

На правах рукописи

Писарева Нина Александровна

**БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ И ЭКОЛОГИЯ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КРАСНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД**

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петропавловск-Камчатский
2013

Работа выполнена в Камчатском филиале ФГБУН «Тихоокеанский институт географии Дальневосточного отделения РАН»,
ФГБОУ ВПО «Камчатский государственный технический университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук
Клочкова Нина Григорьевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Московского государственного
университета имени М.В. Ломоносова
Камнев Александр Николаевич
доктор биологических наук, профессор
Камчатского государственного
технического университета
Коростелев Сергей Георгиевич

Ведущая организация: Сахалинский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и
океанографии (СахНИРО)

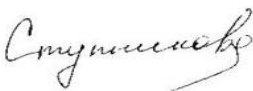
Защита состоится «28» ноября 2013 г. в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 307.008.01 при Камчатском государственном техническом университете по адресу: 683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, д. 35.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Камчатского государственного технического университета по адресу: 683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ленинградская, д. 41а, с авторефератом – на официальных сайтах Министерства образования и науки РФ (vak2.ed.gov.ru) и КамчатГТУ (www.kamchatgtu.ru).

Автореферат разослан «__» октября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета Д 307.008.01

к.б.н.



Н.А. Ступникова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Красные водоросли (багрянки) являются первичными продуцентами, активно участвующими в круговороте вещества и энергии в прибрежных морских акваториях. В альгофлоре высокоумеренных широт они составляют более половины общего видового состава макрофитобентоса. Их высокая практическая значимость обусловлена наличием у них ценных, уникальных по химическому составу и свойствам биологически активных веществ (полисахаридов, крахмалистых, красящих и других), которые активно используются в медицине, биотехнологии и микробиологии, пищевой, фармацевтической и других отраслях промышленности. В связи с этим изучению видового состава, биологии и экологии багрянок всегда уделялось большое внимание.

Несмотря на достаточно длительную историю изучения данной группы в Северо-Западной Пацифике, инвентаризация ее состава в прикамчатских водах еще не завершена, поскольку вплоть до последних лет для альгофлоры этого района описываются виды, новые для района и для науки. Такие вопросы, как структура популяций, биология развития отдельных видов, влияние на морфогенез камчатских красных водорослей экологических факторов еще никем не изучались.

Одной из наиболее сложных для идентификации групп, в силу ограниченности и высокой перекрываемости диагностических признаков, являются виды с пластинчатым строением слоевища. Между тем именно они активно участвуют в формировании подлеска ламинариевых водорослей и глубоководного пояса багрянок. Сокращение числа видов и ценотической роли пластинчатых багрянок в макробентосе прибрежных экосистем является показателем ухудшения состояния среды. Поэтому в условиях глобального изменения климата и продолжающегося антропогенного загрязнения морских прибрежных вод изучение состава и структуры макрофитобентоса, значительную часть которого формируют представители данной морфологической группы, как и изучение биологии их развития, экологии и распространения, является чрезвычайно актуальным и определяет цель и задачи настоящего исследования.

Цель и задачи работы. Цель настоящей работы – инвентаризация видового состава, получение данных по биологии развития, экологии, генеративной структуре популяций красных пластинчатых во-

дорослей прикамчатских вод, оценка возможностей их практического использования. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

- провести инвентаризацию видового состава пластинчатых багрянок прикамчатских вод и определить диагностическую ценность используемых для их дифференциации таксономических признаков;
- изучить половое и бесполое размножение видов, особенности протекания циклов их развития в природной среде, генеративную структуру камчатских популяций изученных видов;
- определить сроки жизни видов, морфологические особенности их разновозрастных генераций, влияние на их морфолого-анатомическое развитие экологических факторов;
- изучить фенологическое развитие, сезонную изменчивость и морфогенетическое развитие видов, имеющих разную морфологию;
- изучить вертикальное распределение и ценотическую роль пластинчатых багрянок в прибрежных водах Камчатки и оценить возможности их практического использования.

Научная новизна. В ходе ревизии пластинчатых багрянок описаны два новых для науки вида – *Neoabbottiella valentinae* и *N. decipiens*; восстановлен статус вида *Constantinea sitchensis*, обнаружен один вид, новый для дальневосточных морей России, один – для юго-восточной Камчатки. Впервые для 14 видов камчатских красных водорослей получены данные по сезонному развитию женской и мужской генеративных систем, при этом изучены и проиллюстрированы особенности строения ауксиллярных и карпогонных ветвей, гонимобластов на разных стадиях развития. Впервые получены сведения по фенологии пластинчатых багрянок, необходимые для понимания процессов их воспроизводства и экологической роли в прибрежных сообществах. Для изученных видов установлены эколого-ценотические оптимумы, отражающие их требования к условиям обитания на шельфе Камчатки. На основании принципиальных различий возрастного и сезонного развития у пластинчатых багрянок выделены три типа морфогенеза. Открыта ранее неизвестная форма взаимоотношений пластинчатых багрянок с эндофитными диатомовыми водорослями.

Теоретическая и практическая значимость. Данные работы расширяют представление о биоразнообразии камчатской и в целом дальневосточной альгофлоры. Результаты изучения биологии развития пластинчатых багрянок могут служить основой для разработки экологического мониторинга состояния прибрежных вод камчатского шельфа, рационального использования ресурсов по-

тенциально промысловых видов и разработки рекомендаций по их охране и воспроизводству. Полученные результаты могут использоваться в вузовском образовательном процессе.

Положения, выносимые на защиту:

1. Изучение стратегии возрастного и сезонного развития пластинчатых багрянок позволяет выделить у них три типа морфогенеза.

2. В популяциях большинства видов пластинчатых багрянок доминирует половое поколение, в котором мужские гаметофиты составляют не более 10% от ее общей численности.

3. Для изученных пластинчатых багрянок характерен растянутый период размножения, связанный с постепенной закладкой и созреванием генеративных органов.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность диссертационной работы подтверждена большим объемом обработанного материала, многолетними сезонными исследованиями, привлечением сравнительных материалов из других районов российского Дальнего Востока, использованием современной альгологической литературы. Результаты исследования были представлены на I Международной конференции «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (Москва, 2002 г.); международной научно-практической конференции «Рыбохозяйственное образование Камчатки в XXI веке» (Петропавловск-Камчатский, 15–16 октября 2002 г.); I и II сессиях Камчатского отделения Русского ботанического общества (Петропавловск-Камчатский, 2004–2005 гг.); научно-технических конференциях КамчатГТУ (2004–2005 гг.); V, VII, IX и XIV международных конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2004, 2006, 2008, 2013); III Всероссийской конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Пущино, 2008); всероссийской конференции «Современное состояние водных биоресурсов» (Владивосток, 2008); всероссийской конференции «Биология: теория, практика, эксперимент» (Саранск, 2008); XIII съезде Русского ботанического общества (Тольятти, 16–22 сентября 2013 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 20 работ, в том числе 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы, включающего 339 источников, в том числе 167 иностранных. Работа изложена на 192 страницах, включает 7 таблиц, 57 рисунков.

Благодарности. Выражаю глубочайшую благодарность научному руководителю д.б.н. Н.Г. Клочковой за постоянную помощь в

работе на всех ее этапах; коллегам из КФ ТИГ ДВО РАН и КамчатГТУ к.б.н. Н.П. Санамян, К.Э. Санамян, к.б.н. А.Э. Кусиди, к.б.н. Т.Н. Королевой, к.т.н. А.Р. Ляндзбергу, С.О. Очеретяна за помощь; директору КФ ТИГ ДВО РАН д.б.н. А.М. Токранову за ценные замечания к рукописи диссертации; коллективу ООО «Подводсервис» за обеспечение водолазных работ. Автор весьма признательна профессору-исследователю Национального университета Конджу (Южная Корея) Dr. Ph. Т.А. Ключковой за сотрудничество и ценные консультации. В начале научного пути неоценимую поддержку и помощь в работе мне оказывали д.г.н. В.А. Березовская (КамчатГТУ) и д.б.н. Л.П. Перестенко (БИН РАН), которые делились со мной своим богатым опытом в области альгологии и морской экологии.

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

В настоящей главе приводится краткий обзор современной систематики красных водорослей начиная с XIX в. На основании анализа обширных литературных данных последних лет проанализированы изменения в их систематике. Обсуждаются современные классификации этой группы, основанные на данных молекулярно-генетического анализа ее представителей (Saunders, Hommersand, 2004; Yoon et al., 2006; Schneider, Wynne, 2007; и др.).

В главе также описана история изучения багряных водорослей у берегов Камчатки и в сопредельных акваториях. Показано, что здесь были проведены значительные альгологические исследования, направленные, в том числе, на инвентаризацию флоры Rhodophyta и изучение географического распространения и ценотической роли ее представителей. Основная информация о пластинчатых багрянках прикамчатских вод опубликована в работах (Постельс, Рупрехт, 1840; Е. Зинова, 1933, 1940, 1954а, б; А. Зинова, 1972; А. Зинова, Гусарова, 1977; Перестенко, 1975, 1976, 1977, 1986, 1988, 1994; Селиванова, 1988; Ключкова, 1996; Ключкова, Березовская, 1997, 2001; Селиванова, Жигадлова, 1997; Жигадлова, Селиванова, 2004; Nagai, 1941; Tokida, 1954; Selivanova, Zhigadlova, 1997; и др.).

Анализ имеющейся информации, касающейся представителей красных водорослей, в частности пластинчатых багрянок, свидетельствует о недостаточной изученности их таксономического состава, практически полном отсутствии сведений по биологии развития, сезонной, возрастной, экологической и индивидуальной изменчивости, половой и генетической структуре популяций.

Сравнительный анализ описаний родов и видов показал, что таксоны имеют очень узкий круг пригодных для идентификации анатомо-морфологических признаков. Это форма, цвет, характер рассе-

ченности пластин, форма и размеры светопреломляющих клеток, количество и строение клеток женской репродуктивной системы. Но и они подвержены географической, индивидуальной и экологической изменчивости.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе на основе литературных данных описаны физико-географические, климатические и гидрологические характеристики района исследования, оказывающие наиболее существенное влияние на развитие водорослей-макрофитов в литоральной и сублиторальной зонах шельфа.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили сборы автора, производившиеся в период 2003–2013 гг. у берегов юго-восточной Камчатки и Командорских островов. Основные наблюдения за сезонным и популяционным развитием красных пластинчатых водорослей были выполнены в Авачинском заливе в литоральной и сублиторальной зонах шельфа в 2004 и 2008 гг. Их сбор велся с мая по ноябрь через каждые 10–15 дней. Изучение собранного материала позволило проследить динамику созревания органов размножения, особенно у массовых видов. В остальные годы автор вела там же достаточно регулярный сбор водорослей с июня по сентябрь – октябрь включительно. Летом 2004 г. наблюдения за состоянием зрелости и экологической изменчивостью водорослей были проведены автором у Командорских островов.

Помимо указанных материалов автор изучила обширный гербарный и фиксированный альгологический материал, собранный в разные годы Н.Г. Клочковой, А.Э. Кусиди, Т.Н. Королевой, В.С. Огородниковым и М.Н. Белым в Кроноцком и Авачинском заливах (1991–1994 гг.), у о. Карагинский (1997 г.) и в зал. Корфа (1999 г.), у Командорских островов (2002–2003 гг.), у Курильских островов и о. Сахалин (1993–2004 гг.), в Тауйской губе Охотского моря (2008 г.), у материкового побережья Японского моря (1971–1988 гг.).

Изученный автором материал был собран в широком диапазоне глубин от 0 до 25 м. Особенности вертикального распределения и ценотическая роль камчатских сублиторальных багрянок особенно подробно были изучены по материалам, собранным автором при погруже-

ниях с использованием легководолазного снаряжения в 2012–2013 гг., а также при изучении водорослей из тралов и крабовых ловушек. Значительная часть изученных образцов была собрана в сублиторальных выбросах.

Камеральную обработку водорослей проводили стандартными альгологическими методами. Для изучения внутреннего строения растений использовали микроскопы Olympus BX40 и Olympus CX31. Микрофотографии поперечных и продольных срезов делали с помощью микрофотонасадок Scope-Photo и Infinity. Вегетативные и генеративные структуры измеряли с помощью окуляр-микрометра и инструментария программы Infinity. Анатомическому исследованию было подвергнуто более 700 растений, всего было изучено около 1,5 тыс. образцов, относящихся к 14 видам багрянок.

ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРАСНЫХ ПЛАСТИНЧАТЫХ ВОДОРосЛЕЙ

В главе приводятся общие сведения о морфологическом и анатомическом строении, размножении пластинчатых багрянок и особенностях их жизненных циклов. Внешнее и внутреннее строение представителей этой группы проиллюстрировано оригинальными микро- и макрофотографиями. Показано, что наибольшее значение в систематике пластинчатых багрянок имеют признаки генеративной (строение карпогонных и ауксиллярных ветвей, гонимобластов) и вегетативной анатомии (особенности организации коры, подкормки и сердцевины, строение светопреломляющих клеток).

Изученные нами пластинчатые багрянки различаются количеством и размерами клеток фертильных структур. Форма этих клеток, особенно в карпогонных ветвях, имеет видо-, а в определенных случаях и родоспецифическое строение. Гонимобласты имеют разную локализацию и формируются на поверхности пластины без особого порядка или упорядоченными группами. Они бывают погруженными или выступают над поверхностью пластины. Клетки коры и подкормки при всей схожести имеют разные форму, размеры, толщину оболочки и т. д.; кора покрыта или не покрыта кутикулой. Важнейшим признаком строения сердцевины является ее плотность, ориентация нитей, а также размеры основных и светопреломляющих клеток, форма которых является видоспецифическим признаком.

В главе 4 также дан обзор экологии красных пластинчатых водорослей и описаны особенности их адаптации к условиям антропоген-

ного загрязнения. На основе проведенных наблюдений дана оценка роли багрянок в жизни других гидробионтов – беспозвоночных и водорослей. В ходе изучения биотических связей пластинчатых багрянок автор обнаружила случаи необычных взаимоотношений между представителями рода *Neoabbottiella* и эндофитной диатомовой водорослью *Pseudogomphonema kamtschaticum* (Grunow) Medli (рисунок 1). Ее определение сделано на основе данных молекулярно-генетического анализа и морфологических характеристик. Подробно тесное сожительство указанных выше видов и взаимоотношения между ними обсуждаются в работе (Klochkova, Pisareva, et al., 2013, in press).

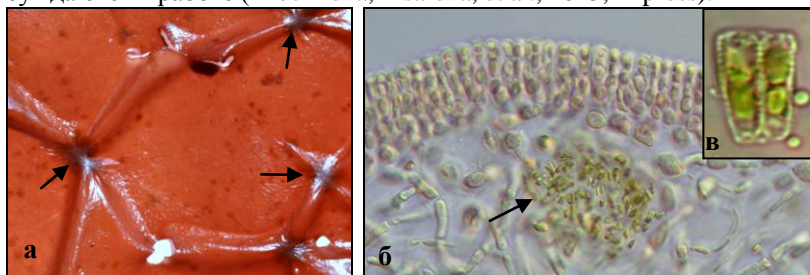


Рисунок 1 – *Pseudogomphonema kamtschaticum*, развивающаяся внутри пластин *Neoabbottiella*: а – деформации пластины *Neoabbottiella*, формируемые диатомовыми; б – многочисленные клетки *P. kamtschaticum* внутри *Neoabbottiella*; в – деление эндофитной диатомеи

В конце главы 4 приводится обзор литературных данных по химическому составу камчатских видов пластинчатых багрянок и обсуждаются возможности их практического использования, что подробно описано в работе (Писарева, 2009б). В ней показано, что многие из камчатских красных водорослей, включая пластинчатые багрянки, являются ценным сырьем для получения пигментов, жирных кислот, каррагинана, агароподобных и других соединений, используемых в биотехнологии, медицинской, пищевой, фармацевтической и других отраслях промышленности.

ГЛАВА 5. РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД

В главе 5 приводится подробное описание 7 родов и 14 входящих в их состав видов: *Hommersandia palmatifolia* (Tokida) Perestenko, *Kallymeniopsis lacera* (Postels et Ruprecht) Perestenko, *K. verrucosa* Zinova et Gussarova, *Velatocarpus pustulosus* (Postels et Ruprecht) Perestenko, *V. kurilensis* Perestenko, *Constantinea rosa-marina* (Gmelin) Postels et Ruprecht, *C. subulifera* Setchell, *C. simplex* Setchell, *C. sitchensis*

Postels et Ruprecht, *Opuntiella ornata* (Postels et Ruprecht) A. Zinova, *Turnerella mertensiana* (Postels et Ruprecht) Schmitz, *Neoabbottiella araneosa* (Perstenko) Lindstrom, *N. valentinae* Klochkova et Pisareva, *N. decipiens* Klochkova et Pisareva. В родовые диагнозы включена информация по истории их изучения, а перед описанием видов олиготипических родов приводятся определительные ключи, сделанные автором на основе результатов изучения диагностической ценности морфолого-анатомических таксономических признаков.

В описаниях указаны пределы колебаний размерных признаков. Внешнее и внутреннее строение описываемых видов иллюстрируют макро- и микрофотографии, на которых показаны общие особенности внутренней организации растений и некоторые детали анатомического строения (рисунок 2) взрослых образцов описываемых видов, имеющих наиболее типичную морфологию.

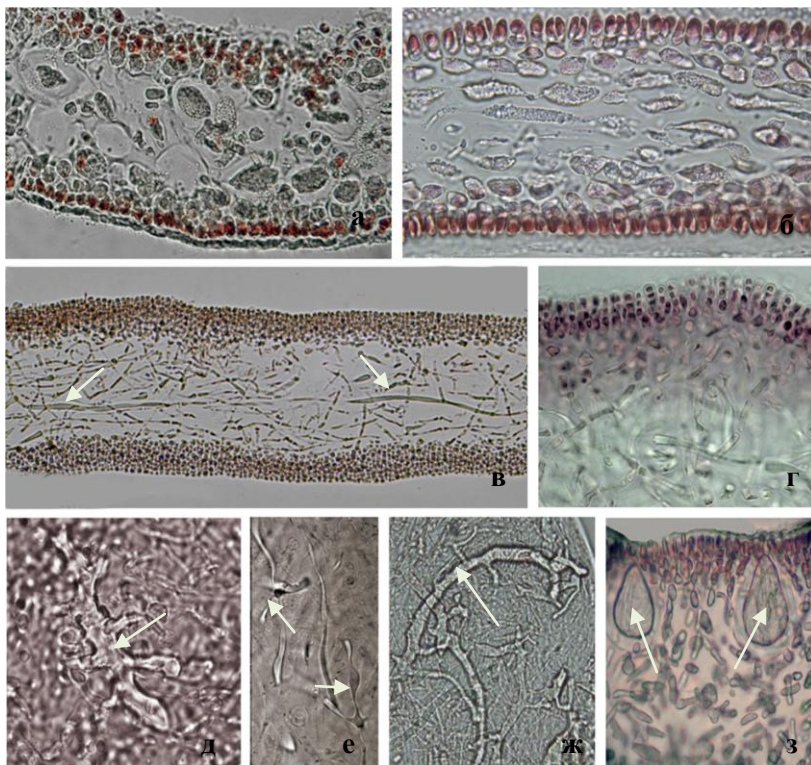


Рисунок 2 – Вегетативная анатомия: а, б, в, з – поперечные срезы пластин; строение светопреломляющих клеток у *Kallymeniopsis verrucosa* (д, ж), *Neoabbottiella araneosa* (е) и *Turnerella mertensiana* (з)

Далее подробно описывается строение изученных генеративных структур половых и бесполов растений (в случае если таковые изучены в цикле развития видов). Они проиллюстрированы у каждого вида микрофотографиями карпогонных и ауксиллярных ветвей, гонимобластов, сперматиев и тетраспор. Часть этих фотографий приведена на рисунке 3.

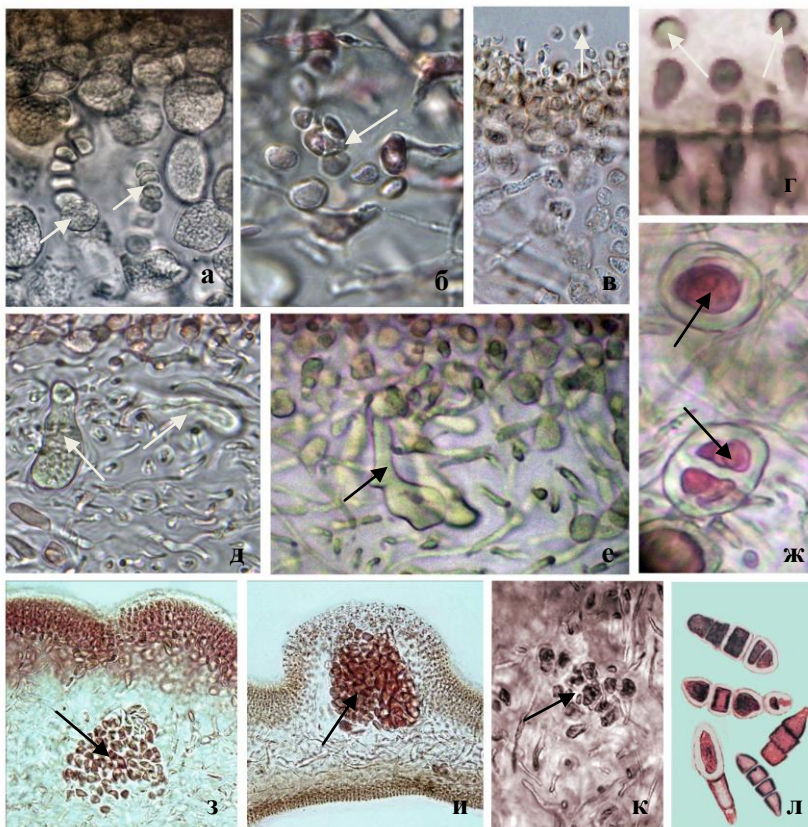


Рисунок 3 – Генеративные структуры пластинчатых багряннок (показаны стрелками): а, б – ауксиллярные ветви; в, г – сперматангии; д, е – карпогонные ветви; ж, к – карпоспорангии; з, и – гонимобласты; л – тетраспорангии

Описания изученных видов багряннок включают сведения об их морфологии и морфологической изменчивости. После описаний по литературным данным указывается географическое распространение видов в пределах всего Мирового океана. При этом цитируются только основные публикации. В конце описаний указаны образ-

цы, подвергавшиеся анатомическому исследованию. При этом, согласно правилам ботанических исследований, к одному гербарному листу принадлежат все растения, собранные в одном районе в одно время. В примечаниях к большинству видов приводятся дифференцированные диагнозы, в которых указаны самые существенные признаки, отличающие их от других близких по морфолого-анатомической организации видов. Систематическое положение описываемых пластинчатых багрянок на уровне порядков и семейств приводится в основном в соответствии с принятой в настоящее время классификацией, приведенной в международной базе данных по водорослям (Guiry, Guiry, 2013).

В результате изучения пластинчатых багрянок описано два новых для науки вида – *Neoabbottiella valentinae* Klochkova et Pisareva и *N. decipiens* Klochkova et Pisareva. Эти виды отличаются от типового вида рода *N. araneosa* строением и расположением на поверхности пластины гонимобластов (рисунок 4). Другие отличия этих видов от *N. araneosa* и друг от друга, в частности анатомические и экологические, подробно описаны в статье (Писарева, Ключкова, 2013).

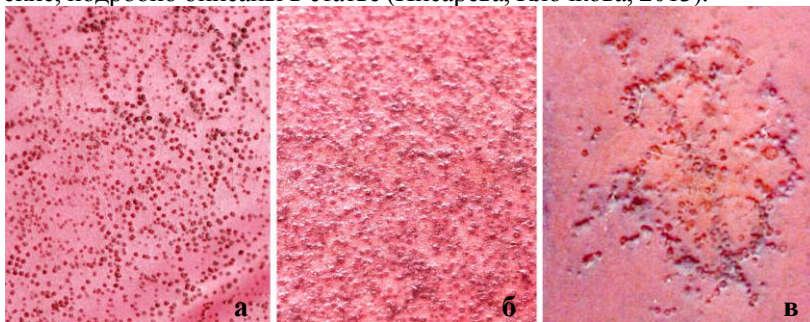


Рисунок 4 – Различия в расположении гонимобластов у представителей рода *Neoabbottiella*: **а** – *Neoabbottiella araneosa*; **б** – *Neoabbottiella valentinae*; **в** – *Neoabbottiella decipiens*

В результате проведенного исследования в качестве валидного вида восстановлен вид *Constantinea sitchensis* (Ключкова, Писарева, 2009), ранее считавшийся синонимом *C. rosa-marina*. Вид *C. simplex* указан как новый для дальневосточных морей России (Ключкова, Писарева, 2009), а вид *Velatocarpus kurilensis* – как новый для юго-восточной Камчатки.

ГЛАВА 6. БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ГЕНЕРАТИВНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ

До наших исследований данные по этим вопросам для багрянок дальневосточных морей России касались только нескольких промысловых и потенциально промысловых видов, не встречающихся у берегов Камчатки. Для остальных видов информация по биологии и экологии ограничивалась отрывочными сведениями, содержащимися в их описаниях, о нахождении у немногих изученных другими авторами образцов репродуктивных структур, очень редко – о сроках размножения видов.

Проведенные исследования показали, что каждому изученному виду красных водорослей свойственны свои особенности возрастной и сезонной изменчивости. Они имеют разную продолжительность жизни. В их природных популяциях наблюдается разное соотношение численности половых и бесполовых, мужских и женских растений. У изученных багрянок разные требования к условиям среды обитания.

6.1. Возрастная изменчивость. Возраст пластинчатых видов багрянок и видов рода *Constantinea*, представляющих собой кустики с щитовидными пластинками на стволике, определялся разными методами. У *Constantinea* хорошо выражены регистрирующие структуры, которыми является количество междоузлий (участков стебля между пластинками). У всех видов этого рода в течение года образуется только одна апикальная щитовидная пластинка. При ее разрушении на стволике остается узел-рубец; по количеству этих узлов и определяли возраст растений. Приблизительный возраст других изученных видов пластинчатых багрянок, не содержащих выраженных регистрирующих анатомо-морфологических структур, определяли на основе различий в окраске, толщине и текстуре пластин. Лучше всего, как показали наши исследования, возраст растений устанавливается весной или поздней осенью, когда растения претерпевают значительные морфогенетические изменения за счет появления разрывов и лопастей, активизации меристемы и формирования сеголетних пластинчатых выростов.

В таблице 1 приведены данные по продолжительности жизни изученных видов. У некоторых из них отчетливо выделяются только первогодние, второгодние, в редких случаях – растения третьего года. Все остальные отнесены нами к группе трех и более лет, поскольку после трех или четырех лет они уже не имеют различий. Как видно из представленной ниже таблицы, все пластинчатые багрянки являются многолетними, самый долгоживущий из них вид – *Constantinea rosa-marina*. Она у восточной Камчатки и Командорских островов может вегетировать до 17 лет.

Таблица 1 – Продолжительность жизни и возрастные анатомо-морфологические изменения у изученных видов багряннок в прикамчатских водах

Вид	Продолжительность жизни	Возрастные морфологические изменения	Наиболее характерные возрастные изменения анатомического строения
<i>Turnerella mertensiana</i>	Три года и более	Меняются цвет, текстура и толщина пластины	Меняется количество слоев коры, плотность и толщина клеточных слоев, форма и размеры образующих сердцевину клеток
<i>Opuntiella ornata</i>	Два года и более	Меняются цвет, текстура и толщина пластины	Меняется количество слоев коры, плотность и толщина клеточных слоев, форма и размеры образующих сердцевину клеток
<i>Constantinea rosa-marina</i>	До 17 лет	Увеличиваются количество ветвлений и междоузлий на стволике	Изменяется плотность сердцевины, толщина корового и подкорового слоев. В сердцевине появляются антиклинальные нити
<i>Constantinea subulifera</i>	До 14 лет	Увеличивается количество ветвлений и междоузлий на стволике	Изменяется плотность сердцевины, толщина корового и подкорового слоев. В сердцевине появляются антиклинальные нити
<i>Constantinea simplex</i>	До 10 лет	Увеличивается количество остатков пластин на стволике	Изменяется толщина сердцевины, корового и подкорового слоев. В сердцевине увеличивается число периклинальных нитей
<i>Constantinea sitchensis</i>	Не менее 12 лет	Увеличивается количество и длина междоузлий на стволике	Изменяется плотность сердцевины, толщина корового и подкорового слоев. В сердцевине появляются антиклинальные нити
<i>Kallymeniopsis lacera</i>	Два и более года	После спороношения старая часть пластины разрушается	Не прослеживаются в связи с разрушением пластин, появившихся в прошлом вегетационном сезоне
<i>Neoabbottiella araneosa</i>	Два и более года	После спороношения старая часть пластины разрушается	Не прослеживаются в связи с разрушением пластин, появившихся в прошлом вегетационном сезоне
<i>Hommersandia palmatifolia</i>	Два и более года	После спороношения краевая часть пластины разрушается	Не прослеживаются в связи с разрушением пластин, появившихся в прошлом вегетационном сезоне

У изученных видов пластинчатых багряннок обнаружены разные типы морфогенетического возрастного развития. Мы назвали их по имени родов, которым они свойственны: тип *Turnerella*, тип *Neoabbottiella*, тип *Hommersandia*. Растения первого типа после спороношения не разрушаются и сохраняют свою целостность. Их воз-

растные изменения выражаются в огрубении текстуры, утолщении пластины и изменении ее пигментации. У растений второго типа одновременно с развитием органов размножения идет одностороннее нарастание пластины. После спороношения прошлогодние участки слоевища разрушаются, а новые продолжают рост. Таким образом, многолетней у них является только базальная часть пластины. В третьем случае пластина с возрастом все более и более рассекается на лопасти, а краевые пролификации, на которых образуются органы размножения, разрушаются после окончания спороношения.

Наиболее характерные возрастные изменения анатомического строения у изученных нами видов, основная часть слоевища которых представлена пластиной, как, например, у *T. mertensiana*, или пластинками, как у представителей рода *Constantinea*, проявляются в увеличении размеров клеток и нитей, толщины и плотности клеточных слоев: сердцевины, подкорки и коры. На рисунке 5 приведены средние значения толщины корового слоя у разновозрастных представителей трех видов *Rhodophyta*, которую измеряли у них в одни и те же месяцы вегетации.

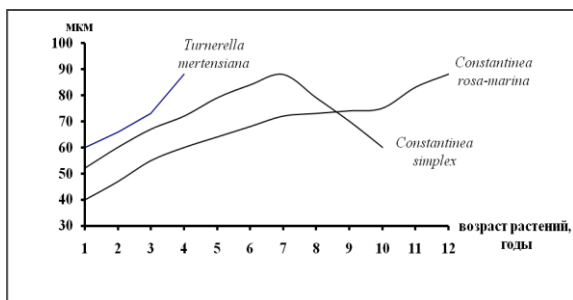


Рисунок 5 – Возрастные изменения толщины корового слоя у представителей родов *Turnerella* и *Constantinea*

Анализ рисунка 5 показывает прямую линейную зависимость толщины корового слоя от возраста растений у *T. mertensiana* и *C. rosa-marina*, в то время как у *C. simplex* после семи лет жизни эта зависимость становится обратной, что связано, вероятно, с глубоким старением растений. Возможно, что нам удалось собрать наиболее старые растения *C. simplex*, в то время как у двух других видов мы имели дело со зрелыми растениями старшего возраста, еще не подверженным климаксным изменениям.

6.2. Сезонная изменчивость. Наши исследования показали, что изученные виды багрянок относятся к долгоживущим, которые в меньшей степени, чем эфемерные литоральные виды, подвержены сезонным морфолого-анатомическим изменениям. Сезонные мор-

фологические изменения пластинчатых багрянок легче всего прослеживаются у *Turnerella mertensiana* первых годов жизни. У этого и других видов они, прежде всего, выражаются в значительных изменениях от весны к осени цвета и формы растений (рисунок 6).

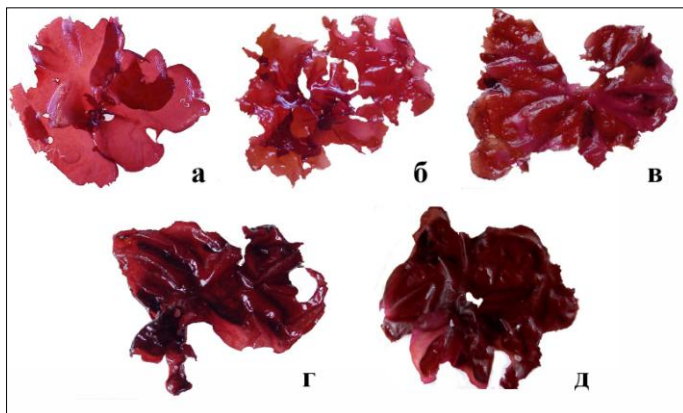


Рисунок 6 – Сезонная морфологическая изменчивость второголетней *Turnerella mertensiana* в течение вегетационного периода: а – май, б – июль, в – август, г – сентябрь, д – октябрь

Сезонная анатомическая изменчивость пластинчатых багрянок также легче всего прослеживается у растений первых лет жизни и выражается в уплотнении тканей и увеличении толщины всех клеточных слоев. На рисунке 7 показаны средние значения толщины пластин у растений *Opuntiella ornata*, *Turnerella mertensiana* и *Kallymeniopsis lacera* первого года жизни. На нем показано, что у видов, морфогенез которых протекает по типу *Turnerella*, наблюдается постепенное увеличение их толщины от весны к осени.

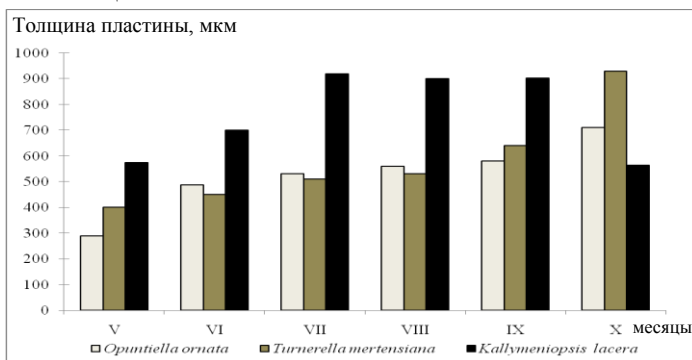


Рисунок 7 – Сезонные изменения толщины первоголетних пластин у *Opuntiella ornata*, *Turnerella mertensiana* и *Kallymeniopsis lacera*

При этом у *Opuntiella ornata* прирост пластин особенно замечен в первую половину лета, а у *Turnerella mertensiana*, наоборот, ближе к осени. У *Kallymeniopsis lacera*, по нашим наблюдениям, после спороношения большая часть пластины разрушается, поэтому у этого вида толщина пластины также увеличивается в первую половину лета, но к осени она резко уменьшается.

6.3. Особенности экологии, географическая и индивидуальная изменчивость изученных видов пластинчатых багрянок. Анализ распределения пластинчатых багрянок в Авачинском заливе показывает, что к самым глубоководным из них относятся *H. palmatifolia* и *N. araneosa*, а к видам литоральной зоны – *N. valentinae*. Остальные виды встречаются до 10 м, редко глубже, иногда образуя друг с другом совместные ассоциации.

На основе собственных наблюдений были получены данные, позволившие определить эколого-ценотические оптимумы для всех видов, встречающихся в Авачинском заливе (рисунок 8). Из-за менее выраженных колебаний температуры и более слабого, чем на литорали, гидродинамического воздействия, экологическая изменчивость пластинчатых багрянок в сублиторальной зоне шельфа незначительная. Она выражается, прежде всего, в изменении линейных размеров растений (длины, поперечника, толщины), толщины внутренних слоев, степени разветвленности и рассеченности пластин.

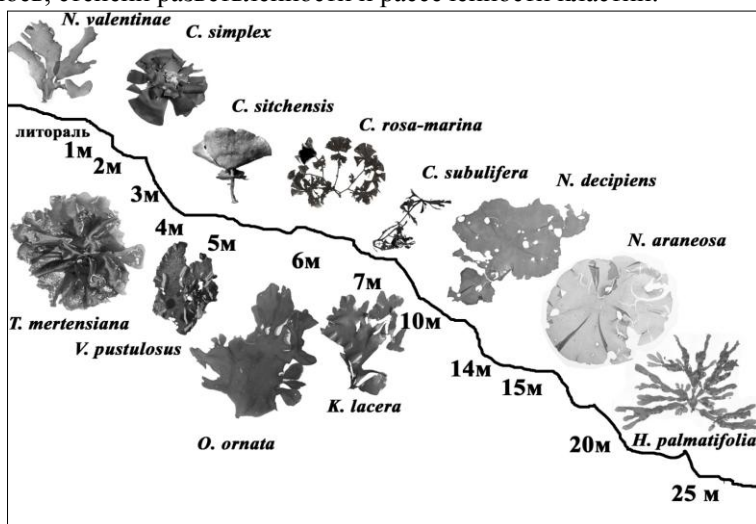


Рисунок 8 – Схема эколого-ценотического оптимума изученных видов пластинчатых багрянок в Авачинском заливе

Как видно из приведенной ниже таблицы 2, толщина внутренних слоев у видов из разных географических районов может перекрываться. Для систематики пластинчатых багрянок толщина коры, подкорки и сердцевины, как и общая толщина пластины, являются очень важными диагностическими признаками. Поэтому для их достоверного определения необходимо учитывать возраст растений, условия окружающей среды и использовать комплекс этих признаков при идентификации видов.

Таблица 2 – Диапазон изменений общей толщины пластины и толщины внутренних слоев у представителей четырех видов пластинчатых багрянок

Вид	Общая толщина пластины, мкм		Толщина корового слоя, мкм		Толщина сердцевины, мкм	
	Восточная Камчатка	Командорские острова	Восточная Камчатка	Командорские острова	Восточная Камчатка	Командорские острова
<i>Hommersandia palmatifolia</i>	175–650	160–525	20–80	25–60	155–570	135–465
<i>Kallymeniopsis lacera</i>	150–1000	120–700	20–120	20–75	130–880	100–625
<i>Opuntiella ornata</i>	170–820	175–450	20–150	25–75	150–670	150–375
<i>Turnerella mertensiana</i>	215–1100	290–800	35–132	25–100	180–968	265–700

6.4. Фенологическое, популяционное развитие и особенности жизненных циклов. Большинство изученных нами видов багрянок не спешат вступать в размножение летом. Вплоть до конца осени и начала зимы у них происходит формирование репродуктивных структур. При этом у *Constantinea* бесполое растение развивается одновременно с половыми, а у типичных пластинчатых багрянок с изоморфным циклом развития – скорее всего, тетраспорофиты развиваются в другой период года, нежели гаметофиты, либо гаметофиты резко преобладают над спорофитами. У видов с гетероморфными циклами развития, имеющими корковые тетраспорофиты, мы наблюдали только развитие женских гаметофитов. Во всех камчатских популяциях изученных нами видов женские гаметофиты доминировали над мужскими, при этом только два вида были однодомными, а остальные – двудомными. Тетраспорофиты отличались от гаметофитов окраской слоевищ.

В таблице 3 приводятся данные по фенологическому развитию пластинчатых багрянок в прикамчатских водах.

**Таблица 3 – Фенологическое развитие разных генераций
красных пластинчатых водорослей в прикамчатских водах**

Вид	Район	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Hommersandia palmatifolia</i>	Камчатка	-	ст.	кв., ст.	кв., ст.	ст.	г., ст.
	Командоры	-	-	-	кв., ст.	-	-
<i>Kallymeniopsis lacera</i>	Камчатка	кв., ст.	ст.	кв., ст.	ст.	ст.	г., ст.
	Командоры	-	-	ст.	кв., г., с.,	-	-
<i>Kallymeniopsis verrucosa</i>	Курилы	-	-	-	кв., г., ст.	ст.	-
	Японское море	кв.	-	-	г.	-	-
<i>Constantinea rosa-marina</i>	Камчатка	ст.	кв., с., тетр., ст.	тетр., кв., ст.	-	тетр.	тетр., ст.
	Командоры	-	-	тетр., кв., ст.	г., тетр., ст.	-	-
<i>Constantinea subulifera</i>	Камчатка	ст.	-	-	-	тетр., ст.	кв.
	Командоры	-	-	тетр., ст.	кв., тетр.	-	-
<i>Constantinea simplex</i>	Камчатка	ав.	-	с., ст.	-	-	-
	Командоры	-	-	с., тетр., ст.	ав., тетр., ст.	-	-
<i>Constantinea sitchensis</i>	Камчатка	ст.	с., ст.	кв.	-	г., тетр., ст.	-
	Командоры	-	-	тетр., ст.	кв., тетр., ст.	-	-
<i>Opuntiella ornata</i>	Камчатка	ст.	ст.	кв., ст.	кв., с., ст.	кв., ст.	кв., ст.
	Командоры	-	-	кв., с., ст.	кв., с., ст.	-	-
<i>Turnerella mertensiana</i>	Камчатка	г., кв., с., ст.	г., кв., ст.	г., кв., с., ст.	г., кв., с., ст.	г., кв., с., ст.	г., с., ст.
	Командоры	-	г., кв.	кв., с., ст.	г., кв., с., ст.	-	-
	Курилы	г., кв., ст.	-	-		ст.	кв., г., ст.
<i>Neoabbottiella araneosa</i>	Камчатка	-	-	-	г., ст.	-	г., ст.
	Курилы, Японское море	-	-	кв., г.	г.	г.	
<i>Neoabbottiella valentinae</i>	Камчатка	ав., с.	-	-	кв., г., с.	-	г.
	Курилы, Японское море	-	-	г	ав., г., с.	-	
<i>Neoabbottiella decipiens</i>	Камчатка	-	ст.	кв., г., ст.	кв., г., ст.	ст.	ноябрь - г., ст.

Примечание – Символ: - означает, что данных нет; **ав.** – растения только с ауксиллярными ветвями, **г.** – со зрелыми гонимобластами, **кв.** – с карпогонными и ауксиллярными ветвями, **с.** – со спермациями, **ст.** – стерильные, **тетр.** – тетраспоровые

Как видно из таблицы, периоды размножения у разных пластинчатых багрянок достаточно растянутые, при этом они имеют определенную видоспецифичность, что помогает полнее использовать пространственные и другие ресурсы окружающей среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты диссертационной работы позволили составить представление о таксономическом составе, ценности таксономических признаков, биологии развития и экологии пластинчатых красных водорослей прикамчатских вод и сформулировать следующие выводы:

1. Изучена флора пластинчатых багрянок прикамчатских вод: 14 видов, входящих в 7 родов и 4 семейства. По результатам изучения их строения, биологии развития, распространения, распределения и разных форм изменчивости сделаны расширенные описания видов; расширен диагноз одного из родов. Два вида – *Neoabbottiella valentinae* и *N. decipiens* – описаны как новые для науки, один вид восстановлен в качестве валидного. У трех видов расширены границы ареалов: два вида являются новыми для приазиатской флоры и один – для флоры восточной Камчатки. Составлены оригинальные ключи для определения видов.

2. В ходе анализа возрастной, сезонной и экологической изменчивости морфолого-анатомических признаков представителей изучаемой группы определена их таксономическая ценность. Показано, что наиболее устойчивыми диагностическими признаками родового уровня являются строение светопреломляющих клеток, строение и локализация в пластине женской репродуктивной системы. Для идентификации пластинчатых видов необходимо использовать комплекс признаков.

3. На основе изучения сезонного развития и сезонной изменчивости у представителей разных видов пластинчатых багрянок описаны три типа их возрастного морфогенеза.

4. Показано, что все изученные виды багрянок относятся к долгоживущим. Сроки жизни их разных представителей в прикамчатских водах колеблются от 2-3 до 17 лет. При этом у сложноорганизованных долгоживущих видов возрастная изменчивость после 2-3 лет жизни практически не выражена.

5. У большинства изученных видов наблюдается растянутый период созревания репродуктивных органов и достаточно растянутый период высыпания карпоспор, обусловленный разновременной закладкой на пластинах у растений разных возрастов карпогонов и созреванием гонимобластов. В осенне-зимний период интенсивность спороношения у пластинчатых багрянок возрастает.

6. Среди изученных видов 14% являются однодомными и 86% – двудомными. У последних в прикамчатских водах в половой структуре популяций наблюдается абсолютное доминирование женских гаметофитов. Мужские гаметофиты составляют не более 10% от изученных выборок. Изученные виды демонстрируют раз-

ные циклы развития: 2 являются гетероморфными, 8 – изоморфными, для остальных видов спорофитная генерация не обнаружена.

7. Большинство многолетних сложноорганизованных пластинчатых багрянок относятся к «видам-прогностикам», которые медленно растут и не спешат вступать в размножение. Изучение вертикального распределения и экологии видов показало, что эколого-ценотический оптимум у большинства пластинчатых багрянок приходится на глубины 2–25 м, где колебания экологических факторов выражены слабее, чем в литоральной зоне. На этом основании большинство из них отнесено к группе стенобионтных видов.

8. Среди изученных видов наиболее распространенными являются *Turnerella mertensiana* и *Constantinea rosa-marina*. Они представляют собой ценный ресурс для альгохимической промышленности и могут быть отнесены к потенциально промысловым видам.

Рекомендации и перспективы дальнейшей разработки темы. Настоящую работу нельзя считать завершённой, поскольку самые редкие виды пластинчатых багрянок во многом остались неизученными. Результаты их изучения не вошли в диссертацию и требуют уточнения. Биология развития изучена пока только у одной достаточно сложной в таксономическом отношении группы багрянок, тогда как на шельфе Камчатки их встречается на порядок больше. Учитывая важную роль представителей красных водорослей в функционировании морских прибрежных экосистем, необходимы дальнейшие исследования в области биологии их развития и изучения их взаимоотношений с другими гидробионтами.

Список работ по теме диссертации

Публикации в журналах, рекомендованных ВАК

1. Ключкова, Н.Г. Биологическая характеристика и возможности использования некоторых видов камчатских красных водорослей / Н.Г. Ключкова, **Н.А. Писарева** // Вопросы рыболовства. – 2009. – № 1. – С. 39–50.

2. Ключкова, Н.Г. Род *Constantinea* (Rhodophyta: Gigartinales) в морях российского Дальнего Востока / Н.Г. Ключкова, **Н.А. Писарева** // Биол. моря. – 2009. – Т. 35, № 3. – С. 182–190.

3. **Писарева, Н.А.** Два новых вида водорослей рода *Neoabbottiella* (Rhodophyta: Halymeniales) из морей российского Дальнего Востока / Н.А. Писарева, Н.Г. Ключкова // Биол. моря. – 2013. – Т. 39, № 6. – С. 411–421.

Публикации в других изданиях

1. Березовская, В.А. Влияние загрязнения на красные водоросли в прибрежных водах Камчатки / В.А. Березовская, **Н.А. Писарева** // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоноч-

ные и продукты их переработки : тез. докл. I Междунар. конф. – М. : Изд-во ВНИРО, 2002. – С. 11–12.

2. Березовская, В.А. Бурые и красные водоросли прибрежных вод Камчатки в условиях загрязнения среды / В.А. Березовская, А.А. Емельянова, **Н.А. Писарева** // Рыбохозяйственное образование Камчатки в XXI веке : материалы междунар. науч.-пр. конф. (15–16 октября 2002 г.). – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2002. – С. 118–123.

3. **Писарева, Н.А.** Проблемы таксономической дифференциации красных пластинчатых водорослей морей российского Дальнего Востока / Н.А. Писарева // Материалы I и II сессий Камчатского отделения Русского ботанического общества. – Петропавловск-Камчатский : Изд-во КГПУ, 2004а. – С. 88–101.

4. **Писарева, Н.А.** Сравнительная характеристика распределения водорослей на литорали Командорских островов и юго-восточной Камчатки / Н.А. Писарева // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы V науч. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2004б. – С. 234–236.

5. Березовская, В.А. Таксономический состав альгофлор камчатского побережья / В.А. Березовская, А.А. Емельянова, **Н.А. Писарева** // Вестник КамчатГТУ. – 2004. – Вып. 3. – С. 70–73.

6. **Писарева, Н.А.** Сезонное развитие красной пластинчатой водоросли *Turnerella mertensiana* (P. et R.) Schmitz в прикамчатских водах / Н.А. Писарева // Рыбохозяйственное образование и научные исследования в Камчатском регионе : материалы науч.-техн. конф. проф.-преп. состава и аспирантов КамчатГТУ (26–28 апреля 2005 г.). – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2006а. – С. 117–118.

7. **Писарева, Н.А.** Особенности развития гаметофитной стадии у некоторых пластинчатых красных водорослей на шельфе юго-восточной Камчатки / Н.А. Писарева // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы VII науч. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2006б. – С. 290–293.

8. Березовская, В.А. Таксономический состав флор различных участков побережья Камчатки / В.А. Березовская, А.А. Емельянова, **Н.А. Писарева** // Проблемы современного естествознания. Рациональное использование водных биоресурсов : материалы науч.-техн. конф. проф.-преп. состава и аспирантов КамчатГТУ (2004–2005 гг.). – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2006. – С. 16–19.

9. Клочкова, Н.Г. Возрастная и экологическая изменчивость анатомо-морфологической организации некоторых многолетних Rhodophyta и диагностическая ценность их таксономических признаков / Н.Г. Клочкова, **Н.А. Писарева** // Современное состояние водных биоресурсов : материалы науч. конф., посвященной 70-летию С.М. Коновалова. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. – С. 546–550.

10. **Писарева, Н.А.** Биология развития и морфогенез некоторых представителей красных водорослей на шельфе юго-восточной Камчатки / Н.А. Писарева, Н.Г. Ключкова // Биология: теория, практика, эксперимент : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения д-ра биол. наук проф. Сапожниковой Е.В. – Кн. 2. – Саранск, 2008а. – С. 62–66.

11. **Писарева, Н.А.** Результаты таксономической ревизии рода *Constantinea* Postels et Ruprecht (Gigartinales, Rhodophyta) в морях российского Дальнего Востока / Н.А. Писарева, Н.Г. Ключкова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы III Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола; Пущино, 2008б. – С. 189–190.

12. **Писарева, Н.А.** Сведения о некоторых редких видах красных водорослей юго-восточной Камчатки / Н.А. Писарева, Н.Г. Ключкова // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы IX науч. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2008в. – С. 230–233.

13. **Писарева, Н.А.** Макрофитобентос бухты Вилучинской (юго-восточная Камчатка) / Н.А. Писарева, Н.Г. Ключкова // Вестник КамчатГТУ. – 2008г. – Вып. 7. – С. 165–172.

14. **Писарева, Н.А.** Некоторые наблюдения за морфогенезом и сезонной изменчивостью багряной водоросли *Turnerella mertensiana* (P. et R.) Schmitz у о. Старичков / Н.А. Писарева // Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива : тр. КФ ТИГ ДВО РАН. – Петропавловск-Камчатский, 2009а. – Вып. 8. – С. 58–67.

15. **Писарева, Н.А.** Полезные свойства красных водорослей и перспективы их практического использования // Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Т. 2. / Н.Г. Ключкова, Т.Н. Королева, А.Э. Кусиди. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009б. – С. 283–291.

16. **Писарева, Н.А.** Краткий обзор современной систематики красных водорослей / Н.А. Писарева, Н.Г. Ключкова // Вестник КамчатГТУ. – 2013а. – Вып. 23. – С. 64–71.

17. **Писарева, Н.А.** Биология развития красной пластинчатой водоросли *Opuntiaella ornata* (Postels et Ruprecht) A. Zinova (Gigartinales, Rhodophyta) в прикамчатских водах / Н.А. Писарева, Н.Г. Ключкова // Современная ботаника в России : тр. XIII Съезда Русского ботанического общества (Тольятти, 16–22 сентября 2013). – Тольятти : Кассандра, 2013. – С. 124–126.

18. Klochkova, T.A. A gomphonemoid diatom, *Pseudogomphonema kamtschatikum* (Naviculaceae, Ochrophyta), lives inside the red algae *Neoabbottiella* (Halymeniaceae, Rhodophyta) / T.A. Klochkova, N.A. Pisareva, J.H. Lee, J.W. Han, N.G. Klochkova, G.H. Kim // Phycologia. – 2013, in press.

Писарева Нина Александровна

**БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ И ЭКОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
КРАСНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД**

*Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук*

В авторской редакции
Набор текста Н.А. Писарева
Верстка, оригинал-макет О.А. Лыгина

Подписано в печать 25.10.2013 г.
Формат 60*84/16. Печать цифровая. Гарнитура Times New Roman
Авт. л. 1,24. Уч.-изд. л. 1,42. Усл. печ. л. 1,4
Тираж 100 экз. Заказ № 279

Издательство
Камчатского государственного технического университета

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