

На правах рукописи

КУСИДИ Анна Эдуардовна

**БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
РОДА LAMINARIA В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ**

Специальность 03.00.18 - гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петропавловск-Камчатский
2007

Работа выполнена в Камчатском филиале Тихоокеанского
института географии ДВО РАН (КФ ТИГ ДВО РАН)

Научный руководитель:	доктор биологических наук Н. Г. Клочкова
Официальные оппоненты:	доктор биологических наук С.Г. Коростелев кандидат биологических наук Л.Н. Саушкина
Ведущая организация:	Сахалинский научно- исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО)

Защита состоится 12 ноября 2007 года, в 14³⁰ часов, на заседании диссертационного совета КМ 307.008.01 по защите диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Камчатском государственном техническом университете по адресу: г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35, Камчатский государственный технический университет (КамчатГТУ), диссертационный совет КМ 307.008.01. Телефон (4152) 42-45-38. Факс (4152) 42-05-01.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке КамчатГТУ по адресу: г. Петропавловск-Камчатский, Ленинградская, 44а.

Сведения о диссертанте и автореферате размещены на сайте КамчатГТУ по адресу: www.kamchatgtu.ru.

Автореферат разослан «___» _____ 2007 г.

И.о. ученого секретаря
диссертационного совета, д.б.н., проф.



В.И. Карпенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Порядок *Laminariales* является одним из крупнейших среди бурых водорослей. Его типовой род *Laminaria* представлен большим числом видов и имеет широкое распространение в водах Мирового океана. Во многих его районах ламинарии формируют основу прибрежных зарослей и являются объектами промысла и культивирования. В прикамчатских водах они являются самыми распространенными среди ламинариевых водорослей и относятся к числу наиболее массовых видов альгофлоры.

Настоящая работа посвящена изучению биологии развития промысловых ламинарий: *L. longipes*, *L. dentigera*, *L. yezoensis* и *L. bongardiana*. До начала наших исследований информация по этим видам ограничивалась главным образом сведениями об их внутривидовой дифференциации, распространении и распределении на шельфе Северной Пацифики (Петров, 1974; Блинова, Гусарова, 1970, 1971; O'Clair et al., 1996; Lindstrom, 1977; O'Clair, Lindstrom, 2001). Данные о биологии развития этих ламинарий практически отсутствовали. Оставались неизвестными, в частности, продолжительность их жизни, сведения по сезонному морфогенезу, отсутствовали данные об особенностях размерно-возрастной структуры популяций в разных географических районах и ее изменениях под воздействием экологических факторов. У этих видов не были также изучены спороношение и другие вопросы биологии развития, важные с практической и теоретической точек зрения.

Некоторое исключение в этом отношении составляет *L. bongardiana*, для которой, особенно в последние десять лет, были получены определенные сведения по некоторым указанным выше и другим вопросам. Уже были известны ее сезонное развитие, морфогенез и адаптивные стратегии к воздействию неблагоприятных факторов (Клочкова, Березовская, 1997, 2001; Березовская, 2002; Королева, 2004; Саушкина, 2006), некоторые особенности восстановления ее зарослей у о. Беринга после экспериментального выкашивания (Иванюшина, Жигадлова, 1994). Важность продолжения исследований по биологии развития ламинарий обусловлена необходимостью разработки рекомендаций по их рациональному использованию.

Поскольку морфофизиологическое состояние представителей рода *Laminaria* хорошо отражает экологическое состояние среды, они могут служить объектами биомониторинга, необходимость проведения которого в прикамчатских водах давно назрела. Данные по развитию ламинарий проливают свет на историю формирования рода и причины, определяющие границы видовых ареалов и растительных сообществ с их доминированием. Все выше сказанное определяет актуальность предпринятого нами исследования.

Целью работы является изучение биологии развития *L. longipes*, *L. dentigera*, *L. yezoensis* и *L. bongardiana* в водах восточной Камчатки и прилежащих к ней соседних районов.

Задачи исследования:

- проанализировать информацию по истории изучения видов, определить их изменчивость и на этой основе дать их развернутые описания и дифференцированные диагнозы;
- определить особенности возрастного развития видов и выявить различия в скорости протекания основных фенологических фаз у одновозрастных генераций разных видов и разновозрастных генераций у каждого из изучаемых видов;
- изучить морфогенез видов на основе сравнительного анализа ежемесячных изменений их размерно-массовых показателей;
- изучить особенности спороношения видов и выявить условия среды, влияющие на продолжительность жизни их спорофитных генераций;
- определить механизмы эффективного использования ресурсов окружающей среды разновозрастными представителями изучаемых видов;
- выявить географическую изменчивость размерно-возрастной структуры популяций ламинарий и причины, определяющие адаптивные изменения в стратегии их развития;
- провести сравнительное изучение удельных продукционных показателей разных видов, выявить их географическую изменчивость и причины, обуславливающие пространственные изменения структуры ламинариевого келпа и географические районы с оптимальными для видов условиями среды.

Научная новизна. Показано, что сроки фенологического развития у разных видов и разновозрастных генераций одного и того же вида могут быть сдвинуты во времени до 20-30 дней. Это способствует эффективному использованию ресурсов среды в смешанных зарослях ламинарий; в прикамчатских водах в разных условиях обитания спорофитные генерации видов имеют разную продолжительность жизни: у *L. longipes* и *L. bongardiana* эта разница составляет 1 год, у *L. dentigera* – 2-3 года. Выявлено, что для *L. dentigera* и *L. yezoensis* характерно сжатое во времени спороношение с одним осенним пиком массо-вого выхода спор, у *L. longipes* и *L. bongardiana* оно растянутое и у последнего вида оно имеет весенний и осенний пики. На основе географической изменчивости удельных показателей (m/l , l/m , S/m) в прикамчатских водах выявлены районы, наиболее благоприятные для развития видов.

Практическое значение. Результаты изучения биологии развития ламинарий могут быть использованы для определения их допустимых уловов в

прикамчатских водах, поскольку позволяют уточнить сроки проведения промысла и нормы изъятия водорослевого сырья. Сведения по возрастному развитию видов могут быть использованы для оценки экологического состояния прибрежных вод и разработки рекомендаций по охране растительных ресурсов камчатского шельфа.

Апробация работы. Результаты исследований обсуждались на всероссийских конференциях молодых ученых (Владивосток, 2001; Мурманск, 2002); международных научных конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2002 и 2006), «Биотехнология – охране окружающей среды» (Москва, 2004); на XI съезде Русского ботанического общества (Новосибирск-Барнаул, 2003); на заседаниях и научных сессиях Камчатского отделения Русского ботанического общества (КО РБО) (2001-2005), на научно-практических конференциях КамчатГТУ и КамГУ им. Витуса Беринга (Петропавловск-Камчатский, 2006); коллоквиумах лаборатории альгологии КФ ТИГ ДВО РАН, лаборатории прибрежных экосистем КамчатНИРО (2002) и кафедры добычи и обработки морепродуктов КамчатГТУ (2000, 2001).

Публикации. Материалы диссертации представлены в 11 публикациях.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов и списка литературы, включающего 333 источников, из них 98 на иностранном языке. Работа изложена на 206 страницах, иллюстрирована 47 рисунками и 26 таблицами.

Благодарности. За помощь на всех этапах работы выражаю глубокую благодарность моему научному руководителю д.б.н. Н.Г. Ключковой. Помощь в сборе материала автору оказали водолазы ООО «Камчатремсервис», ООО «Камчатские биоресурсы» и коллеги-гидробиологи – к.б.н. Т.Н. Королева, м.н.с. Н.А. Писарева (лаборатория альгологии КФ ТИГ ДВО РАН), к.б.н. В.Б. Чмыхалова и к.б.н. Л.Н. Саушкина (КамчатГТУ), по вопросам биологии развития и систематики водорослей консультировали д.б.н. А.Н. Камнев (МГУ), д.б.н. Л.П. Перестенко и к.б.н. А.Р. Гринталь (БИН РАН им. В.Л. Комарова). Всем перечисленным выше коллегам и друзьям автор выражает свою искреннюю признательность.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР. Изучение водорослей-макрофитов Северо-западной Пацифики началось еще в XVIII веке. В главе рассматриваются этапы и направления развития морской альгологии и гидробиологии в этом районе, описана история изучения ламинариевых водорослей дальневосточных

морей России начиная с экспедиций В. Беринга (1725-1730), Ф.И. Крузенштерна (1821-1822), Ф.П. Литке (1826-1829) и заканчивая исследованиями последних лет. Дан обзор состояния изученности видов рода *Laminaria*, произрастающих в разных районах Мирового океана (Baik, Pyen, 1973; Bolton, Lüning, 1982; Egan, Yarish, 1990; Druehl et al, 1997; Boo et al, 1999; Cho et al, 2002; Lane et al, 2006 и др.). Показано, что на российском Дальнем Востоке полнее всего изучены его виды, из южных районов и особенно хорошо исследована *L. japonica* (Гайл, 1929; Суховеева, 1969; Сарочан, 1969; Крупнова, 1984 и др.). Северная группа видов, в том числе *L. longipes*, *L. dentigera*, *L. yezoensis* и *L. bongardiana*, изучена намного хуже. Анализ литературных данных показывает, что исследование биологии развития у трех первых представителей рода практически не велось. Ее изучение у *L. bongardiana* началось только с 90-х годов во многом при участии автора настоящей диссертации (Королева, Вялых (Кусиди), 2001, 2002; Кусиди, 2003; Королева, 2004; Саушкина, 2006). В этих и других работах указанных выше авторов для этого вида описаны морфогенез, спорогенез, сезонное развитие и динамика накопления сухого вещества.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ. В главе на основе литературных данных приводятся данные по климату, гидрологии и гидрохимии прибрежных вод Авачинского залива, Северных Курильских и Командорских островов, у которых автор вела наблюдения за развитием ламинарий и производила сбор их количественных и качественных проб. При описании природных условий указанных районов основное внимание уделено факторам среды, оказывающим наибольшее влияние на развитие водорослей. Это в первую очередь сезонные изменения температуры воздуха и прибрежных вод, гидродинамический, ветровой и ледовый режимы. Рассмотрены также сезонные изменения концентрации основных биогенных элементов. Отметим, что условия обитания в указанных районах имеют как черты сходства, так и различия, которые, бесспорно, влияют на особенности вегетации изучаемых нами видов.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ. Основные использованные в работе альгологические материалы были собраны автором в период 2000-2006 гг. Исследования проводились в разных географических районах: во Втором Курильском проливе (со стороны о. Парамушир и о. Шумшу), у побережья о. Беринга (Командорские острова) и в разных районах Авачинского залива. Кроме того, нами были использованы полевые дневники, журналы измерений ламинариевых водорослей д.б.н. Н. Г. Ключковой (Авачинский залив, 1996 г.), сотрудников лаборатории альгологии КФ ТИГ ДВО РАН м.н.с. Н.А. Писаревой

и к.б.н., с.н.с. Т.Н. Королевой. В ряде случаев вместе с материалами полевых исследований они передавали нам на обработку свежесобранные образцы ламинарий.

Общее количество измеренных и взвешенных нами за период исследования растений составило около 14,5 тыс. штук. Большая часть обработанного нами материала - около 8 тыс. образцов – была собрана в Авачинском заливе, на Северных Курильских островах – 3,5 тысячи, на Командорских островах – 3 тысячи. В Авачинском заливе автор в течение 2000-2003 гг. проводила сезонные сборы водорослей, а в 2004-2005 гг. – ежемесячные.

В ходе обработки альгологического материала собранные пробы разбирали по видам и возрастам и далее у каждого растения определяли размеры и массу пластины и черешка, состояние зрелости растений, степень рассеченности и общую площадь пластины. Последнюю, в соответствии с методикой, разработанной Л.Н. Саушкиной (2006), высчитывали по формуле:

$$S_{\text{общ}} = S_1 + S_2 + S_3 + \dots + S_i,$$

где $S_{\text{общ}}$ – общая площадь пластины;

$S_1, S_2, S_3, \dots, S_i$ – площади участков пластины на разном шаге длины, равном 10 см.

При сравнительном изучении разновозрастных представителей рода *Laminaria* из разных районов обитания были использованы показатели, характеризующие функциональное состояние слоевища и всей популяции: удельная длина ($l_{\text{пл}}/m_{\text{пл}}$), удельная масса ($m_{\text{пл}}/l_{\text{пл}}$), удельная площадь ($S_{\text{пл}}/m_{\text{пл}}$), коэффициент линейности пластины ($l_{\text{пл}}/d_{\text{пл}}$).

ГЛАВА 4. ИСТОРИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ, МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ РОДА *LAMINARIA*. В главе подробно описана история изучения каждого из изученных нами видов, рассмотрены номенклатурные проблемы, связанные с их внутривидовой дифференциацией. Оценивая состояние изученности рода, следует отметить, что из-за высокой морфологической изменчивости представителей его объем неоднократно изменялся, уточнялся и дополнялся. У отдельных наиболее вариабельных видов рода некоторые формы описывались как самостоятельные таксоны видового или даже родового уровня.

После ряда открытий в области молекулярной филогении ламинариевых выяснилось, что данный род не является гомогенным, поскольку кластер, построенный по данным секвенирования нуклеотидов митохондриальной ДНК,

распадается на две большие группы (Boo et al., 1999; Cho et al., 2002; Druehl, 1968; Druehl et al., 1997). Это открытие, безусловно, требовало осмысления и поиска дополнительных критериев для таксономического оформления.

В 2006 г. на основании данных молекулярно-генетических исследований, без выделения надежных анатомо-морфологических, экологических и физиолого-биохимических признаков, род *Laminaria* все-таки был разделен на два рода: *Laminaria* и *Saccharina* (Lane et al., 2006). В указанной работе два изучаемые нами вида – *L. longipes* и *L. dentigera*, столь не похожие по морфологии, морфогенезу, типу размножения и биологии развития, попали в род *Saccharina*, а *L. bongardiana* и *L. yezoensis*, как и некоторые другие виды альгофлоры российского Дальнего Востока, К.Е. Лэйн с соавторами не включили в свое исследование, несмотря на то что этот район является одним из центров родового и видового разнообразия ламинариевых водорослей (Klochkova, 2002). Поскольку для двух последних видов систематическое положение в рамках предложенного канадскими учеными деления рода *Laminaria* остается неизвестным, и их исследование не охватывает изучения всех его представителей, мы считаем предложенное деление рода преждевременным, и все изученные нами виды относим к роду *Laminaria*.

Кроме истории изучения видов в главе приводятся результаты критического анализа более 50 публикаций, содержащих любые упоминания об изучаемых нами видах. На основе материалов собственных исследований и литературных данных даются расширенные описания видов и их дифференцированные диагнозы. В них приведены сведения по сезонным и возрастным изменениям морфологии, спороношению, распределению по глубинам и количественному развитию в пределах российского Дальнего Востока и распространению. Для всех изучаемых видов представлены карты ареалов.

Наши исследования показывают, что морфогенез у изученных видов протекает по-разному. У дигитатных представителей рода *L. dentigera*, *L. yezoensis*, *L. bongardiana* черешок и ризоиды являются многолетними образованиями, а пластинчатая часть – однолетним, поскольку она формируется каждый год заново. У цельнолистной *L. longipes* пластина после окончания вегетационного сезона не разрушается. Она, так же как черешок и ризомы, является разновозрастным многолетним образованием. Для *L. longipes* весьма свойственно вегетативное размножение. Эти особенности накладывают определенный отпечаток на биологию развития изучаемых нами видов.

ГЛАВА 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВОЗРАСТНОЕ РАЗВИТИЕ ЛАМИНАРИЙ. Изучаемым видам свойственна возрастная изменчивость и неповторимая стратегия возрастного развития (рис. 1).

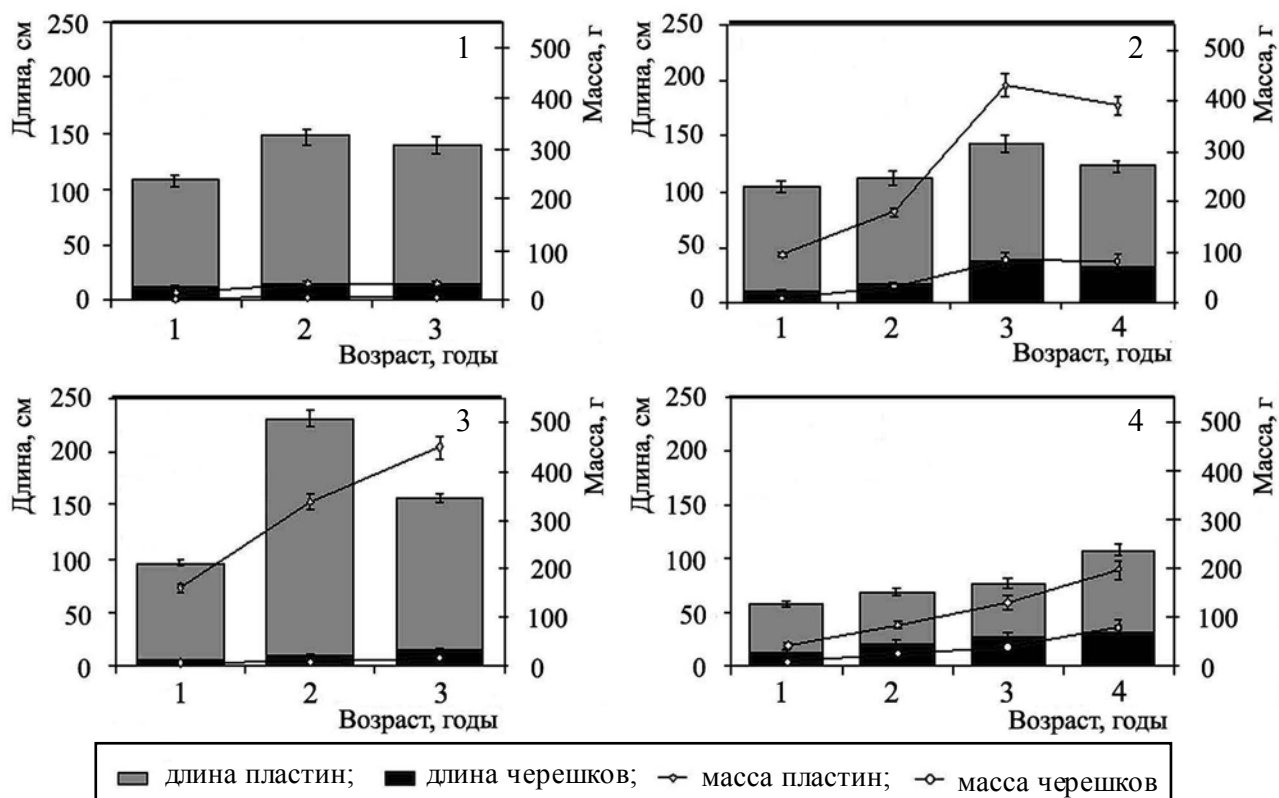


Рис. 1. Средние показатели длины и массы пластин и черешков у разновозрастных представителей *Laminaria longipes* (1), *Laminaria dentigera* (2), *Laminaria bongardiana* (3) и *Laminaria yezoensis* (4) в Авачинском заливе в период активного линейного роста

Из рисунка 1 видно, что у представителей *L. longipes* на первом году жизни активно возрастает площадь фотосинтетической поверхности слоевища, а на втором происходит резкое увеличение массы всех его частей. На третьем году средние размерно-массовые показатели у нее практически не изменяются. У *L. dentigera* на первом году жизни происходит резкое увеличение длины пластин. Активное нарастание площади их фотосинтетической поверхности осуществляется со второго на третий год за счет увеличения пластин в длину и особенно в ширину. В это время увеличивается толщина пластин и, следовательно, масса слоевищ. На последних годах жизни средние размерно-массовые показатели у представителей данного вида немного уменьшаются. У *L. bongardiana* скачок в нарастании длины пластин наблюдается на втором году жизни. Остальные показатели с возрастом увеличиваются у нее плавно. Заметное нарастание длины и толщины черешков наблюдается между вторым и третьим годами жизни. У *L. yezoensis* с увеличением возраста происходит плавное нарастание размерно-массовых показателей всего слоевища. Заметное увеличение толщины и длины черешков происходит в период между третьим и четвертым годами жизни.

Общей чертой возрастного развития *L. longipes*, *L. dentigera* и *L. bongardiana* является наличие самых больших по длине слоевищ у представителей средних возрастных групп. У *L. yezoensis* самыми крупными являются растения последнего года жизни. Изменение массовых показателей пластин и черешков всех видов, кроме *L. bongardiana*, соответствуют изменениям их размерных характеристик.

Наиболее активно процессы роста у ламинарий происходят в период создания оптимальных условий развития, поскольку они очень чувствительны к изменениям температуры, концентрации биогенов, светового довольствия и реагируют на изменение этих факторов в диапазоне 1-2°C, нескольких десятков люкс и нескольких процентов содержания веществ, необходимых для их развития, (Kain, 1977). Для каждого вида ламинарий свойственна своя оптимальная температура, при которой у него происходит прорастание спор и наблюдается наиболее интенсивный линейный рост слоевищ (Макаров, 1987; Kanda 1936, 1938; Nakahara, 1984). Поэтому объяснить различия в развитии представителей разных видов камчатских ламинариевых в период их весеннего роста можно, на наш взгляд, тем, что для *L. longipes*, *L. dentigera* и *L. bongardiana* оптимальные условия на момент сбора их проб уже сложились, и они к этому времени уже завершали стадию активного линейного роста.

Для *L. yezoensis* такие условия еще не наступили, и фаза ее активного линейного роста к этому времени не завершилась. Данные по летнему и осеннему развитию этого вида, которыми мы располагаем и которые обсуждаем ниже, свидетельствуют о том, что опережающее накопление массы и увеличение размеров слоевищ у средневозрастных групп этого вида приходится на более позднее время.

Представителям порядка Laminariales свойственно групповое произрастание и формирование плотных зарослей, которые представляют собой сложную смесь разновозрастных групп разных видов. Плотность зарослей ламинариевых обеспечивается высокой концентрацией оседания их зооспор. Из начавших рост растений взрослого состояния достигают только единицы. Для сохранения видоспецифической плотности зарослей элиминация растений, начавших одновременное развитие, происходит постепенно до тех пор, пока из множества молодых спорофитов не останется несколько хорошо развитых растений, способных обеспечить воспроизводство популяции. Элиминация в популяциях ламинарий, как показывают наши исследования, происходит не хаотически, а путем регулирования размерной и возрастной структуры популяций, что приводит к взаимовыгодному сосуществованию разновозрастных групп разных видов, эффективному использованию в пространстве и во времени ресурсов

окружающей среды. Мы обратили внимание на то, что удалению из зарослей ламинарий чаще всего подвергаются длинночерешковые растения среднего возраста.

Оптимальное использование ресурсов среды между изученными видами достигается в основном за счет несходства динамики развития отдельных частей слоевища у разных возрастных групп разных видов. Это видно из данных сравнительного анализа размерно-массовых характеристик разновозрастных групп разных видов, выраженных в относительных значениях (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительная характеристика относительных показателей средней длины и массы пластин и черешков (% от максимального значения) разновозрастных представителей изученных видов в Авачинском заливе

Показатель	<i>Laminaria longipes</i>			<i>Laminaria dentigera</i>			
	1 год	2 года	3 года	1 год	2 года	3 года	4 года
Длина пластины	73,3	100,0	94,5	84,1	89,2	100,0	84,5
Длина черешка	74,8	100,0	96,8	27,4	46,9	100,0	90,4
Масса пластины	46,9	100,0	99,1	22,1	41,9	100,0	90,7
Масса черешка	30,2	100,0	93,0	9,1	36,3	100,0	98,2
	<i>Laminaria bongardiana</i>			<i>Laminaria yezoensis</i>			
	1 год	2 года	3 года	1 год	2 года	3 года	4 года
Длина пластины	41,3	100,0	64,5	56,5	63,2	65,2	100,0
Длина черешка	34,7	73,3	100,0	44,4	68,7	87,9	100,0
Масса пластины	35,6	74,7	100,0	21,6	42,8	66,0	100,0
Масса черешка	34,1	52,9	100,0	9,2	35,1	49,0	100,0

Таким образом, изучение возрастного развития показывает, что у разных видов ламинарий с разной скоростью протекают физиологические, цитокинетические, морфогенетические процессы. При сравнительном изучении различий размерно-массовых показателей у представителей разных возрастных групп одного и того же вида и разных видов, сопоставлении периодов, когда длина пластин, черешков и всего слоевища или отдельных его частей достигают максимальных значений или характеризуются большими межвозрастными изменениями (скачками роста и накопления массы), обнаруживается, что при общем сходстве возрастного развития у каждого вида ламинарий оно протекает по собственному сценарию и имеет как общие черты, так и своеобразную специфику.

ГЛАВА 6. СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ЛАМИНАРИЙ. Особенности фенологического развития разных видов ламинарий изучали на материалах, собранных в центральной части Авачинского залива. Из-за трудностей сбора

водорослей в зимнее и ранневесеннее время, обусловленных закрытием навигации для маломерного флота, их количественные пробы нам удалось собрать только в период с мая по октябрь включительно, то есть в течение 6 месяцев. Однако отметим, что именно эти месяцы охватывают самую деятельную фазу годового вегетационного цикла ламинарий и включают основные периоды их онтогенеза: активный линейный рост, созревание, предфертильный, фертильный и подготовки к зимнему покою.

У изучаемых видов ламинарий сезонные изменения размерно-массовых показателей определяли для каждой возрастной группы. В ходе этих исследований было обнаружено, что разновозрастные представители каждого вида развиваются по единому сценарию. Разница в их развитии сводится к различиям темпов прироста длины и массы и несовпадению календарных сроков указанных выше фенологических периодов. Это несовпадение связано с тем, что представители более молодых возрастных групп, особенно однолетние, завершают линейный рост, созревают и вступают в размножение почти на месяц позже, чем более взрослые растения того же вида. Учитывая внутривидовое единообразие сценария фенологического развития ламинарий, мы рассматриваем его на примере одной возрастной группы. В качестве таковой были выбраны двухлетние представители популяции, которые, как было показано выше, составляют среднюю возрастную группу, наиболее активную в физиологическом отношении и всегда многочисленную в количественных пробах ламинарий.

Важно отметить, что в данной работе средний прирост длины и массы пластин и черешков рассматривается не у меченых растений. Провести подобного рода исследования по ряду объективных причин нам, к сожалению, не удалось. Говоря о месячном приросте растений, мы оперируем результатами, полученными при статистической обработке морфометрических показателей у растений, взятых в одном и том же месте в разные месяцы года. Полученные нами данные отражают изменение средних значений их размеров и массы в данной популяции в период с мая по октябрь (рис. 2).

Анализ полученных данных показал, что у *L. longipes* наблюдается один слабо выраженный пик роста в июле и один пик накопления массы в августе, у *L. dentigera* – один хорошо выраженный пик роста и накопления массы приходится на август, у *L. yezoensis* – один такой же одновременный пик наблюдается в июле, и у единственной *L. bongardiana* имеются два хорошо выраженных периода интенсивного роста, связанные с увеличением длины и массы слоевищ. В середине лета у нее из-за активного разрушения пластин и снижения темпов базального роста имеет место отрицательный прирост.

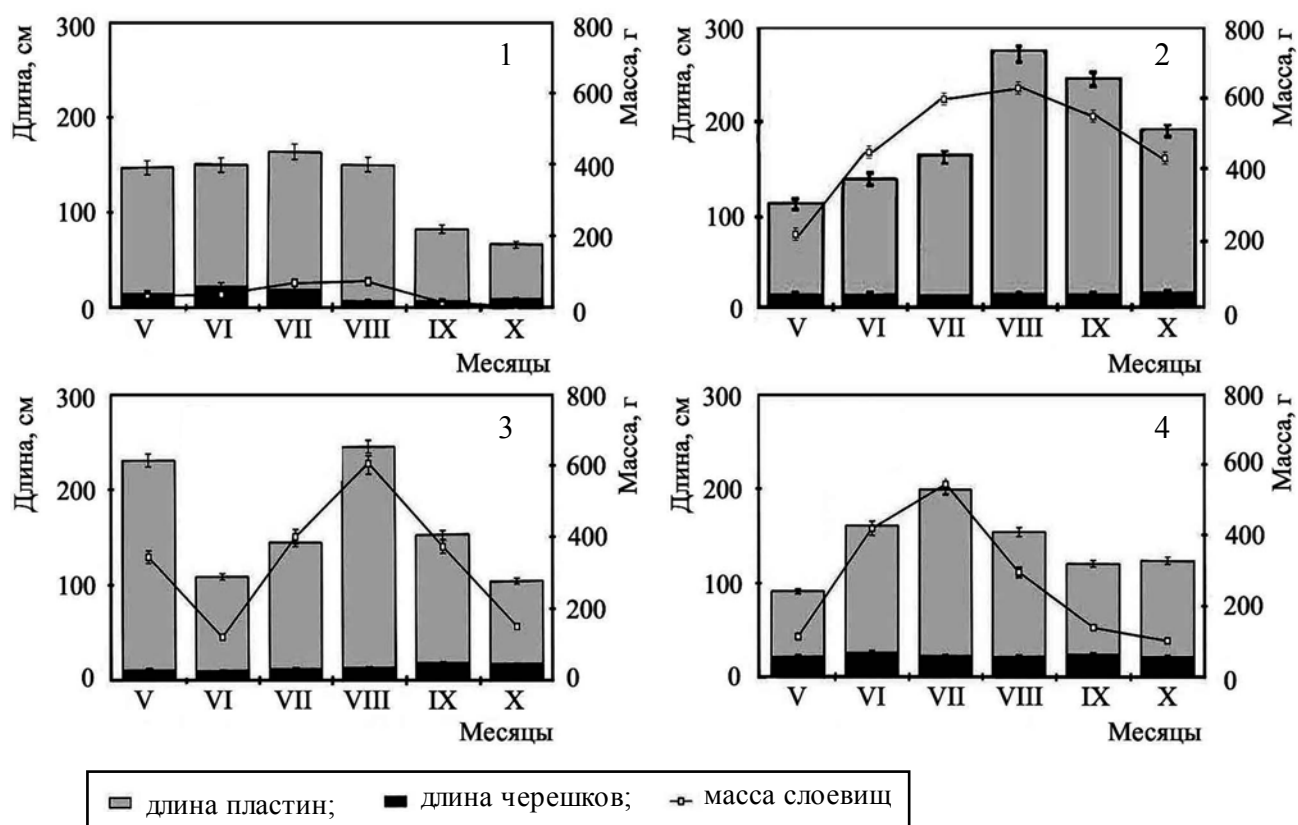


Рис. 2. Средние размерно-массовые характеристики у двухлетних представителей *Laminaria longipes* (1), *Laminaria dentigera* (2), *Laminaria bongardiana* (3) и *Laminaria yezoensis* (4) в Авачинском заливе в разные месяцы вегетации

Чтобы выявить сходства и различия в сезонном развитии видов, мы провели сравнение средних показателей длины и массы их пластин за разные месяцы. Поскольку размерно-массовые характеристики изученных видов сильно различаются, на рисунке 3 для их сопоставимости мы сравниваем относительные значения таковых, выраженные в процентах.

Для этого у каждого изученного вида максимальные значения длины и массы пластин – основной функциональной части слоевища – были приняты за 100%. Остальные были определены как доля от этого значения.

Анализ данных, приведенных на рисунке 3, показывает, что периоды онтогенеза, о наступлении которых можно судить по изменениям длины и массы пластин, у разных представителей рода не совпадают по календарным срокам. У одних видов их максимумы приходятся на июль, у других – на август. У одних время достижения наибольших показателей длины и массы пластин совпадает, у других – нет. Помесячные изменения длины и массы в одних случаях достаточно постепенные, в других – скачкообразные и т.д. Особенно резкие скачки положительного и отрицательного прироста длины и массы характерны для *L. bongardiana*.

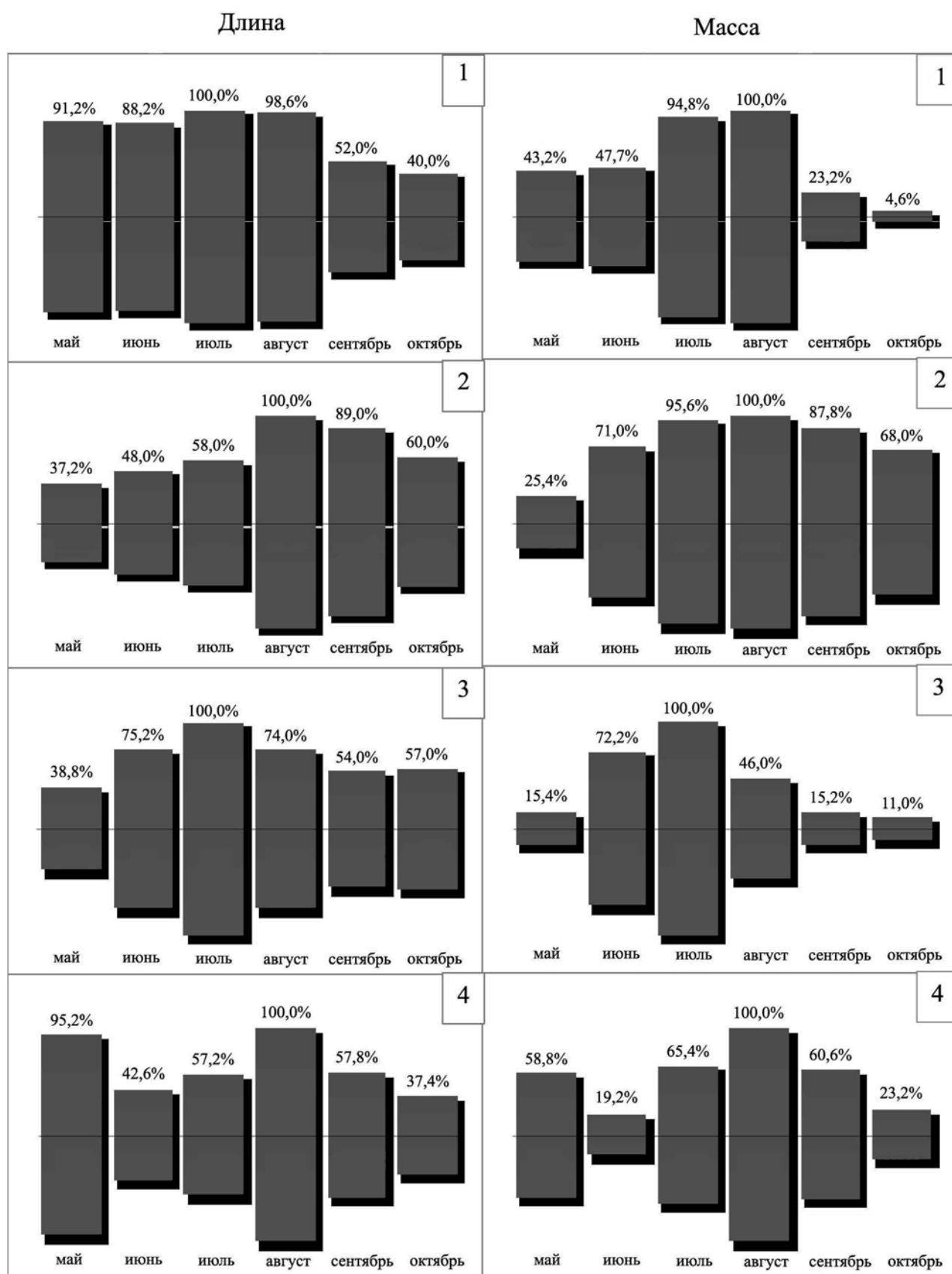


Рис. 3. Изменения относительных показателей (% от максимального значения) длины и массы пластин двухлетних растений *Laminaria longipes* (1); *Laminaria dentigera* (2); *Laminaria yezoensis* (3); *Laminaria bongardiana* (4) в Авачинском заливе с мая по октябрь

Несовпадение периодов развития видов позволяет говорить, что они хорошо делят ресурсы среды во времени. Сравнение хода ростовых процессов пластинчатой части слоевища у двухлетних растений разных видов дает возможность глубже понять характер межвидовых взаимоотношений и стратегию функционирования полидоминантного ламинариевого келпа в районе исследования.

Результаты изучения возрастной изменчивости видов, темпов созревания их разновозрастных генераций и изменений во времени общего габитуса растений позволяют понять особенности их сезонного морфогенеза в разные годы их жизни и представить их развитие схематически. В работе схемы онтогенетических морфологических изменений даны для каждого вида. Здесь мы приводим ее только для *L. dentigera* (рис. 4).

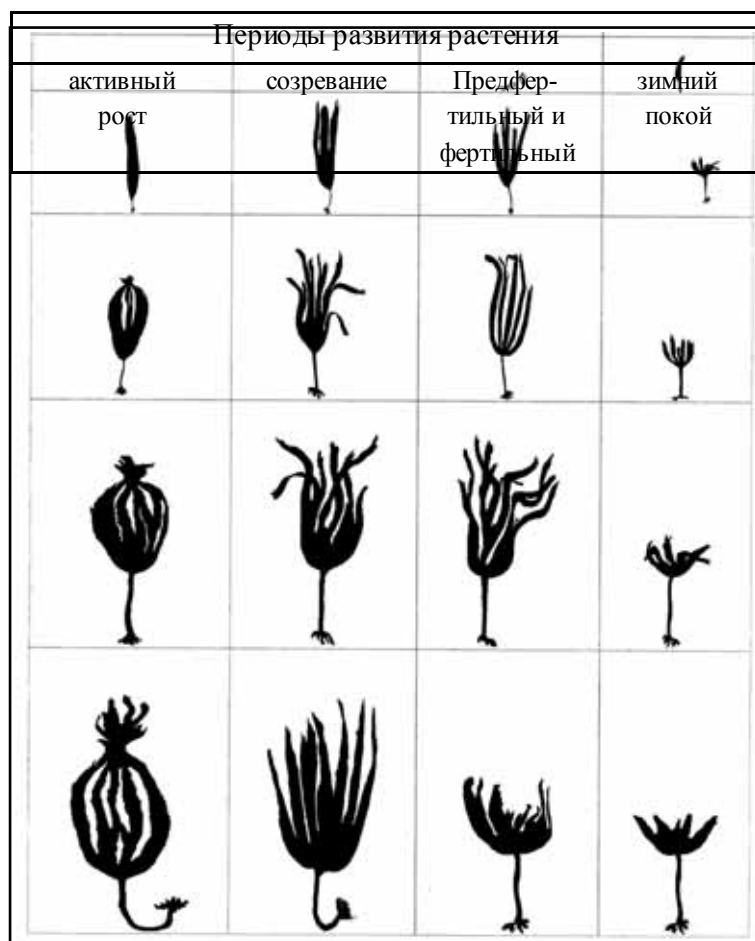


Рис. 4. Изменения общего габитуса слоевища *Laminaria dentigera* в разные годы жизни

Из рисунка 4 видно, что в течение жизни растение меняет не только свои размеры, но и степень рассеченности пластин. Она зависит от возраста растений, содержания биогенных веществ и периода онтогенеза. Она особенно сильно разрывается, когда испытывает недостаток минерального питания, и приобретает большую целостность в период созревания и закладки сорусов зооспорангиев. Данные изучения сезонного развития видов, как и данные изучения их возрастного развития, показывают, что пространственно-временные ресурсы среды делят между собой не только разные виды, но и представители разных возрастных групп у одного и того же вида. Этому во многом способствует несовпадение по календарным срокам основных периодов онтогенеза,

скачков линейного роста и накопления массы разных частей слоевища, а также темпов закладки генеративной ткани и созревания зооспор.

У разных ламинарий процессы спорообразования протекают по-разному. У *L. longipes* площадь спороносной ткани мала, сорусы зооспорангиев имеют форму небольших пятен. У *L. dentigera* генеративная ткань развивается практически по всей поверхности пластины и заливает ее сплошным покровом. После выхода спор пластина очень сильно разрушается. Спороношение *L. yezoensis* близко к таковому у *L. dentigera*. Сорусы спорангиев у *L. bongardiana* имеют самую разно-образную форму, созревают и выходят порционно (Саушкина, 2006).

ГЛАВА 7. НЕКОТОРЫЕ РАЗЛИЧИЯ В РАЗВИТИИ ПОПУЛЯЦИЙ ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ В РАЗНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ РАЙОНАХ.

Изучение видов ламинарий проводилось нами в отдаленных друг от друга географических районах, характеризующихся специфическими чертами гидрологии и климата. Обработка количественных проб, собранных в разные летние месяцы, позволила изучить и сравнить размерно-возрастную структуру популяций *L. longipes* и *L. bongardiana* в прибрежных водах юго-восточной Камчатки, Командорских и Курильских островов. От района к району она может сильно меняться, однако во всех местах исследования у всех видов самыми массовыми возрастными группами являются одно- и двухлетние растения.

Для сравнительной характеристики морфофизиологического состояния растений в разных районах побережья были выбраны данные за август, поскольку он является одним из самых теплых месяцев года. Благоприятный гидрологический и гидрохимический режимы прибрежных вод и длина дня в это время способствуют развитию ламинарий. В августе они уже зрелые, имеют максимальные показатели длины и массы пластин, у них уже полным ходом идет закладка и созревание спороносной ткани, а у *L. bongardiana* уже начинается высывание спор. Среди изученных видов только *L. yezoensis* в августе имеет меньшую, чем в июле, длину и массу пластин (рис. 2).

Виды ламинарий имеют разную продолжительность жизни. Наши данные показывают, что в разных географических районах в зависимости от условий обитания она может изменяться. У *L. longipes* и *L. bongardiana* в одних районах живут 2, в других – 3 года, *L. dentigera* может жить от 4 до 7 лет.

Географическая изменчивость морфометрических и морфофизиологических показателей у изученных видов достаточно высока. Это хорошо видно при сравнении размерно-массовых показателей у пластин одно- и двухлетних растений разных видов из разных районов (рис. 5).

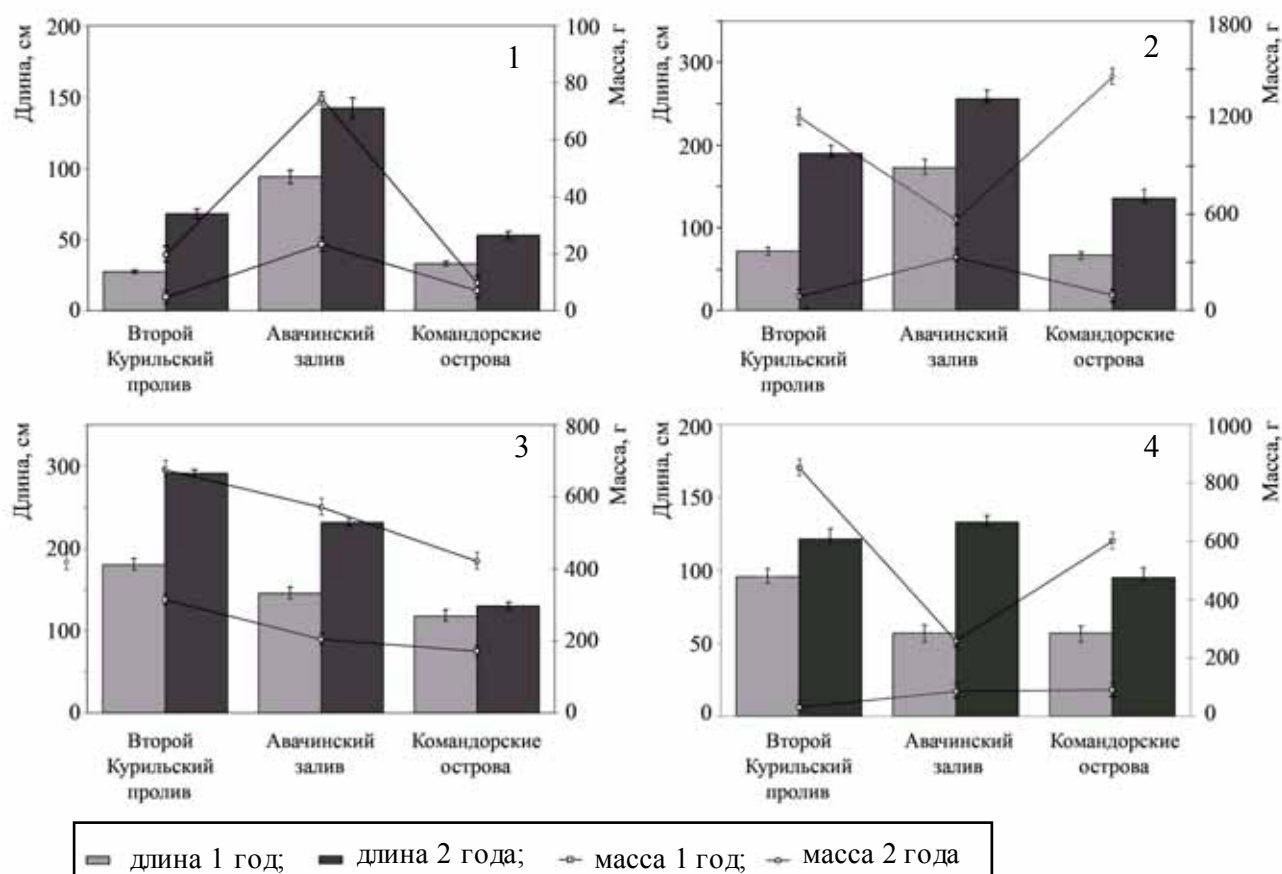


Рис. 5. Географическая изменчивость средних показателей длины и массы пластин у разно-возрастных представителей *Laminaria longipes* (1), *Laminaria dentigera* (2), *Laminaria bongardiana* (3) и *Laminaria yezoensis* (4)

Пластинки ламинарий в условиях высокой гидродинамической нагрузки, как правило, становятся более короткими и плотными, имеют хорошо развитые, толстые черешки. Утолщение черешков является столь же закономерным явлением при развитии водорослей в неблагоприятных условиях. Для того чтобы понять какой район для каждого вида является ценоотическим оптимумом, мы определили для них важнейшие удельные показатели, свидетельствующие об интенсивности фотосинтеза и сочетанных изменениях линейного роста и массы разных функциональных частей слоевища: черешков и пластин (табл. 2).

Данные, приведенные в таблице 2 показывают, что у разно-возрастных представителей изученных нами видов в каждом из районов исследования существуют специфические особенности роста и развития. Они видны при сравнении средних значений длины и массы пластин у однолетних и двухлетних растений одного и того же вида. Эта разница говорит о различиях стратегии возрастного развития видов, которая напрямую зависит и направляется условиями их обитания.

Таблица 2

*Географическая изменчивость некоторых удельных показателей
у разновозрастных представителей*

Вид	Показатель	Возраст растений	Район исследования		
			Второй Курильский пролив	юго-восточная Камчатка	Командорские острова
<i>L. longipes</i>	$l_{пл}/m_{пл}$, см/г	1 год	5,83	4,03	4,71
		2 года	3,45	1,91	5,44
	$l_{пл}/d_{пл}$, см/см	1 год	13,05	33,54	13,20
		2 года	20,58	23,90	21,12
	$S_{пл}/m_{пл}$, см ² /г	1 год	9,55	8,35	9,79
		2 года	8,42	7,95	10,89
<i>L. dentigera</i>	$l_{пл}/m_{пл}$, см/г	1 год	0,85	0,52	0,70
		2 года	0,16	0,43	0,09
	$l_{пл}/d_{пл}$, см/см	1 год	3,43	9,61	2,67
		2 года	2,00	8,53	1,23
	$S_{пл}/m_{пл}$, см ² /г	1 год	13,41	7,27	12,99
		2 года	14,48	10,57	8,30
<i>L. yezoensis</i>	$l_{пл}/m_{пл}$, см/г	1 год	3,18	0,67	0,63
		2 года	0,14	0,51	0,16
	$l_{пл}/d_{пл}$, см/см	1 год	11,24	2,85	8,14
		2 года	2,42	4,99	3,17
	$S_{пл}/m_{пл}$, см ² /г	1 год	19,21	10,33	3,28
		2 года	5,53	14,52	3,04
<i>L. bongardiana</i>	$l_{пл}/m_{пл}$, см/г	1 год	0,57	0,71	0,69
		2 года	0,43	0,41	0,31
	$l_{пл}/d_{пл}$, см/см	1 год	9,66	10,58	7,21
		2 года	12,65	6,61	4,64
	$S_{пл}/m_{пл}$, см ² /г	1 год	7,50	7,46	8,26
		2 года	7,64	11,47	5,52

Минимальные значения удельных показателей в том или ином районе, и особенно удельной площади, $S_{пл}/m_{пл}$, свидетельствуют о том, что вид находится там в зоне эколого-ценотического оптимума.

Высокая экологическая пластичность и гибкость стратегии возрастного развития видов обеспечивает ослабление конкурентного давления между разными видами ламинарий и между разными возрастными генерациями одного вида и способствует эффективному использованию площади дна в местах совместного обитания видов.

Проведенные нами исследования показывают, что разные формы морфологической изменчивости и различия морфо-физиологического состояния и биологии развития видов у популяций, обитающих в разных географических районах, приводят к изменению ценотической роли видов. Для оценки их

количественного развития в ботанической и альгологической литературе обычно используют термин частота встречаемости. Все виды при этом делят на массовые, часто встречающиеся, редкие и единичные (Виноградова, 1973; Ключкова, 1998; Емельянова, 2006). Отнесение их к указанным категориям производится по субъективной оценке частоты их встречаемости в пределах изучаемой акватории.

Для оценки ценотической роли видов ламинариевых в разных районах побережья (табл. 3) мы использовали приведенные выше оценочные категории: массовый вид (М), часто встречающийся (Ч), редкий (Р) и единичный (Е) и к каждой из них добавили такую ценотическую характеристику как (П) повсеместное распространение и (Л) – локальное.

Таблица 3

*Ценоτισко-хорологические характеристики
видов ламинариевых Северо-западной Пацифики*

Вид	Северные Курильские острова	Восточная Камчатка			Командорские острова
		юго- восточная	Авачинский залив	северо- восточная	
<i>Laminaria bongardiana</i>	ПМ	ПМ	ПМ	ЛМ	ПМ
<i>Laminaria dentigera</i>	ЛЧ	ЛЧ	ЛР	ПР	ПЧ
<i>Laminaria yezoensis</i>	ЛЕ	ЛЕ	ПР	ПР	ЛЕ
<i>Laminaria longipes</i>	ЛЧ	ЛЧ	ЛЧ	ЛР	ЛЧ
<i>Laminaria gurjanovae</i>	–	ЛР	ЛР	ЛМ	–
<i>Alaria angusta</i>	ЛЧ	ПЧ	ЛР	ПЧ	ЛЧ
<i>Alaria fistulosa</i>	ПМ	ЛМ	ЛР	ПМ	ПМ
<i>Alaria marginata</i>	ПМ	ПМ	ПМ	ПМ	ПМ
<i>Cymathere triplicate</i>	ЛЧ	ЛЕ	ЛЕ	–	ЛЧ
<i>Agarum cribrosum</i>	ПЧ	ПЧ	ПЧ	ПЧ	ЛР
<i>Agarum turneri</i>	ЛЕ	ЛР	ЛЧ	–	ЛЕ
<i>Thalassiophyllum clathrus</i>	ПМ	ПЧ	ПЧ	ЛЕ	ЛЧ
<i>Artrothamnus bifidus</i>	ЛЧ	ЛР	ЛР	ЛЕ	ЛЕ
<i>Nereocystis luetkeana</i>	З*Е	ЗЕ	ЗЕ	ЗЕ	ЗР

*З – заносный вид встречается в дрейфующем состоянии и в выбросах

Данные таблицы 3 показывают, что у всех видов ламинариевых ценотическая роль в разных районах побережья Северо-западной Пацифики разная. Исключение в этом отношении составляет *L. bongardiana*, которая является здесь повсеместно массовой. В большинстве районов побережья в прибрежном

поясе ламинариевых водорослей она – доминирующий вид. Остальные представители порядка Laminariales либо вклиниваются в ее заросли, либо встречаются в несвойственном этому виду диапазоне глубин.

Столь же стабильна в пределах района исследования ценотическая роль у *L. longipes*. Поскольку ее экологическая валентность меньше, чем у *L. bongardiana*, она встречается не повсеместно, а лишь в определенных свойственных ей экопотах, описанных в главе 4, и во всех районах исследования относится к числу часто встречающихся видов.

Более всего, ценотическая роль в пределах изученного нами района изменяется у *L. dentigera*. Во втором Курильском проливе и у юго-восточной Камчатки она имеет прерванное распространение и в первом из указанных районов встречается достаточно часто, а во втором – гораздо реже и при этом не образует плотных поселений. *L. yezoensis* во всех районах исследования встречается достаточно редко.

Проведенные нами исследования показывают также, что оптимальному формированию пространственной структуры келпа, рациональному использованию ресурсов среды обитания и снижению конкурентного давления видов во многом способствуют изменения в их вертикальном распределении. Его особенности в разных районах показаны в таблице 4, где выделены три диапазона глубин: литораль (л), верхняя сублитораль 0-6 м глубины (всб) и нижняя сублитораль 6м и глубже (нсб).

Таблица 4

Особенности вертикального распределения видов ламинарий
в разных районах исследования

Вид	Районы исследования								
	Второй Курильский пролив			Авачинский залив			Командорские острова		
	л	всб	нсб	л	всб	нсб	л	всб	нсб
<i>Laminaria longipes</i>	+	+	–	–	–	+	+	+	–
<i>Laminaria dentigera</i>	–	–	+	–	–	+	+	+	+
<i>Laminaria yezoensis</i>	–	–	+	–	–	+	–	–	+
<i>Laminaria bongardiana</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Флору ламинариевых водорослей Северо-западной Пацифики наряду с представителями рода *Laminaria* образуют представители других родов. Некоторые из них занимают тот же диапазон глубин, что и изученные нами виды.

Кроме них за ресурсы среды с ламинариями конкурируют зеленые, бурые и красные водоросли. Наши исследования показывают, что наиболее часто среди них встречаются 64 вида. Разнообразие их экобиоморф (макроскопические, микроскопические, корковые, кустистые, пластинчатые и др.), разница в продолжительности жизни и биологии развития приводит к высокому фитоценоотическому разнообразию прибрежных зарослей ламинариевых. Изменение условий обитания в морских прибрежных экосистемах при естественных изменениях среды, и, особенно, при антропогенном воздействии может изменить их структуру и особенности функционирования и привести к непредсказуемым последствиям.

Поскольку изученные нами виды рода *Laminaria* в прикамчатских водах являются промысловыми, полученные нами данные по биологии их развития могут привлекаться для разработки рекомендаций по их рациональному использованию: определению районов и сроков проведения промысла и норм изъятия.

ВЫВОДЫ

1. На основе результатов изучения разных форм морфологической изменчивости, изучения всей научной литературы с упоминаниями этих видов составлены их описания, обобщена вся опубликованная научная информация по их экологии и количественному развитию в пределах дальневосточной части ареала.

2. *L. longipes* в районе исследования живет не более 3 лет. На первом году жизни она имеет высокие темпы роста пластин и низкую массу. Максимальной средней длины и массы пластина и черешок достигают на втором году жизни. Для фенологического развития вида характерно наличие слабо выраженного пика роста в июле и пика накопления массы в августе. Площадь спороносной ткани у *L. longipes* мала и имеет вид небольших пятен. Для этого вида свойственно растянутое во времени вегетативное размножение.

3. *L. dentigera* в прикамчатских водах живет не более 7 лет. Темпы ее роста на первом году жизни самые высокие среди всех изученных видов, а рост массы незначительный. Максимальной средней длины и массы пластина и черешок достигают на третьем году жизни. Для фенологического развития вида свойственно наличие одного хорошо выраженного пика роста и пика накопления массы в августе. К моменту спороношения у *L. dentigera* генеративная ткань развивается практически на 100% поверхности пластин. Для этого вида свойственно сжатое во времени спороношение с одним позднеосенним пиком массового выхода зооспор.

4. *L. yezoensis* в районе исследования живет не более 4 лет. Для этого вида характерно плавное нарастание размерно-массовых показателей связанное с

возрастом. Максимальной средней длины и массы пластина и черешок достигают на последнем году жизни. Для фенологического развития вида свойственно наличие хорошо выраженного пика роста и пика накопления массы в июле. К моменту спороношения у *L. yezoensis* генеративная ткань развивается обширными сливающимися пятнами. Для вида также свойственно сжатое во времени спороношение с одним позднеосенним пиком.

5. *L. bongardiana* в районе исследования живет не более 3 лет и имеет неповторимую стратегию развития. На первом году жизни увеличение длины пластины у нее сопровождается увеличением массы. Максимальную длину пластины растение имеет на втором году жизни, а массы только на третьем. Для фенологического развития вида характерно наличие двух хорошо выраженных периодов интенсивного увеличения длины и массы слоевищ. В отличие от других видов, в середине лета у нее отмечается хорошо выраженный отрицательный прирост. Сорусы спорангиев у *L. bongardiana* имеют самую разнообразную форму, занимают небольшую площадь пластины, созревают и выходят порционно. Для этого вида свойственно очень растянутое во времени спороношение с весенним и осенним пиками массового выхода зооспор. Изучение сезонной и возрастной изменчивости этого и других видов дают основу понимания процессов морфогенеза в разные годы жизни растений.

6. Изученные виды в прикамчатских водах образуют смешанные заросли. При этом пики активного роста и накопления массы у них происходят в разные календарные сроки. Неодновременно у них развиваются и представители разновозрастных генераций. Разница в их развитии может составлять 20-30 дней. Разновременность развития позволяет ламинариям эффективно использовать ресурсы окружающей среды и снижать межвидовую и внутривидовую конкуренцию.

7. Морфология и биология развития видов, особенно у *L. bongardiana*, характеризуются высокой географической изменчивостью связанной с различиями в условиях обитания. Она выражается в изменении размерно-массовых и удельных показателей в районах с разными условиями, зависит от сочетания факторов среды и выражается в изменении темпов роста и накопления массы в разные годы вегетации, в существенных различиях в протекании формообразовательных процессов и фотосинтетической деятельности, а также в продолжительности жизни спорофитных генераций изученных видов. Разница сроков жизни у *L. longipes*, *L. yezoensis* и *L. bongardiana* в пределах всего района исследования составляет 1 год, у *L. dentigera* – 2-3 года.

8. Высокая экологическая пластичность и гибкость стратегии возрастного развития видов, их распределение по глубинам обеспечивает ослабление

конкурентного давления между разными представителями ламинарий и между разными возрастными генерациями внутри одного и того же вида и способствует эффективному использованию жизненного пространства в местах совместного обитания разных видов.

Список работ по теме диссертации

1. Трофимова Т.Н., Вялых (Кусиди) А.Э. Особенности вегетации *Laminaria bongardiana* (Laminariales, Phaeophyta) в условиях антропогенного загрязнения // Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых "Рыбохозяйственная наука на пути в XXI в. ". – Владивосток, 2001. – С. 51-52.

2. Королева Т.Н., Вялых (Кусиди) А.Э. Особенности развития *Laminaria bongardiana* (P. et R.) на литорали о. Беринга (Командорские острова) // Материалы III науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 226-228.

3. Королева Т.Н., Вялых (Кусиди) А.Э. Камчатские ламинариевые водоросли, перспективные для промышленного использования. Род Алярия // Рыб. хоз-во. – 2002. – № 6. – С. 43-45.

4. Вялых (Кусиди) А.Э., Писарева Н.А. Сравнительная морфометрическая характеристика представителей вида *Laminaria bongardiana* (Phaeophyta) в летний период у юго-восточной Камчатки // Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рожд. Н.М. Книповича (23-25 апреля 2002 г.). – Мурманск: ПИНРО, 2002. – С. 43-44.

5. Гурулева О.Н., Вишневская Т.И., Вялых (Кусиди) А.Э. Исследование химического состава бурой водоросли *Laminaria bongardiana* // Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рожд. Н.М. Книповича (23-25 апреля 2002 г.). – Мурманск: ПИНРО, 2002. – С. 89-91.

6. Кусиди А.Э. Размерно-возрастная структура популяции бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. острова Беринга (Командорские острова) // Материалы XI съезда Русского ботанического общества (18-22 августа 2003 г., Новосибирск-Барнаул). Т. 1. – Барнаул: АзБука, 2003. – С. 119-120.

7. Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Некоторые особенности развития бурой водоросли *Laminaria longipes* (Bory) у Северных Курильских островов // Тез. докл. II Междунар. науч. конф. «Биотехнология – охране окружающей среды». – М., 2004. – С. 40.

8. Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Линейный рост и накопление массы *Laminaria bongardiana* (P. et R.) в районах с разными условиями произрастания // Материалы II науч. сессии Камчатского отделения Всероссийского ботанического общества. – Петропавловск-Камчатский, 2004. – С. 56-67.

9. Королева Т.Н., Ключкова Н.Г., Кусиди А.Э. Накопление фитомассы и изменение толщины пластин у бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. в условиях разной экологии // Сб. научн. тр. «Систематическое и генетическое разнообразие гидробионтов камчатского шельфа». Т. 1. – Петропавловск-Камчатский, 2005. – С. 363-369.

10. Кусиди А.Э. Возрастная изменчивость у представителей рода *Laminaria* в Авачинском заливе // Материалы регион. науч.-практич. конф. "Экономические, социальные, правовые и экологические проблемы Охотского моря и пути их решения". – Петропавловск-Камчатский, 2006. – С. 51-55.

11. Рост и развитие некоторых видов рода *Laminaria* у юго-восточной Камчатки// Материалы VII науч. конф. "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей". – Петропавловск-Камчатский, 2006. – С. 276-279.