01.06.19	7	38	17	13	14	14	19	14	24	–	–	178
22	01.07.19	8	46	17	13	14	14	19	14	24	17	–	193

Из таблицы видно, что в период с 21 октября 2017 г. по 1 июля 2019 г. (619 дней) фукус, начав свое развитие от зиготической клетки, достиг 193 мм длины и сумел сформировать восемь дихотомических ветвлений. В этом районе побережья его линейный рост был менее интенсивным, чем в бухте Петропавловский Ковш. Примечательно, что длина ветвей разных порядков была у него здесь также меньшей и стабилизация их размеров наступала раньше, чем у растений, культивируемых на канате.

Видимые различия в изменении морфометрических характеристик у растений *F. distichus*, культивируемых в разных районах побережья Авачинской губы, можно объяснить прежде всего разными условиями произрастания в период проведения экспериментов. Это хорошо видно при сопоставлении данных табл. 6.1 и 6.5. В них отсутствуют данные по изменению в период проведения экспериментов светового довольствия, тогда как оно менялось существенным образом.

Выращивание фукуса на канате началось 1 апреля при возрастающей длине дня, а прорастание зигот на естественном валунном субстрате было начато 21 октября при сокращающейся длине дня и уменьшающейся температуре воздуха и воды. Кроме указанных в табл. 6.1 и 6.5 характеристик, разными в районах проведения экспериментов были уровни загрязнения и прибойность. Последняя была выше в бухте Сероглазка, что, вероятно, и привело к появлению кряжести растений.

В табл. 6.7 приведены результаты обработки данных изучения процессов размножения *F. distichus* в его искусственном поселении на естественном валунном субстрате.

Из представленной таблицы видно, что у растений, начавших свой рост в октябре и перезимовавших в стадии микроскопических проростков, видимые невооруженным глазом одновершинные слоевища появились только к середине января следующего, 2018 г. Первая дихотомия появилась у них только в середине мая, а первые рецептакулы были заложены только в конце августа, когда растения имели по четыре дихотомических ветвления. Напомним, что меченые растения, росшие здесь же в бухте Сероглазка, но в более защищенных от прибоа условиях, стали выгонять рецептакулы, имея три дихотомии (см. главу 5).

Таблица 6.7

**Изменение зрелости рецептакулов *Fucus distichus*, появившегося от зигот, принудительно высаженных на естественный субстрат в бухте Сероглазка за период с 21.10.2017 по 21.10.2019 гг.**

№ п/п	Дата проведения измерения	Число дихотомических ветвлений	Количество апикальных ветвей	Развитие рецептакулов, шт.					
				$\Phi_0$	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	$\Phi_4$	$\Phi_5$
1	21.10.17	0	0	0	0	0	0	0	0
2	19.10.17	0	0	0	0	0	0	0	0
3	23.12.17	0	0	0	0	0	0	0	0
4	18.01.18	1	1	1	0	0	0	0	0
5	24.02.18	1	1	1	0	0	0	0	0
6	20.03.18	1	1	1	0	0	0	0	0
7	21.04.18	1	1	1	0	0	0	0	0
8	19.05.18	1	2	2	0	0	0	0	0
9	05.06.18	2	4	4	0	0	0	0	0
10	12.07.18	3	8	8	0	0	0	0	0
11	05.08.18	3	10	10	0	0	0	0	0
12	29.08.18	4	14	8	6	0	0	0	0
13	17.09.18	4	16	7	4	5	0	0	0
14	30.09.18	5	22	5	6	7	4	0	0
15	27.10.18	5	26	4	5	6	5	3	3
16	25.11.18	5	26	5	4	4	6	6	1
17	24.12.18	6	32	6	7	6	5	4	4
18	17.01.19	6	32	7	7	6	7	3	2
19	01.04.19	6	34	12	9	8	3	2	0
20	01.05.19	7	38	6	5	6	9	8	4
21	01.06.19	7	38	3	3	6	10	11	5
22	01.07.19	8	46	0	2	3	15	18	8

Первые зрелые рецептакулы у культивируемого фукуса были зарегистрированы только в октябре. В ноябре и декабре он продолжал размножение, но к январю количество рецептакулов в стадии зрелости  $\Phi_4$  свелось к минимуму, а  $\Phi_5$  – к нулю. Это еще раз подтверждает сделанный ранее вывод о том, что выход половых продуктов в самое холодное время года у фукуса сокращается до минимума или вовсе прекращается. В целом, анализируя данные, представленные в табл. 6.7, можно сделать вывод о том, что размножение представителей *F. distichus* на первом году жизни протекало достаточно вяло.

К концу 2019 г. образцы культивируемого фукуса имели в среднем по 32 фертильные вершины, находящиеся в разных стадиях зрелости. С января по апрель заметного увеличения рецептакулов в стадиях зрелости  $\Phi_4$  и  $\Phi_5$  у него не наблюдалось. К июню ситуация резко изменилась. Фертильными стали все 46 верхушечных ветвей и среди них резко, до 71%, увеличилась доля рецептакулов в стадиях зрелости  $\Phi_3$  –  $\Phi_4$ , а интенсивность закладки новых рецептакулов свелась к нулю. Эти данные свидетельствуют о том, что активное размножение культивируемых на валуне растений началось только с наступлением лета, несколько позже, чем у растущих неподалеку меченых растений. Возможно, на задержку их развития большое влияние оказало постоянное сильное обсыхание во время отлива, особенно слоевищ, прикрепленных к вершине валуна.

Проведенные исследования показали, что в прикамчатских водах введение фукуса в санитарную и товарную марикультуру вполне возможно. Этому способствуют:

- неограниченные временем возможности получения жизнеспособной суспензии зигот, связанные со способностью длительного хранения половых продуктов фукуса в условиях криоконсервирования;

- широкая экологическая пластичность фукуса и не связанная с определенными температурами размножения способность зигот к прорастанию при градиентном уменьшении или, напротив, повышении длины дня и температуры;

- высокие темпы роста данного вида, способность формировать высокую биомассу уже в течение первого года жизни.

Марикультура *F. distichus* может быть как интенсивная – с эффективным использованием пространственных ресурсов акватории – так и экстенсивная, привязанная к литоральной зоне. При этом для оседания зигот фукуса можно использовать любой естественный и искусственный субстрат. В условиях сильного хронического загрязнения акватории жизненная стратегия фукуса направлена на раннее размножение. Оно начинается уже на первом году жизни и активно продолжается во втором вегетационном сезоне. Растения, развивавшиеся на естественном субстрате в более прибойном и менее подверженном загрязнению месте, развиваются более медленно. Пик их размножения проходит на второй год жизни.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное авторами монографии исследование показало, что фукус – чрезвычайно полиморфный вид, морфологию которого определяют условия обитания, сезонные различия в скорости роста, а также разная степень наложения одновременно происходящих у растения процессов линейного роста, закладки и созревания концептакулов. Именно последнее обстоятельство обуславливает огромное разнообразие форм рецептакулов, которые и придают растениям огромное морфологическое разнообразие.

Изучение биологии развития *F. distichus* позволило по-новому взглянуть на его развитие в прикамчатских водах. Ранее на основании данных В. Б. Чмыхаловой (2005) считалось, что ему свойствен медленный рост, что функцию воспроизводства он выполняет на третьем году жизни, и пик его размножения приходится на летнее время. Исследования авторов в корне меняют это представление.

Успеху их проведения во многом способствовало использование в полевых исследованиях разработанной авторами методики определения стадий зрелости рецептакулов по их внешнему виду. В ее основу положены данные изучения изменений анатомо-морфологического строения растений по мере формирования у них половых органов от стадии закладки концептакулов до появления в их полостях зрелых половых продуктов. Использование этой методики позволило вскрыть ряд особенностей развития вида в природной среде и лабораторных условиях.

Наблюдения в природе показали, что фукус развивается более трех лет. На первом году жизни он растет и формирует куст. На стадии трех дихотомических ветвлений он может начать закладку репродуктивных органов, но вклад в воспроизводство популяции на первом году жизни у *F. distichus* невелик. Основную функцию поддержания ее численности выполняют растения второго и последующих годов жизни.

Изучение развития растений в лабораторных условиях при постоянной температуре 7°C показало, что даже два разновозрастных растения фукуса второго года жизни способны давать жизнеспособные зиготы в течение семи месяцев. Таким образом, становятся понятными причины, определяющие чрезвычайную экологическую пластичность вида и его устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов, в том числе к комплексному антропогенному загрязнению.

В природной среде размножение фукуса происходит практически круглый год. Оно приостанавливается только в течение короткого зимнего времени при отрицательной температуре воды, когда литоральная зона, являющаяся основным местом произрастания фукуса, бывает покрыта припайным льдом и плотным снежным покровом. В ходе лабораторных исследований было установлено, что для фукуса такого понятия, как зимний покой, не существует. Даже при отрицательной температуре воды растения очень медленно продолжают увеличивать свою длину. Судя по изменениям степени фертильности рецептакулов, у них даже при отрицательной температуре продолжается медленное развитие половых органов.

Зимуют представители фукуса с большим количеством рецептакулов, находящихся на стадии, предшествующей полному созреванию и высыпанию зигот. Именно поэтому весной после относительного зимнего покоя происходит созревание половых продуктов, а ранневесенний пик массового размножения приходится на апрель – май.

Изучение раннего развития *F. distichus* позволило определить воздействие разных экологических факторов на его эмбриональное развитие и рост ювенильных проростков. Лабораторное культивирование эмбрионов позволило также определить время, в течение которого проростки имеют микроскопические размеры и остаются невидимыми невооруженным глазом. Это в свою очередь позволило провести экспе-

рименты по искусственному воспроизводству фукуса в природной среде и показать, что в прикамчатских водах этот вид может стать объектом санитарной и товарной марикультуры.

Среди более частных выводов стоит отметить наиболее, с точки зрения авторов, важные. Так, сравнительный анализ морфологии и анатомии рецептакулов *F. distichus* позволил выделить пять стадий их зрелости ( $\Phi_1 - \Phi_5$ ) и определить следующие внешние признаки, соответствующие этим стадиям:  $\Phi_1$  – формирование внутренней полости концептакулов и примордиев генеративных клеток;  $\Phi_2$  – появление у самых зрелых оогониев экзохитона и двойной внутренней оболочки;  $\Phi_3$  – завершение созревания антеридиев и подготовка к мейотическому делению и формированию яйцеклеток у большинства оогониев;  $\Phi_4$  – созревание яйцеклеток и их высыпание из оогониев и концептакулов;  $\Phi_5$  – дозревание последних оогониев и максимальное опустошение концептакулов.

Разработанные авторами методы получения жизнеспособных зигот *F. distichus* и их культивирования в IMR-среде и в стерилизованной и профильтрованной морской воде в будущем позволят проводить разного рода исследования как в лабораторных, так и в природных условиях. С их помощью авторам удалось установить скорость роста эмбрионов и микроскопических ювенилов. Так, оказалось, что развитие микроскопического многоклеточного кладомного проростка при температуре 7°C до 600 мкм длины занимает 26 дней. К четвертому месяцу культивирования молодые проростки достигают 1,0–1,2 мм длины, через 5–5,5 месяцев их средняя длина достигает 7 мм.

Эксперименты с мечеными растениями разного возраста показали, что наиболее активный рост фукуса происходит в летне-осенний период. Максимальная скорость роста у меченых образцов достигала 2,21 мм/сут и была приурочена к концу сентября. Она была свойственна представителям вида, начавшим развитие весной в стадиях  $D_1 - D_4$ .

Самое активное размножение у меченых растений наблюдается в мае – июне, хотя в целом оно происходило практически постоянно до появления ледостава. Период между закладкой концептакулов и их созреванием до стадии зрелости половых продуктов и высыпания зигот в природной среде длится около 80 дней.

Наиболее благоприятными для активного роста и развития проростков фукуса являются температура 10°C и 12-часовой световой период. Температура оказывает значительное влияние на скорость роста взрослых растений. Она тем больше, чем выше температура воды. Однако световое довольствие регулирует развитие растений в большей мере, чем температура. Так, скорость фертилизации у фукуса при осенне-зимнем сокращении длины дня уменьшается. В период года с возрастающей длиной дня она при тех же значениях температуры возрастает.

Многочисленные лабораторные эксперименты авторов показали, что эмбрионы фукуса, его проростки и взрослые растения выдерживают значительные колебания солености от 30‰ и более до 10‰. Растения могут непродолжительное время сохранять свою жизнеспособность в пресной воде. Массовая гибель в условиях нулевой солености у них начинается на шестые сутки, а полностью погибают они на пятнадцатые сутки. Это неудивительно, если учесть то обстоятельство, что прибрежные воды Камчатки испытывают высокое опресняющее воздействие стоком большого объема талых вод и дождей. Умершие растения легко отделяются от субстрата, вероятно, потому, что экстремально низкая и нулевая соленость препятствует синтезу адгезивного материала.

Большую роль в жизни фукуса и распространении его вдоль побережья играет лед. Плавающим льдинам принадлежит роль разносчиков вмерзших в них целых слоевищ или ветвей и оборванных от них рецептакулов, часть которых уже наполнена созревающими или зрелыми половыми продуктами.

Опыты, направленные на выяснение воздействия на зиготы и эмбрионы фукуса низких отрицательных температур и полной темноты, показали, что они не теряют жизнеспособности даже после их многомесячного содержания в темноте при температуре –23°C. Подобные условия перекрывают планку низких температур и возможного

для Камчатки времени пребывания растений в полной темноте подо льдом и снегом. Однако было обнаружено, что после размораживания зиготы и эмбрионы, подвергавшиеся промораживанию в морозильной камере, отстают в развитии от эмбрионов, полученных от тех же маточных растений, но не подвергавшихся температурному и темновому шоку.

Эксперименты по искусственному выращиванию фукуса из зигот в природной среде показали, что в прикамчатских водах вполне возможно введение фукуса в одногодичную санитарную и товарную марикультуру при условии использования рассады, выращенной в благоприятных искусственных условиях среды. Суспензию зигот можно с успехом использовать для создания искусственных поселений фукуса на участках морских побережий с неподвижными жесткими грунтами. Для реализации идеи создания марикультуры в первую очередь должны быть разработаны методы получения фукусовой рассады и ее дальнейшего культивирования. А это значит, что разного рода эксперименты по выращиванию *F. distichus*, направленные на достижение главной цели, – получение урожая с высоким содержанием ценных химических соединений, еще будут продолжаться.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Алфимов, Н. Н. О биологических и биохимических особенностях некоторых ламинариевых и фукусовых водорослей (*Phaeophyta*) острова Беринга (Командорские острова) / Н. Н. Алфимов, Ю. Е. Петров // Ботанический журнал. – 1972. – Т. 57, № 6. – С. 697–700.
2. Андреев, В. П. Функциональные особенности фотосинтетического аппарата трёх видов *Fucus* в условиях Белого моря. Влияние обезвоживания / В. П. Андреев, Ю. И. Маслов, Е. Ф. Сороколетова // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 2. – С. 244–250.
3. Арциховский, В. М. О карликовых формах *Fucus vesiculosus* в связи с вопросом о дегенерации / В. М. Арциховский // Труды Санкт-Петербургского ботанического сада. – 1905. – Т. 24, № 1. – С. 1–180.
4. Бажанов, П. В. Течения Авачинской губы и некоторые данные о течениях Авачинского залива : рукопись / П. В. Бажанов. – Петропавловск-Камчатский : ГФД КУГКС, 1943. – 18 с.
5. Баранов, И. Ф. Гидрометеорологический режим Авачинского залива и бухт юго-восточной Камчатки : рукопись / И. Ф. Баранов. – Петропавловск-Камчатский : ГФД КУГКС, 1944. – 147 с.
6. Бек, Т. А. Разложение макрофитов в литоральной зоне Белого моря / Т. А. Бек, Л. И. Потапова // Экология. – 1986. – № 1. – С. 79–82.
7. Белый, М. Н. Видовой состав, особенности распределения водорослей-макрофитов в северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата в районах размножения сельди : дис. ... канд. биол. наук / М. Н. Белый. – Магадан, 2011. – 175 с.
8. Березовская, В. А. Авачинская губа. Гидрохимический режим, антропогенное воздействие : монография / В. А. Березовская. – Петропавловск-Камчатский : КГАРФ, 1999. – 156 с.
9. Березовская, В. А. Гидрохимический режим Авачинской губы : автореф. дис. ... канд. геогр. наук / В. А. Березовская. – Ростов-на-Дону, 1988. – 25 с.
10. Березовская, В. А. Структурный отклик популяций *Laminaria bongardiana* и *Fucus evanescens* на загрязнение среды / В. А. Березовская // Проблемы современного естествознания. – 2002. – С. 13–17.
11. Березовская, В. А. Содержание кислорода, биогенных и загрязняющих веществ в воде Авачинской губы / В. А. Березовская, Н. Г. Ключкова // Сб. научн. ст. по экологии и охране окружающей среды Авачинской губы. – Петропавловск-Камчатский, 1998. – С. 19–26.
12. Беседнова, Н. Н. Антивирусное действие и патогенетические мишени сульфатированных полисахаридов морских водорослей при гриппозной инфекции / Н. Н. Беседнова, С. П. Крыжановский, Т. А. Кузнецова, Т. П. Смолина, И. Д. Макаренко, О. С. Маляренко, С. П. Ермакова, Т. С. Запорожец // Здоровье. Медицинская экология. Наука – 2018. – Т. 75, № 3. – С. 5–19.
13. Беседнова, Н. Н. Морские бурые водоросли – источник новых фармацевтических субстанций антибактериальной направленности / Н. Н. Беседнова, Т. А. Кузнецова, Т. С. Запорожец, Т. Н. Звягинцева // Антибиотики и химиотерапия. – 2015. – Т. 60, № 3, 4. – С. 31–41.
14. Блинова, Е. И. Видовой состав и вертикальное распределение морских водорослей в Пенжинской губе (Охотское море) / Е. И. Блинова // Океанология. – 1968. – № 2. – С. 279–287.

15. Блинова, Е. И. Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура) / Е. И. Блинова. – М. : Изд-во ВНИРО, 2007. – 144 с.
16. Блинова, Е. И. Увеличение продуктивности прибрежных экосистем Западного Мурмана за счёт бикультуры ламинария-мидия и их рациональное использование / Е. И. Блинова, И. А. Садыхова, Ж. Т. Дергалева // Оптимизация использования морских биоресурсов и комплексное управление прибрежной зоной Баренцева моря : тез. докл. регион. семинара, посвященного 45-летию Первой научной сессии Мурманской биологической станции (г. Мурманск, 30 ноября 1999 г.). – Мурманск, 1999. – С. 6–7.
17. Богданов, К. Т. Приливы Тихого океана / К. Т. Богданов // Тр. ИОАН. – 1962. – Т. 60. – С. 142–160.
18. Богородский, П. В. Особенности формирования припайного льда в береговой зоне замерзающих морей / П. В. Богородский, А. В. Марченко, А. В. Пнюшков // Проблемы Арктики и Антарктики. – 2007. – № 77. – С. 17–27.
19. Брокарева, Е. А. Репродукция и раннее развитие бурой водоросли *Fucus distichus* Linnaes Баренцева моря в условиях лабораторного культивирования / Е. А. Брокарева, Г. М. Воскобойников // Наука России. – 2018. – Т. 14, № 2. – С. 66–72.
20. Вафина, Л. Х. Обоснование комплексной технологии переработки бурых водорослей (Phaeophyta) при получении функциональных пищевых продуктов : автореф. дис. ... канд. техн. наук / Л. Х. Вафина. – М., 2010. – 24 с.
21. Виноградов, В. Н. Распределение снежного покрова на Камчатке / В. Н. Виноградов // Вопр. географии Камчатки. – 1964. – Вып. 2. – С. 3–29.
22. Виноградова, К. Л. Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части Берингова моря / К. Л. Виноградова, Н. Г. Клочкова, Л. П. Перестенко // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. – М., 1978. – С. 150–155.
23. Витюк, Д. М. Взвешенное вещество и его биогенные компоненты / Д. М. Витюк. – Киев : Наукова думка, 1983. – 210 с.
24. Возжинская, В. Б. Донные макрофиты Белого моря / В. Б. Возжинская. – М. : Наука, 1986. – 191 с.
25. Возжинская, В. Б. Морская растительность побережья о-ва Большой Шантар (Охотское море) / В. Б. Возжинская, Н. М. Селицкая (Вишневская) // Тр. ИОАН СССР. – 1970. – Т. 88. – С. 288–297.
26. Возжинская, В. Б. Распределение водорослей на литорали бухты Гроссевичи (Японское море) / В. Б. Возжинская // Ботанический журнал. – 1964. – С. 712–714.
27. Возжинская, В. Б. Морские водоросли западного побережья Камчатки / В. Б. Возжинская. // Новости сист. низш. раст. – 1965. – С. 73–77.
28. Возжинская, В. Б. Эколого-биологические основы культивирования и использование морских водорослей / В. Б. Возжинская, А. Н. Камнев. – М. : Наука, 1994. – 202 с.
29. Возжинская, В. Б. Промысловые водоросли СССР : справочник / В. Б. Возжинская, А. С. Цапко, Е. И. Блинова, А. А. Калугина, Ю. Е. Петров. – М. : Пищ. про-сть, 1971. – 270 с.
30. Воскобойников, Г. М. Технология плантационного выращивания макрофитов в Баренцевом море: многофункциональная направленность / Г. М. Воскобойников // Инновационный потенциал Кольской науки. – Апатиты, 2005. – С. 284–288.
31. Воскобойников, Г. М. Механизмы адаптации, регуляции роста и перспективы использования макрофитов Баренцева моря : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Г. М. Воскобойников. – Мурманск, 2006. – 45 с.
32. Воскобойников, Г. М. Изменения в составе фотосинтетических пигментов и структуре клеток *Fucus vesiculosus* L. и *F. serratus* L. Баренцева моря при длительном нахождении в темноте / Г. М. Воскобойников, М. В. Макаров, И. В. Рыжик / Биология моря. – 2006. – Т. 32, № 1. – С. 26–33. С. 393–404.

33. *Воскобойников, Г. М.* Влияние абиотических факторов на структуру фитоценозов, морфологические и физиологические особенности водорослей-макрофитов Баренцева моря / Г. М. Воскобойников, М. В. Макаров, И. В. Рыжик, С. В. Малавенда // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. – Владивосток : Дальнаука, 2007. – С. 357–386.
34. *Воскобойников, Г. М.* Адаптация и регуляция роста у макрофитов Баренцева моря / Г. М. Воскобойников, М. В. Макаров, С. В. Малавенда, И. В. Рыжик // Вестн. КНЦ РАН. – 2015. – № 21. – С. 40–48.
35. *Воскобойников, Г. М.* Запасы, современное состояние и перспективы использования водорослей-макрофитов Баренцева моря / Г. М. Воскобойников, М. В. Макаров, Е. Д. Облучинская, Н. Н. Пантелеева. – Мурманск, 2007. – 55 с.
36. *Воскобойников, Г. М.* Макрофиты Баренцева моря: биологические особенности и перспективы использования / Г. М. Воскобойников, М. В. Макаров, Е. Д. Облучинская, И. В. Рыжик, С. В. Малавенда // Формирование основ современной стратегии природопользования в Евро-Арктическом регионе. – Апатиты : Изд-во Кольского научного центра РАН, 2005 – 511 с.
37. *Гайл, Г. И.* Промысловые водоросли Сахалина и Курильской гряды / Г. И. Гайл. – Владивосток : ТИНРО, 1949. – 66 с.
38. *Гапочка, Л. Д.* Об адаптации водорослей / Л. Д. Гапочка. – М. : Изд-во МГУ, 1981. – 80 с.
39. *Гемп, К. П.* Сырьевые запасы морских водорослей и трав и перспективы дальнейшего развития их промысла в Белом море / К. П. Гемп // Тр. всесоюз. совещания работников водорослевой промышленности СССР. СевНИИП. Т. 1. – Архангельск : Архангельское книжное издательство. – 1962. – 214 с.
40. *Георгиев, А. А.* Диатомовые водоросли-обрастатели / А. А. Георгиев // Природа. – 2013. – № 2. – 109 с.
41. *Гоби, Хр. Я.* Отчёт об альгологических изысканиях, произведённых летом 1877 г. в Финском заливе / Хр. Я. Гоби // Тр. СПб общества естествознания. – 1879. – Т. 10. – С. 83–92.
42. *Гончарова, О. В.* Морфофункциональные параметры *Fucus vesiculosus* в условиях Кольского залива / О. В. Гончарова, Е. В. Шошина // Вестн. МГТУ. – 2013. – Т. 16, № 3. – С. 437–448.
43. *Гринталь, А. Р.* Состав и распределение сообществ водорослей на литорали губ Ярнышной и Подпахты (Восточный Мурман) / А. Р. Гринталь // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. – М. ; Л., 1965. – С. 23–40.
44. *Гурулева, О. Н.* Обоснование технологии фукоидана при комплексной переработке бурых водорослей дальневосточных морей : автореф. дис. ... канд. техн. наук / О. Н. Гурулева. – Владивосток, 2006. – 24 с.
45. *Гурулева, О. Н.* Исследование содержания фукоидана в бурых водорослях дальневосточного региона / О. Н. Гурулева, Н. М. Аминина // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 172. – С. 265–273.
46. *Гурьянова, Е. Ф.* Командорские острова и их морская прибрежная фауна и флора / Е. Ф. Гурьянова // Природа. – 1935. – № 11. – С. 64–72.
47. *Гусарова, И. С.* Водоросли-макрофиты / И. С. Гусарова, М. В. Суховеева, А. Ф. Жмакин // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Охотское море. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. – 1993. – Т. 11, вып. 2. – С. 145–155.
48. *Деев, М. Г.* Морские льды / М. Г. Деев. – М. : Мир, 2002. – 213 с.
49. *Дитмар, К.* Поездки и пребывание в Камчатке в 1851–1855 гг. Часть первая. Исторический отчёт по путевым дневникам / К. Дитмар. – Петропавловск-Камчатский : Новая книга, 2009. – 568 с.
50. *Дмитриев, В. Д.* К вопросу о происхождении Авачинской губы / В. Д. Дмитриев, Б. В. Ежов // Вопросы географии Камчатки. – 1977. – Вып. 7. – С. 45–48.

51. Доклад об экологической ситуации в Камчатском крае в 2015 году / Министерство природных ресурсов и экологии Камчатского края. – Петропавловск-Камчатский, 2015. – 316 с.
52. Доклад об экологической ситуации в Камчатском крае в 2017 году / Министерство природных ресурсов и экологии Камчатского края. – Петропавловск-Камчатский, 2018. – 321 с.
53. Дуленин, А. А. Распределение макрофитобентоса в условиях сублиторали северо-западной части Татарского пролива : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. А. Дуленин. – Владивосток, 2008. – 20 с.
54. Евсеева, Н. В. Макрофитобентос прибрежной зоны Южных Курильских островов: состав, распределение и ресурсы : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Н. В. Евсеева. – М., 2009. – 22 с.
55. Евсеева, Н. В. Структура ценопопуляций промысловых фукусовых водорослей на литорали западного Мурмана / Н. В. Евсеева // Тр. ВНИРО. Промысловые виды и их биология. – 2015. – Т. 154. – С. 70–78.
56. Закс, И. Г. К познанию донных сообществ Шантарского моря / И. Г. Закс // Изв. Тихоокеанской научно-промысл. станции. – 1929. – Т. 3, вып. 2. – С. 1–93.
57. Запорожец, Т. С. Иммуноактивные биополимеры из морских гидробионтов / Т. С. Запорожец, Н. Н. Беседнова. – Владивосток : Изд-во ТИНРО-центра, 2007. – 248 с.
58. Звалинский, В. И. Нативное состояние хлорофилла А в морских водорослях в зависимости от световых условий обитания / В. И. Звалинский, К. А. Иванов, Н. И. Чернова // Экологические аспекты фотосинтеза. – 1978. – С. 88–102.
59. Зинова, А. Д. Список морских водорослей южного Сахалина и южных островов Курильской гряды / А. Д. Зинова // Исслед. дальневост. морей СССР. – 1959. – Вып. 6. – С. 146–161.
60. Зинова, Е. С. Водоросли Охотского моря с побережья Большого Шантарского острова / Е. С. Зинова // Тр. Ленинградского общества естествоиспытателей. – 1930. – Т. 60, вып. 3. – С. 81–25.
61. Зинова, Е. С. Высшие водоросли Чукотского моря и Берингова пролива / Е. С. Зинова // Крайний северо-восток СССР. – М. ; Л., 1952. – Т. 2. – С. 83–96.
62. Зинова, Е. С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки / Е. С. Зинова // Тр. Ботанического ин-та АН СССР. – 1954а. – Сер. 2, вып. 9. – С. 365–400.
63. Зинова, Е. С. Водоросли Татарского пролива / Е. С. Зинова // Тр. Ботанического ин-та АН СССР. – 1954б. – Сер. 2, вып. 9. – С. 311–364.
64. Иванушко, Л. А. Сравнительное изучение цитокинидуцирующих свойств фукоидана из бурой водоросли *Fucus evanescens* и его производных / Л. А. Иванушко, Т. И. Имбс // Здоровье. Медицинская экология. Наука. – 2017. – № 3 (70). – С. 60–62.
65. Имбс Т. И. Флоротаннины – полифенольные метаболиты бурых водорослей / Т. И. Имбс, Т. Н. Звягинцева // Биология моря. – 2018. – Т. 44, № 4. – С. 217–227.
66. Исаков, А. Я. О загрязнении нефтепродуктами Охотского моря / А. Я. Исаков, Е. В. Касперович // Научный журнал КубГАУ. – 2007. – № 26 (2) [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2007/02/pdf/13.pdf>.
67. Калугина-Гутник, А. А. Фитобентос Чёрного моря / А. А. Калугина-Гутник. – Киев : Наукова думка, 1975. – 246 с.
68. Камнев, А. Н. Возрастная морфофизиология бурых водорослей (на примере представителей порядков фукусовых и ламинариевых водорослей) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / А. Н. Камнев. – М., 1999. – 74 с.
69. Камнев, А. Н. Структура и функции бурых водорослей / А. Н. Камнев. – М. : Изд-во МГУ, 1989. – 200 с.
70. Канищева (Гончарова), О. В. Возрастная структура поселений *Fucus vesiculosus* на литорали Кольского залива / О. В. Канищева (Гончарова), Е. В. Шошина // Вестн. Удмуртского ун-та. – 2015. – Т. 25, вып. 1. – С. 40–47.

71. Капков, В. И. Искусственные рифы в биомониторинге прибрежных морских экосистем / В. И. Капков, О. А. Беленикина, М. Ю. Сабурин // Современные проблемы адаптации и биоразнообразия : тр. междунар. конф. – Махачкала, 2006. – С. 17–19.
72. Кафанов, А. И. Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов залива Посьета (Японское море) : сезонная изменчивость и пространственная структура / А. И. Кафанов, В. Е. Жуков. – Владивосток : Дальнаука, 1993. – 153 с.
73. Кацыка, А. П. Климат Петропавловска-Камчатского / А. П. Кацыка, Л. В. Скрипков // Вопросы географии Камчатки. – 1965. – Вып. 3. – С. 11–15.
74. Кашин, Т. Л. Водоросли-макрообрататели экспериментальных пластин Тауйской губы Охотского моря / Т. Л. Кашин // Обрастания в Японском и Охотском морях. – Владивосток, 1975. – С. 167–179.
75. Кашутин, А. Н. Постэмбриональное развитие бурой водоросли *Fucus distichus* после длительного воздействия низкой отрицательной температуры / А. Н. Кашутин, Е. А. Шандин, Р. Г. Болотова // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы XI Национальной науч.-практ. конф. (24–26 марта 2020 г.). – Петропавловск-Камчатский, 2020. – С. 87–91.
76. Кашутин, А. Н. Сезонное развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* в Авачинской губе / А. Н. Кашутин, В. А. Андреев, А. В. Климова // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы VII Всерос. науч.-практ. конф. (12–14 марта 2017 г.). – Петропавловск-Камчатский, 2017. – Ч. 1. – С. 120–124.
77. Кашутин, А. Н. Динамика роста *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в Авачинской губе в 2017 г. / А. Н. Кашутин, А. В. Климова // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы VII Всерос. науч.-практ. конф. (20–22 марта 2018 г.). – Петропавловск-Камчатский, 2018. – С. 42–46.
78. Кашутин, А. Н. Воздействие ледового покрова на межгодовые изменения состояния литоральных зарослей бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) / А. Н. Кашутин, А. В. Климова, Т. А. Клочкова // Вестн. КамчатГТУ. – 2018. – № 44. – С. 88–99.
79. Кашутин, А. Н. Культивирование проростков у камчатской бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в условиях низкой солёности / А. Н. Кашутин, А. В. Климова // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы X Всерос. науч.-практ. конф. (19–21 марта 2019 г.). – Петропавловск-Камчатский, 2019. – С. 31–34.
80. Кашутин, А. Н. Физико-географические условия водного баланса Авачинской губы / А. Н. Кашутин, А. В. Климова, Е. В. Егорова // Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса. – 2019. – № 1 (39). – С. 16–21.
81. Кашутин, А. Н. Сезонная динамика роста *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (С. Agardh) Н. Т. Powell, 1957 (Phaeophyceae: Fucales) в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) / А. Н. Кашутин, А. В. Климова, Н. Г. Клочкова // Биология моря. – 2019. – Т. 45, № 4. – С. 231–239.
82. Киреева, М. С. Распределение и биомасса водорослей Балтийского моря / М. С. Киреева // Тр. ВНИРО. – 1960. – Т. 42. – С. 195–205.
83. Климова, А. В. Раннее развитие камчатских представителей *Fucus evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в условиях лабораторного культивирования / А. В. Климова, А. Н. Кашутин // Вестн. КамчатГТУ. – 2016. – № 37. – С. 50–56.
84. Климова, А. В. Развитие проростков *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в изменяющихся условиях солёности, температуры и фотопериода / А. В. Климова, А. Н. Кашутин, Т. А. Клочкова // Вестн. КамчатГТУ. – 2019. – № 49. – С. 65–75
85. Климова, А. В. Особенности развития гаметофитной стадии ламинариевой водоросли *Alaria mardinata* из Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) в искусст-

- венных условиях / А. В. Климова, Т. А. Ключкова // Исслед. водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2014. – Вып. 35. – С. 6–12.
86. Клиндух, М. П. Исследование содержания общего белка в бурых водорослях, произрастающих в различных биотопах Восточного Мурмана / М. П. Клиндух // Мат. XXVII конф. молодых ученых ММБИ. – Мурманск, ММБИ КНЦ РАН, 2009. – С. 99–105.
87. Клиндух, М. П. Маннит и общий белок в бурой водоросли *Fucus vesiculosus* / М. П. Клиндух // Материалы XXVIII конф. молодых ученых ММБИ. – Мурманск, ММБИ КНЦ РАН, 2010. – С. 123–130.
88. Клиндух, М. П. Содержание некоторых свободных аминокислот в бурой водоросли *Fucus vesiculosus* б. Белокаменная Кольского залива Баренцева моря / М. П. Клиндух // Материалы XXX юбилейной конф. молодых ученых ММБИ. – Мурманск, ММБИ КНЦ РАН, 2012. – С. 90–97.
89. Клиндух, М. П. Сезонные изменения содержания маннита и пролина в бурой водоросли *Fucus vesiculosus* L. Мурманского побережья Баренцева моря / М. П. Клиндух, Е. Д. Облучинская, Г. Г. Матишов // Доклады академии наук. – 2011. – Т. 441, № 1. – С. 133–136.
90. Ключкова, Н. Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности её формирования / Н. Г. Ключкова. – Владивосток : Дальнаука, 1996. – 288 с.
91. Ключкова, Н. Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Н. Г. Ключкова. – Владивосток, 1998. – 45 с.
92. Ключкова, Н. Г. Водоросли камчатского шельфа : распространение, биология, химический состав / Н. Г. Ключкова, В. А. Березовская. – Владивосток; Петропавловск-Камчатский : Дальнаука, 1997. – 155 с.
93. Ключкова, Н. Г. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция / Н. Г. Ключкова, В. А. Березовская. – Владивосток : Дальнаука, 2001. – 208 с.
94. Ковардаков, С. А. Движение воды как экологический фактор (на примере макрофитов) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. А. Ковардаков. – Севастополь, 1983. – 21 с.
95. Кондратюк, В. И. Климат Камчатки / В. И. Кондратюк. – М. : Гидрометеиздат, 1974. – 202 с.
96. Копылов, Б. И. Экология Авачинской губы: источники загрязнения, проблемы, решения, перспективы / Б. И. Копылов, В. П. Павлова // Сб. науч. ст. по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. – Петропавловск-Камчатский, 1998. – С. 11–18.
97. Коренников, С. П. Промысловые водоросли литорали Двинского, Онежского и Кадалакшского заливов Белого моря (вопросы биологии, распределение и запасы) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. П. Коренников. – Л., 1982. – 20 с.
98. Коровин, А. Г. Выбор места под СПГ-терминал в морском порту / А. Г. Коровин. – Петропавловск-Камчатский, 2018. – 6 с.
99. Коровкина, Н. В. Исследование условий заготовки, консервирования бурых водорослей Белого моря и извлечения иодсодержащих веществ: автореф. дис. ... канд. техн. наук / Н. В. Коровкина. – Архангельск, 2007. – 19 с.
100. Королева, Т. Н. Развитие бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. в прикамчатских водах : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Т. Н. Королева – Москва, 2004. – 25 с.
101. Кривина, Е. С. История изучения водорослей различных водоемов России до начала XX века / Е. С. Кривина // Международная научная конференция «История ботаники в России». Сб. трудов конференции. – Тольятти : Кассандра, 2015. – С. 211–219.
102. Крохин, Е. М. Реки Камчатки и их значение в воспроизводстве лососей / Е. М. Крохин // Вопросы географии Камчатки. – 1965. – Вып. 3. – 19 с.
103. Крыжановский, С. П. Фукоидан из бурой водоросли *Fucus evanescens*: новые перспективы в лечении атеросклероза / С. П. Крыжановский, Т. А. Кузнецова, Б. И. Гельцер,

- Т. С. Запорожец, С. П. Ермакова, Н. Н. Беседнова // Российский журнал биотерапии. – 2017. – Т. 16, № 1. – С. 82–87.
104. Кузнецов, В. В. Влияние зимнего припая на морфологию побережья фауны и флоры литорали Белого моря / В. В. Кузнецов // Работы Мор. биол. станции. – 1948. – Вып. 1. – С. 44–57.
105. Кузнецов, В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны / В. В. Кузнецов. – М. : Изд-во АН СССР, 1960. – 256 с.
106. Кузнецова, Т. А. Пребиотический потенциал полисахаридов из бурой водоросли *Fucus evanescens* и значение для клинического использования / Т. А. Кузнецова, Т. С. Запорожец, И. Д. Макаренкова, Н. Ф. Тимченко, Н. Н. Беседнова, Т. Н. Звягинцева, Н. М. Шевченко, Н. В. Мандракова, В. Г. Мельников // Тихоокеанский медицинский журнал. – 2012. – № 1. – С. 37–40.
107. Кусакин, О. Г. К фауне и флоре осушной зоны о-ва Кунашир / О. Г. Кусакин // Третья конференция по исследованию фауны дальневосточных морей. Тр. проблемного и тематического совещ. – 1956. – Вып. VI. – С. 98–115.
108. Кусакин, О. Г. Берингоморская литораль Чукотки / О. Г. Кусакин, М. Б. Иванова // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. – М., 1978. – С. 10–40.
109. Кусакин, О. Г. Гидробиологические исследования Российской Академии наук в дальневосточных морях в послевоенный период. 1. Исследования центральных институтов / О. Г. Кусакин, В. Г. Чавтур // Биология моря. – 2000. – Т. 26, № 1. – С. 58–68.
110. Левитан, М. А. Очерки истории седиментации в Северном Ледовитом океане и морях Субарктики в течение последних 130 тыс. лет / М. А. Левитан, Ю. А. Лаврушин, Р. Штайн. – М. : ГЕОС, 2007. – 404 с.
111. Лепская, Е. В. Исторический обзор исследований и основные результаты комплексного экологического мониторинга Авачинской губы в 2013 г. / Е. В. Лепская, О. Б. Тепнин, В. В. Коломейцев, Е. А. Устименко, Н. В. Сергеенко, Д. С. Виноградова, В. Д. Свириденко, М. А. Походина, В. А. Щеголькова, В. В. Максименков, А. А. Полякова, Р. С. Галямов, С. Л. Горин, М. В. Коваль // Исслед. водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2014. – Вып. 34. – С. 5–21.
112. Лоция. Берингово море. Часть 1. Западная часть моря. – СПб., 2004. – С. 2.
113. Ляндзберг, Р. А. Сезонные изменения солёности и рН в водах смещения при впадении нерестовых рек в Авачинскую губу / Р. А. Ляндзберг, В. А. Березовская // Пути развития предприятий рыбной промышленности Камчатки : тез. докл. науч.-технич. конф. – Петропавловск-Камчатский, 1985. – С. 31.
114. Майр, Э. Методы и принципы зоологической систематики / Э. Линсли, Э. Майр, Р. Юзингер. – М., 1956. – 352 с.
115. Макаров, В. Н. Рост беломорской ламинарии сахаристой в условиях бикультуры ламинария-мидия / В. Н. Макаров // Промысловые водоросли и их использование. – М. : ВНИРО, 1987. – С. 10–20.
116. Макаров, В. Н. Научно-практические аспекты культивирования ламинарии сахаристой в Баренцевом море / В. Н. Макаров, В. Е. Джус, Г. Г. Матишов, К. Б. Хохряков, Г. М. Воскобойников, Н. В. Денисенко, Е. В. Шошина. – Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 1986. – 35 с.
117. Макаров, М. В. Влияние ультрафиолетовой радиации на рост и размножение доминантных видов водорослей-макрофитов Баренцева моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук / М. В. Макаров. – СПб., 1999. – 22 с.
118. Макаров, М. В. Адаптация водорослей Баренцева моря к условиям освещения : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Мурманск, 2010. – 51 с.
119. Макаров, М. В. Влияние интенсивности движения воды на морфологические и физиологические показатели *Fucus vesiculosus* L Баренцева моря / М. В. Макаров, И. В. Рыжик, Г. М. Воскобойников, Г. Г. Матишов // Доклады РАН. Общая биология. – 2007. – Т. 415, № 4. – С. 1–2.

120. Макаров, М. В. Влияние глубины произрастания на морфофизиологические показатели *Fucus vesiculosus* L. Баренцева моря / М. В. Макаров, И. В. Рыжик, Г. М. Воскобойников, Г. Г. Матишов // Доклады РАН. Общая биология. – 2010. – Т. 430, № 3. – С. 427–429.
121. Макаров, М. В. Влияние освещения и температуры на макроводоросли Баренцева моря / М. В. Макаров, Г. М. Воскобойников // Океанология : тр. Кольского научного центра РАН. – 2013. – Вып. 1 (14). – С. 95–111.
122. Макаров, М. В. Влияние глубины произрастания на морфофизиологические показатели *Fucus vesiculosus* L. (Phaeorhysaceae) (Баренцево море, Россия) / М. В. Макаров, И. В. Рыжик, Г. М. Воскобойников // Экология, ценология, охрана и роль водорослей в природе : тр. Мурманского морского биологического ин-та НЦ РАН. – 2012. – Т. 22. – С. 345–359.
123. Максимова, О. В. Некоторые сезонные особенности развития и определения возраста беломорских фукоидов / О. В. Максимова // Донная флора и продукция краевых морей СССР. – М., 1980. – С. 73–78.
124. Максимова, О. И. Новые для Белого моря формы фукоидов (Fucales, Phaeorhysaceae): морфология, экология, происхождение / О. В. Максимова, Н. С. Мюге // Ботанический журнал. – 2007. – № 2 (7). – С. 965–986.
125. Максимова, О. В. Роль половых продуктов макрофитов *Ascophyllum Nodosum* (L.) *Le Jolis* и *Fucus vesiculosus* L. (Fucales, Phaeorhysaceae) в летнем наннопланктоне прибрежных вод Белого моря / О. В. Максимова, А. Ф. Сажин // Океанология. – 2010. – Т. 50, № 2. – С. 218–229.
126. Малавенда, С. В. Влияние солёности на фукусовые водоросли Баренцева моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. В. Малавенда. – Мурманск, 2007. – 27 с.
127. Малавенда, С. В. Морфологические адаптации *Fucus distichus* L (Phaeophyta) к распреснению и интенсивности движения воды / С. В. Малавенда, С. С. Малавенда // Материалы XXIII конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН, посвященной 70-летию ММБИ. Мурманск, май, 2005. – С. 56–61.
128. Малавенда, С. В. Влияние движения воды на солеустойчивость *Fucus vesiculosus* и *F. distichus* Баренцева моря / С. В. Малавенда, И. В. Рыжик, С. С. Малавенда // Материалы XXV юбилейной конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института. – Мурманск : Изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2007. – С. 140–146.
129. Малавенда, С. С. Морфофизиологические особенности бурой водоросли *Fucus distichus* L. в экосистемах Баренцева моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. С. Малавенда. – М., 2008. – 25 с.
130. Малавенда, С. В. Устойчивость фукоидов Баренцева моря к переменной солёности / С. В. Малавенда // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96, № 3. – С. 342–349.
131. Мартыненко, В. Камчатский берег: историческая лоция : справочное издание / В. Мартыненко. – Петропавловск-Камчатский : Дальневост. кн. изд-во, Камчатское отделение, 1991. – 190 с.
132. Матишов, Г. Г. Изменения пигментного состава *Fucus vesiculosus* L. и *F. serratus* L. Баренцева моря при длительном нахождении в темноте / Г. Г. Матишов, М. В. Макаров // Доклады РАН. Общая биология. – 2004. – Т. 397, № 5. – С. 1–2.
133. Мейер, К. И. Материалы по флоре водорослей Белого моря / К. И. Мейер // Тр. ВНИРО. – 1938. – Т. 7. – С. 5–28.
134. Михайлова, Н. Ф. Распределение высших водорослей вдоль берегов о-ва Шикотан / Н. Ф. Михайлова // Ботанический журнал. – 1959. – Т. 44, № 3. – С. 379–386.
135. Михайлова, Т. А. Развитие ламинариевых фитоценозов на внесённом каменистом субстрате в Белом море : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Т. А. Михайлова. – СПб., 2000. – 20 с.
136. Мокиевский, О. Б. К фауне литорали Охотского моря / О. Б. Мокиевский // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. – 1953. – Т. VII. – С. 167–197.

137. *Набивайло, Ю. В.* Конкурентные взаимоотношения водорослей в природе и в культуре / Ю. В. Набивайло, Э. А. Титлянов // Биология моря. – 2006. – Т. 32, № 5. – С. 315–325.
138. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Ч. 1–6. Вып. 27. Камчатская область. – СПб., 2001. – 597 с.
139. *Немова, Н. Н.* Экология водорослей-макрофитов карельской акватории Белого моря как объектов марикультуры / Н. Н. Немова, Г. А. Шкляревич // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. – 2009. – № 9 (103). – С. 17–27.
140. *Облучинская, Е. Д.* Влияние факторов внешней среды на содержание полисахаридов фукуса пузырчатого (*Fucus vesiculosus* L.) // Химия растительного сырья. – 2001. – Вып. 3. – С. 29–36.
141. *Облучинская, Е. Д.* Совершенствование комплексной технологии лекарственных средств из фукуса пузырчатого (*Fucus vesiculosus* L.) : автореф. дис ... канд. фарм. наук / Е. Д. Облучинская. – СПб., 2004. – 23 с.
142. *Облучинская, Е. Д.* Сравнительное исследование бурых водорослей Баренцева моря / Е. Д. Облучинская // Прикладная биохимия и микробиология. – 2008. – Т. 44, № 3. – С. 377–342.
143. *Облучинская, Е. Д.* Антиоксидантные комплексные экстракты из фукусовых водорослей Баренцева моря / Е. Д. Облучинская // Вестн. МГТУ. – 2018. – Т. 21, № 3. – С. 395–401.
144. *Облучинская, Е. Д.* Содержание альгиновой кислоты и фукоидана в фукусовых водорослях Баренцева моря / Е. Д. Облучинская, Г. М. Воскобойников, В. А. Галынкин // Прикладная биохимия и микробиология. – 2002. – Т. 38, № 2. – С. 213–216.
145. *Облучинская, Е. Д.* Полисахариды в бурых водорослях / Е. Д. Облучинская, Г. М. Воскобойников, С. А. Минина // Фармация. – 2004. – Т. 45, № 3. – С. 15–18.
146. *Облучинская, Е. Д.* Использование фукусовых водорослей Баренцева моря / Е. Д. Облучинская, Е. В. Шошина // Рыбное хозяйство. – 2008. – № 2. – С. 105–107.
147. *Огородов, С. А.* Роль морских льдов в динамике береговой зоны арктических морей / С. А. Огородов // Водные ресурсы. – 2003. – Т. 30, № 5. – С. 555–564.
148. *Очеретяна, С. О.* Видовой состав и структура «зеленых приливов» в Авачинской губе и устойчивость зеленых водорослей-макрофитов к неблагоприятному воздействию : дис. ... канд. биол. наук / С. О. Очеретяна. – Петропавловск-Камчатский, 2017. – 191 с.
149. *Ошурков, В. В.* Сукцессия и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бореальных вод / В. В. Ошурков. – Владивосток : Дальнаука, 2000. – 206 с.
150. *Ошурков, В. В.* Видовой состав и распределение сообществ бентоса в Авачинской губе (Восточная Камчатка) / В. В. Ошурков, А. Г. Бажин, А. И. Буяновский // Гидробиол. исслед. в Авачинской губе. – Владивосток, 1989. – С. 4–14.
151. *Пармузин, Ю. П.* Северо-Восток и Камчатка / Ю. П. Пармузин. – М., 1967. – С. 299–336.
152. *Перервенко, О. В.* Адаптивные изменения в работе иммунной системы у жителей Камчатки и изучение возможности иммунокоррекции с использованием морской бурой водоросли *Fucus distichus* / О. В. Перервенко, Х. М. Меджидова, А. Н. Кашутин // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы X Всерос. науч.-практ. конф. (19–21 марта 2019 г.). – Петропавловск-Камчатский, 2019. – С. 54–58.
153. *Перестенко, Л. П.* Распределение водорослей на литорали губ Плохие и Большие Чевры (Восточный Мурман) / Л. П. Перестенко. // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. – М. ; Л., 1965. – С. 13–22.
154. *Перестенко, Л. П.* Водоросли залива Петра Великого / Л. П. Перестенко. – Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1980. – 232 с.

155. *Перестенко, Л. П.* О происхождении и эволюции ламинариевых водорослей (Laminariales, Phaeophyta) / Л. П. Перестенко // Ботанический журнал. – 1998. – № 5. – С. 1–11.
156. *Петров, Ю. Е.* *Fucus distichus L. emend; Powell* и *F. evanescens C. Ag.* / Ю. Е. Петров // Новости систематики низших растений. – Л., 1965. – С. 64–69.
157. *Петров, Ю. Е.* Обзорный ключ порядков *Laminariales* и *Fucales* морей СССР / Ю. Е. Петров // Новости систематики низших растений. – 1974. – Т. 11. – С. 153–169.
158. *Петров, Ю. Е.* Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР (морфология, экология, филогения, систематика) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.00 / Ю. Е. Петров. – Л., 1975. – 53 с.
159. *Петров, Ю. Е.* Отдел бурые водоросли (Phaeophyta) / Ю. Е. Петров // Жизнь растений. Т. 3. – 1977. – С. 144–192.
160. *Позолотина, Л. А.* Содержание Zn, Pb и Cd у бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) / Л. А. Позолотина, А. В. Климова, Н. Г. Клочкова // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование: тез. XI Национальной (всерос.) науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2020. – С. 75–79.
161. *Потапов, В. В.* Биологическая очистка морской воды от техногенного загрязнения : монография / В. В. Потапов, С. В. Мурадов. – Петропавловск-Камчатский : Изд-во КамГУ им. Витуса Беринга, 2014. – 269 с.
162. *Потапов, В. В.* Гидрологическая характеристика Авачинской губы / В. В. Потапов // Фундаментальные исследования. – 2014. – № 9–10. – С. 2227–2231.
163. *Пуговкин, Д. В.* Эпифитные бактериоценозы *Fucus vesiculosus* Баренцева моря и их роль в деградации нефтяных загрязнений : дис. ... канд. биол. наук / Д. В. Пуговкин. – Мурманск, 2016. – 146 с.
164. *Репина, О. И.* Фукоиды Белого моря: химический состав и перспективы использования / О. И. Репина. // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : материалы Второй междунар. науч.-практ. конференции. – М. : ВНИРО, 2005а. – С. 216–219.
165. *Репина, О. И.* Обоснование и разработка технологии биологически активных веществ из фукусовых водорослей Белого моря : дис. ... канд. техн. наук / О. И. Репина. – М., 2005б. – 215 с.
166. *Романенко, Ф. А.* Динамика ледового покрова и особенности ледового переноса осадочного материала на приливных осушках Кандалакшского залива Белого моря / Ф. А. Романенко, Т. Ю. Репкина, Л. Е. Ефимова, А. С. Булочникова // Океанология. – 2012. – Т. 52, № 5. – С. 1–12.
167. *Рыжик, И. В.* Морфо-функциональные особенности промысловых водорослей из разных биотопов Баренцева моря : дис. ... канд. биол. наук : 25.00.28 / И. В. Рыжик. – Мурманск, 2005. – 175 с.
168. *Рыжик, И. В.* Физиологическое состояние литоральных бурых водорослей *Fucus serratus Linnaeus*, 1753 и *Fucus distichus Linnaeus*, 1767, произраставших на плантации-биофилтре в Баренцевом море / И. В. Рыжик, М. В. Макаров, Г. М. Воскобойников // Биология моря. – 2014. – Т. 40, № 2. – С. 131–136.
169. *Рыжик, И. В.* Влияние солености на морфо-функциональные показатели *Fucus vesiculosus* и *F. serratus* / И. В. Рыжик, С. В. Колбеева // Материалы XX юбил. конф. молодых ученых. ММБИ. – Мурманск : Изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2002. – С. 140
170. *Рыжик, И. В.* Активизация физиологических процессов у *Fucus vesiculosus* Баренцева моря при произрастании в поверхностном слое воды / И. В. Рыжик, М. В. Макаров // Материалы конференции РБО. – Петрозаводск, 2008. – С. 173–174.
171. *Савич, В. П.* Альгологический объезд Авачинской губы в мае 1909 г. / В. П. Савич // Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского. Ботанический отдел. Вып. II. / Ред. А. А. Еленкина. – 1914. – С. 449–472.

172. Савоськин, Ю. М. О влиянии льдов на условия обитания в литоральной зоне Белого моря // Исследования фауны морей. – Л.: Наука, 1967. – Т. 15. – С. 197–202.
173. Саканян, К. М. Стандартизация фукуса пузырчатого (*Fucus*) и настоек гомеопатических матричных, получаемых на его основе : автореф дис ... канд. фарм. наук : 15.00.02 / К. М. Саканян. – М., 2008. – 23 с.
174. Селиванова, О. Н. Морские водоросли-макрофиты прибрежных вод острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива / О. Н. Селиванова, Г. Г. Жигадлова / Тр. Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Выпуск VIII. – Петропавловск-Камчатский, 2009. – С. 25–57.
175. Селивёрстов, Н. И. Детальное сейсмоакустическое профилирование / Н. И. Селивёрстов ; Лаборатория морской инженерной геофизики Союзморниипроекта и лаборатория подводного вулканизма Института вулканологии. – 1977. – С. 17–19.
176. Спасский, Н. Н. Литораль юго-восточного побережья Камчатки / Н. Н. Спасский // Исслед. дальневосточных морей СССР. – 1961. – Вып. 7. – С. 261–311.
177. Суховеева, М. В. Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки : монография / М. В. Суховеева, А. В. Подкорытова. – Владивосток : ТИПРО-центр, 2006. – 243 с.
178. Тараховская, Е. Р. Влияние гормональных и метаболических факторов на фотосинтетический аппарат *Fucus vesiculosus* L. в сравнении с представителями других таксономических групп водорослей : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. Р. Тараховская. – СПб., 2006. – 18 с.
179. Тараховская, Е. Р. Влияние гидродинамических условий на рост и морфогенез эмбрионов *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyta) / Е. Р. Тараховская, Ю. И. Маслов, А. И. Раилкин, А. Р. Бесядовский // Вестн. Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 3. Биология. – 2008. – Вып. 4. – С. 70–76.
180. Тиховская, З. П. Видовой состав морских водорослей в районе Мурманской биологической станции / З. П. Тиховская // Тр. Мурманской биологической станции. – 1948. – С. 189–191.
181. Тиховская, З. П. Циклы жизни *Fucus vesiculosus* на Восточном Мурмане / З. П. Тиховская // Тр. Мурманской биологической станции. – 1955. – Т. 2. – С. 93–107.
182. Толстикова, Н. Е. Распределение водорослей и характеристика состояния запасов промысловых водорослей в Анадырском заливе : научный отчет / Н. Е. Толстикова. – М. : ВНИРО., 1973. – 92 с.
183. Толстикова, Н. Е. Наблюдения за развитием *Fucus vesiculosus* L. и *Ascophyllum nodosum* (L.) *Le Jolis* в течение года на литорали Восточного Мурмана / Н. Е. Толстикова // Донная флора и продукция краевых морей СССР. – 1980. – С. 81–83.
184. Трей, Т. Я. Бурые и красные водоросли в прибрежных водах Западной Эстонии / Т. Я. Трей. – Рига, 1976. – 85 с.
185. Тропин, И. В. Фотосинтетический аппарат представителей Fucales (Phaeophyta) Баренцева моря после полярной ночи / И. В. Тропин, М. В. Макаров // Альгология. – 2004. – Т. 4, № 4. – С. 393–404.
186. Усов, А. И. Полисахариды водорослей. Полисахаридный состав некоторых бурых водорослей Камчатки / А. И. Усов, Г. П. Смирнова, Н. Г. Ключкова // Биоорганическая химия. – 2001. – Т. 27, № 6. – С. 444–448.
187. Ушаков, П. Ф. Фауна Охотского моря и условия её существования / П. Ф. Ушаков. – М. ; Л. : Наука, 1953. – 459 с.
188. Фильченков, А. А. Индукция апоптоза в злокачественных лимфоидных клетках человека ДНК-повреждающими препаратами с различным механизмом действия / А. А. Фильченков, М. П. Завелевич, З. А. Бутенко // Эксперим. онкол. – 2001. – Т. 23, № 3. – С. 170–174.
189. Фильченков, А. А. Изучение способности фукоиданов из дальневосточных бурых водорослей модулировать апоптоз клеток МТ-4 лейкоза человека *in vitro* /

- А. А. Фильченков, М. П. Завелевич, Н. Н. Храновская, Т. С. Запорожец, Т. И. Имбс, Т. Н. Звягинцева, Н. Н. Беседнова // Российский биотерапевтический журнал. – 2006. – Т. 5, № 4. – С. 30–37.
190. Хайлов, К. М. Экологический метаболизм в воде / К. М. Хайлов. – Киев : Наукова думка, 1971. – 252 с.
191. Хочачка, П. Стратегия биохимической адаптации / П. Хочачка, Дж. Сомеро. – М. : Мир, 1977. – 398 с.
192. Христофорова, Н. К. Содержание металлов в фукусах бухты Кратерной (Курильские острова) в связи с условиями существования / Н. К. Христофорова, Т. М. Машиновская // Биология моря. – 1995. – Т. 21, № 1. – С. 77–82.
193. Чепмэн, В. Морские водоросли и их использование : пер. с англ. Максимовой С. В. / В. Чепмэн. – М. : Изд-во иностр. лит-ры, 1953. – 248 с.
194. Чмыхалова, В. Б. Результаты изучения размерно-возрастной структуры популяции *F. evanescens* (Ag.) на острове Парамушир / В. Б. Чмыхалова // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы III науч. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 298–299.
195. Чмыхалова, В. Б. Развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* Ag. в прикамчатских водах : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18 / В. Б. Чмыхалова. – Петропавловск-Камчатский. – 2005. – 25 с.
196. Чмыхалова, В. Б. Особенности развития фукуса в прикамчатских водах: монография / В. Б. Чмыхалова. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2010. – 106 с.
197. Чмыхалова, В. Б. Влияние среды обитания на развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* Ag. / В. Б. Чмыхалова, Т. Н. Королева // Экономические, социальные, правовые и экологические проблемы Охотского моря и пути их решения : материалы регион. науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2004. – С. 111–114.
198. Чувардинский, В. Г. Геолого-геоморфологическая деятельность припайных льдов (по исследованиям в Белом море) / В. Г. Чувардинский // Геоморфология. – 1985. – № 3. – С. 70–83.
199. Чуян, Г. Н. Особенности осадконакопления в Авачинской губе / Г. Н. Чуян, О. Н. Селиванова, Е. Г. Лупикина, В. Е. Быкасов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. – 2001. – Вып. 2. – С. 194–195.
200. Шошина, Е. В. Динамика ростовых и репродуктивных процессов у водорослей Баренцева моря : дис. ... д-ра биол. наук / Е. В. Шошина. – Мурманск, 2001. – 266 с.
201. Шошина, Е. В. Дополнение к флоре водорослей Белого моря / Е. В. Шошина // Новости систематики низших растений. – 1979. – С. 28–33.
202. Шошина, Е. В. Распределение водорослей в губе Ярнышной Баренцева моря / Е. В. Шошина, С. Г. Аверинцева // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. – Апатиты, 1994. – С. 38–61.
203. Abbott, I. A. Marine algae of California / I. A. Abbott, G. J. Hollenberg // Stanford Univ. Press. – 1976. – V. 12. – P. 827–830.
204. Agardh, C. A. Species algarum / C. A. Agardh // Lunda [Lund], [iv]. – 1820. – Vol. 1(1). – 168 p.
205. Ang, P. O. Nature dynamics of *Fucus distichus* (Phaeophyceae, Fucales) population / P. O. Ang // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1991. – Vol. 78. – P. 71–85.
206. Bird, C. J. Cold-hardiness of zygotes and embryos of *Fucus* (Phaeophyceae, Fucales) / C. J. Bird, J. McLachlan // Phycologia. – 1974. – Vol. 13. – P. 215–225.
207. Blanchette, C. A. Size and survival of intertidal plants in response to wave action: a case study with *Fucus gardneri* / C. A. Blanchette // Ecology. – 1997. – Vol. 78. – P. 1563–1578.
208. Bold, H. C. The cultivation of algae / H. C. Bold // Bot. Rev. – 1942. – Vol. 8. – P. 69–138.
209. Bolton, J. J. Optimal growth and maximal survival temperatures of Atlantic *Laminaria species* (Phaeophyta) in culture / J. J. Bolton, K. Luning // Mar. Biol. – 1982. – Vol. 66. – P. 89–94.

210. *Boopathy, N. S.* Anticancer drugs from marine flora : revive / N. S. Boopathy, K. Kathiresan // *J. Oncology*. – 2010. – Vol. 155, № 18. – P. 86–214.
211. *Borgesen, F.* Marine algae / F. Borgesen // *Bot. of Faeroes*. – 1902. – Vol. 2. – P. 339–532.
212. *Brattegard, T.* Distribution of marine, benthic macro-organisms in Norway: A tabulated catalogue. / T. Brattegard, T. Holthe. – Trondheim : The Directorate for Nature Management, 1997. – 321 p.
213. *Brodie, J.* A revised check-list of British seaweeds / J. Brodie, J. Wilbraham, J. Pottas, M. D. Guiry // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 2016. – Vol. 96 (5). – P. 1005–1029.
214. *Cambridge, M. L.* Temperature limits at the distribution boundaries of four tropical to temperate species of *Cladophora* (Cladophorales: Chlorophyta) in the North Atlantic ocean / M. L. Cambridge, A. M. Breeman, C. van den Hoek // *Aquatic Bot.* – 1990. – Vol. 38, № 2–3. – P. 135–151.
215. *Chapman, A. R. O.* Functional ecology of fucoid algae: twenty-three years of progress / A. R. O. Chapman // *Phycologia*. – 1995. – Vol. 34, № 1. – P. 1–32.
216. *Cheney, D. R.* The determining effects of snail herbivore density of intertidal algal recruitment and composition / D. R. Cheney // *Abstr. Ist. Int. Phycol. Congr.* – 1982. – P. 48.
217. *Chida, K.* Antitumor activity of a crude fucoidan fraction prepared from the roots of kelp (*Laminaria* species) / K. Chida, I. Yamamoto // *Kitasato Arch. Exp. Med.* – 1987. – Vol. 60, № 1–2. – P. 33–39.
218. *Coleman, M. A.* Effects of ephemeral algae on coralline recruits in intertidal and subtidal habitats / M. A. Coleman // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2003. – Vol. 282. – P. 67–84.
219. *Coleman, M. A.* Variability in temperature and historical patterns in reproduction in the *Fucus distichus* complex (Heterokontophyta, Phaeophyceae): implications for speciation and the collection of herbarium specimens / M. A. Coleman, S. H. Brawley // *Phycol.* – 2005. – Vol. 41. – P. 1110–1119.
220. *Conover, J. T.* The ecology, seasonal periodicity and distribution of benthic plants in some Texas lagoons / J. T. Conover // *Bot. Mar.* – 1964. – Vol. 7. – P. 4–41.
221. *Coyer, J. A.* Origin of *Fucus serratus* (Heterokontophyta: Fucaceae) populations in Iceland and the Faroes: a microsatellite-based assessment / J. A. Coyer, G. Hoarou, M. Skage, W.T. Stam, J. L. Olsen // *European Journal of Phycology*. – 2006. – Vol. 41. – P. 235–246.
222. *Coyer, J. A.* Inheritance patterns of ITS1, chloroplasts, and mitochondria in artificial hybrids of the marine rockweeds, *Fucus serratus* and *F. evanescens* (Heterokontophyta; Fucaceae) / J. A. Coyer, G. Hoarou, A. F. Peters., W. T. Stam, J. L. Olsen // *Eur. J. Phycol.* – 2002. – Vol. 37. – P. 173–178.
223. *Cumashi, A. A.* comparative study of the antiinflammatory, anticoagulant, antiangiogenic and antiadhesive activities of nine different fucoidans from brown seaweeds / A. A. Cumashi, N. A. Ushakova, M. E. Preobrazhenskaya // *Glycobiology*. – 2007. – Vol. 17. – P. 541–552.
224. *De Reaumur, R. A.* Description des fleurs et des graines des divers *Fucus*, et quelques autres observations physiques sur ces memes plantes / R. A. De Reaumur. – Paris : Mem. Acad.Sci., 1711. – 383 p.
225. *Dring, M. J.* Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion: a renewed search for physiological causes of zonation / M. J. Dring, F. A. Brown // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1982. – Vol. 8. – P. 301–308.
226. *Dudgeon, S. R.* Coexistence of similar species in a space-limited intertidal zone / S. R. Dudgeon, R. S. Steneck, I. R. Davison, R. L. Vadas // *Ecol. Monogr.* – 1999. – Vol. 69. – P. 331–352.
227. *Edelstein, T.* Studies on Gracilaria. 2 – Growth under greenhouse conditions / T. Edelstein, C. J. Bird, J. McLachlan // *Can. J. Bot.* – 1976. – Vol. 54. – P. 2275–2290.

228. *Fischer, U.* Many cuts to ruin: a comprehensive update of caspase substrates / U. Fischer, R. U. Janicke, K. Schulze-Osthoff // *Cell Death Differ.* – 2003. – Vol. 10, № 1. – P. 76–100.
229. *Fredriksen, S.* The algal vegetation in the outer part of Isfjorden, Spitsbergen: revisiting Per Svendsens sites 50 years later / S. Fredriksen, M. R. Kile // *Polar Research.* – 2012. – Vol. 31. – P. 1–9.
230. *Friedlander, M.* Gracilaria conferta and its epiphytes. 3. Allelopathic inhibition of the red seaweed by Ulva cf. lactuca / M. Friedlander, Y. Gonen, Y. Kashman, S. Beer // *J. Appl. Phycol.* – 1996. – Vol. 8. – P. 21–25.
231. *Gagne, J. A.* Seasonal patterns of growth and storage in *Laminaria longicuris* in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water / J. A. Gagne, K. H. Mann, A. R. O. Chapman // *Mar. Biol.* – 1982. – Vol. 69. – P. 91–101.
232. *Gardner, N. L.* The genus *Fucus* on the pacific coast of North America / N. L. Gardner // *Univ. Calif. Publ. Bot.* – 1922. – Vol. 10, № 1. – 180 p.
233. *Gendron, L.* Conversion of blade length increments into biomass production estimates in *Laminaria longicuris* / L. Gendron // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.* – 1985. – Vol. 42. – P. 33–37.
234. *Gerard, V. A.* Temperature adaptation in a southern boundary of the kelp *Laminaria saccharina* / V. A. Gerard, K. R. Du Bois // *Mar Biol.* – 1988. – Vol. 97. – P. 575–580.
235. *Gmelin, S.G.* Historia fucorum / S.G. Gmelin. – St. Petersburg: Typographia Academiae Scientiarum, Petropoli. 1768. – 239 p.
236. *Guiry, M. D.* A catalogue of Irish seaweeds / M. D. Guiry. – Pl. Ruggell : A. R. G., Gantner Verlag K. G., 2012. – P. 1–250.
237. *Guiry, M. D.* AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry. – URL: <http://www.algaebase.org> (Accessed on: 24.03.2021).
238. *Gulliksen, B.* Distribution of marine benthic macro-organisms at Svalbard (including Bear Island) and Jan Mayen Research Report for DN / B. Gulliksen, R. Palerud, T. Brattegard, J. Sneli. – Trondheim : Directorate for Nature Management, 1999. – 148 p.
239. *Hable, W. E.* Roles of secretion and cytoskeleton in cell adhesion and polarity establishment in *Pelvetia compressa* zygotes / W. E. Hable, D. L. Kropf // *Dev. Biol.* – 1998. – Vol. 198. – P. 45–65.
240. *Haneji, K.* Fucoidan extracted from *Cladosiphon okamuranus* Tokida induces apoptosis of human T-cell leukemia virus type 1-infected T-cell lines and primary adult T-cell leukemia cells / K. Haneji, T. Matsuda, M. Tomita, K. Haneji, T. Matsuda, M. Tomita // *Nutr. Cancer.* – 2005. – Vol. 52, № 2. – P. 189–201.
241. *Hardy, F. G.* A check-list and atlas of the seaweeds of Britain and Ireland / F. G. Hardy, M. D. Guiry. – London : British Phycological Society, 2003. – 435 p.
242. *Jonsson, H.* The marine algae of Iceland / H. Jonsson // *Phaeophyceae. Bot. Tidsskr.* – Vol. 25. – 1903. – P. 95–141.
243. *Kawai, H.* The marine benthic algae flora of the Okhotsk coast of the Hokkaido / H. Kawai, M. Kurogi // *Environ. Sci.* – 1982. – Vol. 5, № 11. – P. 79–90.
244. *Keser, M.* Colonization and growth dynamics of three species of *Fucus* / M. Keser, B. R. Larson // *Mar. Ecol. : Prog. Ser.* – 1984. – Vol. 15. – P. 125–134.
245. *Kiirikki, M.* Mechanisms affecting macroalgal zonation in the northern Baltic Sea / M. Kiirikki // *Eur. J. Phycol.* – 1996. – Vol. 31. – P. 225–232.
246. *Klochkova, N. G.* An annotated bibliography of marine macroalgae on Northwest coast of the Bering Sea and the Southeast Kamchatka: the first revision of flora / N. G. Klochkova // *Algae.* – 1998. – Vol. 13. – P. 375–418.
247. *Klochkova, T. A.* Biology of a terrestrial green alga *Chlorococcum* sp. (Chlorococcales, Chlorophyta) collected from the Miruksazi stupa in Korea / T. A. Klochkova, S.-H. Kang, G. Y. Cho, C. M. Pueschel, J. A. West, G. H. Kim // *Phycologia.* – 2006. – Vol. 45. – P. 115–124.

248. *Kontula, T.* Documentation of the checklist and distribution data for Baltic Sea macrophyte species [including]. Table 7.1: Checklist of Baltic Sea Macrophyte Species / T. Kontula, K. Fühapter // Checklist of Baltic Sea macro-species. Baltic Sea Environment Proceedings. – 2012. – № 130. – P. 1–203.
249. *Kropf, D. L.* Induction of polarity in fucoid zygotes / D. L. Kropf // Plant Cell. – 1997. – Vol. 9. – P. 1011–1020.
250. *Kufferath, H.* La culture des algues / H. Kufferath // Revue Algol. – 1928/29. – Vol. 4. – P. 127–346.
251. *Larsen, A.* Salt tolerance and distribution of estuarine benthic macroalgae in the Kattegat-Baltic Sea area / A. Larsen, K. Sand-Jensen // Phycologia. – 2005. – Vol. 45. – P. 13–23.
252. *Linnaeus, C.* Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas / C. Linnaeus. – Holmiae [Stockholm]: Impensis Laurentii Salvii, 1753. – Vol. 2. – P. 561–1200.
253. *Lubchenco, J.* Littorina and *Fucus*: effects of herbivores, substratum heterogeneity and plant escapes during succession / J. Lubchenco // Ecology. – 1983. – Vol. 64. – P. 1116–1123.
254. *Lüning, K.* Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: The marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example / K. Lüning // Helgoland Marine Research. – 1984. – Vol. 38, № 2. – P. 305–317.
255. *Marchenko, A. V.* Ice gouging in Baydaratskaya Bay of the Kara Sea: field studies and numerical simulations / A. V. Marchenko, S. A. Ogorodov, A. V. Shestov, A. S. Thsvetsinsky // Recent development of Offshore Engineering in Cold Regions. – Dalian, 2004. – P. 747–759.
256. *Mathieson, A. C.* Seaweeds of the Brave Boat Harbor salt marsh and adjacent open coast of southern Maine / A. C. Mathieson, C. J. Dawes, M. L. Anderson, E. J. Hehre // Rhodora. – 2001. – Vol. 103 (913). – P. 1–46.
257. *Mathieson, A. C.* Asynopsis of New Hampshire seaweeds / A. C. Mathieson, E. J. Hehre // Rhodora. – 1986. – Vol. 88 (853). – P. 1–139.
258. *Moore, G. T.* Methods for growing pure cultures of algae / G. T. Moore // Appl. Microsc. Labor. Meth. – 1903. – Vol. 6. – P. 2309–2314.
259. *Motomura, T.* Electron and immunofluorescence microscopy on the fertilization of *Fucus distichus* (Fucales, Phaeophyceae) / T. Motomura // Protoplasma. – 1994. – Vol. 178. – P. 97–110.
260. *Motomura, T.* Functional and non-functional spindle formation affecting mitosis and cytokinesis in *Fucus distichus* zygotes: the role of the centrosome / T. Motomura, C. Nagasato // Botanica Marina. – 2009. – Vol. 52 (2). – P. 140–149.
261. *Müller, D.* Fucoserraten, the female sex attractant of *Fucus serratus* L. (Phaeophyta) / D. Müller, L. Jaenicke // FEBS Letters. – 1973. – Vol. 30. – P. 137–139.
262. *Nagai, M.* Marine algae of the Kurile Islands, I. / M. Nagai // Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University. – 1940. – Vol. 46. – P. 1–137.
263. *Nagasato, C.* Influence of centriole behavior on the first spindle formation in zygotes of the brown alga *Fucus distichus* (Fucales, Phaeophyceae) / C. Nagasato, T. Motomura, T. Ichimura // Developmental Biology. – 1999. – Vol. 208. – P. 200–209.
264. *Nagasato, C.* Development and function of plasmodesmata in zygotes of *Fucus distichus* / C. Nagasato, M. Terauchi, A. Tanaka, T. Motomura // Botanica Marina. – 2015. – Vol. 58, № 3. – P. 229–238.
265. *Nielsen, R.* Seaweeds of the Faroe Islands : an annotated checklist / R. Nielsen, K. Gunnarsson // Fróðskaparrit. – 2001. – Vol. 49. – P. 45–108.
266. *Nielsen, R.* Distributional index of the benthic marine macroalgae of the Baltic Sea area / R. Nielsen, A. Kristiansen, L. Mathiesen, H. Mathiesen // Acta Botanica Fennica. – 1995. – Vol. 155. – P. 1–70.
267. *Niemeck, R. A.* An ecological study of *Fucus spiralis* L. / R. A. Niemeck, A. C. Mathieson // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1976. – Vol. 24. – P. 33–48.

268. Nurnberg, I. D. Sediments in Arctic sea ice: Implications for entrainment, transport and release / I. D. Nurnberg, I. Wollenburg, D. Dethleff et. al. // Marine geology. – 1994. – V. 199. – P. 185–214.
269. Okamura, K. Icones of Japanese algae / K. Okamura. – Tokyo : Uchida Rokakuho, 1916. – Vol. 4. – P. 1–40.
270. Pearson, G. A. Reproductive ecology of *Fucus distichus* (Phaeophyceae): an intertidal alga with successful external fertilization / G. A. Pearson, S. H. Brawley // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1996. – Vol. 143. – P. 211–223.
271. Pearson, G. A. Freezing rate and duration determine the physiological of intertidal fucoids to freezing / G. A. Pearson, I. R. Davison // Mar. Biol. – 1993. – № 115. – P. 353–362.
272. Pedersen, P. M. Grønlands havalger / P. M. Pedersen. – Copenhagen : Forlaget Epsilon. DK, 2011. – 208 p.
273. Powell, H. T. Studies in the genus *Fucus* L. I. *Fucus distichus* L. emend. Powell / H. T. Powell // Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1957. – Vol. 36. – P. 407–432.
274. Riou, D. Antitumor and antiproliferative effects of a fucan extracted from *Ascophyllum nodosum* against a non-smallcell bronchopulmonary carcinoma line / D. Riou, S. Collic-Jouault, D. Pinczon du Sel // Anticancer Res. – 1996. – Vol. 16, № 3A. – P. 121–138.
275. Quatrano, R. S. Gamete release, fertilization, and embryogenesis in the Fucales / R. S. Quatrano // Handbook of Phycological Methods : Developmental and Cytological Methods / E. Gantt, ed. – Cambridge, 1980. – P. 60–68.
276. Rice, E. L. Net productivity of two cohorts of *Chordaria flagelliformis* (Phaeophyta) in Nova Scotia, Canada // E. L. Rice, A.R.O. Chapman // Mar. Biol. – 1982. – Vol. 71. – P. 107–111.
277. Richmond, A. CRC Handbook of Microalgal Mass Culture / A. Richmond. – Boca Raton : CRC Press, 1986. – 528 p.
278. Ruprecht, F. J. Algae Ochotenses Die erstensicheren Nachrichtenüber Tange des Ochotskischen Meerres / F. J. Ruprecht. – St.-Petersburg, 1850. – 243 p.
279. Ryther J. H. Nitrogen uptake and storage by the red alga *Gracilaria tikvahiae* / J. H. Ryther, N. Corwin, T. A. De Busk, L. D. Williams // Aquaculture. – 1981. – Vol. 26. – P. 107–116.
280. Sanderson, J. C. A preliminary survey of the distribution of the introduced macroalga, *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringer on the east coast of Tasmania, Australia / J. C. Sanderson // Bot. mar. – 1990. – Vol. 33, № 2. – P. 153–157.
281. Schneider, C. W. An annotated checklist of Connecticut seaweeds / C. W. Schneider, M. M. Suyemoto, C. Yarish // Bulletin of the Connecticut State Geological and Natural History Survey. – 1979. – Vol. 108. – P. 1–20.
282. Schnittler, M. Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands / M. Schnittler, G. Ludwig // Schriftenreihe für Vegetationskunde. – 1996. – Vol. 28. – P. 1–744.
283. Schonbeck, M. Factors controlling the upper limit of fucoid algae on the shore / M. Schonbeck, T. A. Norton // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1978. – P. 303–330.
284. Selivanova, O. N. Marine benthic algae of the South Kamchatka state wildlife sanctuary (Kamchatka, Russia) / O. N. Selivanova, G. G. Zhigadlova // Botanica Marina. – 2009. – Vol. 52 (4). – P. 317–329.
285. Sagawa, T. I. H. Fucoidan as functional foodstuff. Structure and biological potency / T. I. H. Sagawa, Kato I. // Jpn. J. Phycol. (Sorui). – 2003. – Vol. 51. – P. 19–25.
286. Setchell, W. A. The marine algae of the Pacific Coast of North America. III. Melanophyceae / W. A. Setchell, N. L. Gardner // Univ. Calif. Publ. Botany. – 1925. – Vol. 8, № 3. – P. 383–898.
287. Sideman, E. J. Ecological and genealogical distinctions of a high intertidal, dwarf form of *Fucus distichus* (L.) Powell. / E. J. Sideman, A. C. Mathieson // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1983a. – Vol. 72. – P. 171–188.

288. *Smith, F. A.* Photosynthesis by aquatic plants: effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO<sub>2</sub> and HCO<sub>3</sub> – and to carbon isotopic discrimination / F. A. Smith, N. A. Walker // *New Phytol.* – 1980. – Vol. 86. – P. 245–259.
289. *Smith, G. M.* Cryptogamic botany. Algae and Fungi / G. M. Smith. – New York : McGraw-Hill, 1955. – 546 p.
290. *South, G. R.* Introduction to phycology / G. R. South, A. Wittick. – Oxford : Blackwell Scientific Publication, 1987. – 352 p.
291. *Stackhouse, J.* Nereis Britannica / J. Stackhouse. – Bath & London : S. Hazard, J. White, 1801. – 112 p.
292. *Steen, H.* Intraspecific competition in *Fucus serratus* and *F. evanescens* (Phaeophyceae: Fucales) germlings: effects of settlement density, nutrient concentration, and temperature / H. Steen, R. Scrosati // *Marine Biology.* – 2004. – Vol. 144. – P. 61–70.
293. *Taylor, W. R.* Marine algae of the northeastern coast of North America. / W. R. Taylor. – Ann Arbor : The University of Michigan Press, 1956. – 509 p.
294. *Tokida, J.* The marine algae of Southern Saghalien / J. Tokida // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* – 1954. – Vol. 2, № 1. – P. 1–264.
295. *Torrey, J. G.* Apolar embryos of *Fucus* resulting from ocmotic and chemical treatment / J. G. Torrey, E. Galun // *Amer. J. Bot.* – 1970. – Vol. 57, № 1. – P. 111–119.
296. *Venkataraman, G. S.* The Cultivation of Algae. Indian Council of Agricultural Research / G. S. Venkataraman. – New Delhi, 1969. – 319 p.
297. *Vreeland, V.* Polyphenols and oxidases in substratum adhesion by marine algae and mussels / V. Vreeland, J. H. Waite, L. Epstein // *J. Phycol.* – 1998. – Vol. 34. – P. 1–8.
298. *Wakana, I.* Artificial insemination ‘regulated by EDTA’ in the monoecious brown alga *Fucus evanescens* / I. Wakana, M. Abe // *Plant Cell Physiol.* – 1992. – Vol. 33. – P. 569–575.
299. *Wang, X.* Improving the quality of *Laminaria japonica*-based diet for *Apostichopus japonicus* through degradation of its algin content with *Bacillus amyloliquefaciens* WB1 / X. Wang, L. Wang, J. Che, Z. Li, J. Zhang, X. Li, W. Hu, Y. Xu // *Appl Microbiol Biotechnol.* – 2015. – Vol. 99 (14). – P. 43–53.
300. *Whitford, L. A.* The current effect and growth of freshwater algae / L. A. Whitford // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* – 1960. – Vol. 79. – P. 302–309.
301. *Yarish, C.* Growth and reproductive responses of *Laminaria longicruris* (Laminariales, Phaeophyta) to nutrient enrichment / C. Yarish, C. A. Penniman, B. Egan // *Hydrobiologia.* – 1990. – Vol. 204/205. – P. 505–511.
302. *Yoshida, T.* Marine algae of Japan / T. Yoshida. – Tokyo : Uchida Rokakuho Publishing Co., Ltd. [in Japanese]. – 1998. – P. 1–1222.
303. *Yoshida, T.* Check-list of marine algae of Japan (Revised in 1990) / T. Yoshida, Y. Nakajima, Y. Nakata // *Japanese Journal of Phycology.* – 1990. – Vol. 38. – P. 269–320.
304. *Yoshida, T.* Checklist of marine algae of Japan (Revised in 2015) / T. Yoshida, M. Suzuki, K. Yoshinaga // *Japanese Journal of Phycology.* – 2015. – Vol. 63. – P. 129–189.
305. *Zvyagintseva, T. N.* Water-soluble polysaccharides of some brown algae of the Russian Far-East. Structure and biological action of water-soluble polyuronans / T. N. Zvyagintseva, N. M. Shevchenko, E. L. Nazarenko et al. // *J. Exp. Marine Biol. Ecol.* – 2005. – Vol. 320, № 2. – P. 123–131.

**Монография**

**Клочкова Татьяна Андреевна, Кашутин Александр Николаевич,  
Климова Анна Валерьевна, Клочкова Нина Григорьевна**

**БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ И ЭКОЛОГИЯ  
БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ *FUCUS DISTICHUS*  
В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КАМЧАТКИ**

Редактор Е. Г. Стреляева  
Набор текста А. Н. Кашутин  
Верстка, оригинал-макет Е. Е. Бабух

Подписано в печать 25.11.2021 г.  
Формат 60\*84/8. Печать цифровая. Гарнитура Times New Roman  
Авт. л. 12,25. Уч.-изд. л. 12,94. Усл. печ. л. 15,58  
Тираж 500 экз. Заказ № 14

Издательство  
Камчатского государственного технического университета

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

