

УДК 582. 26/27

СТРАТЕГИЯ ВОЗРАСТНОГО И СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ *SACCHARINA DENTIGERA* (РНАЕОРНУТА, LAMINARIALES) У ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ

А. Э. Кусиди*, Н. Г. Ключкова



*Н. с., Камчатский филиал Тихоокеанского института географии (КФ ТИГ) ДВО РАН

683000 Петропавловск-Камчатский, Партизанская, 6

Тел., факс: (415-2) 42-22-61

E-mail: akusidi@mail.ru

Вед. н. с., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18

Тел., факс: (415-2) 41-27-01

E-mail: ninakl@mail.ru

SACCHARINA DENTIGERA, ФЕНОЛОГИЯ, ВОЗРАСТНОЕ РАЗВИТИЕ, ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА

Описаны экология, распространение и распределение в водах Восточной Камчатки *Saccharina dentigera*. Обсуждаются результаты изучения возрастных и сезонных изменений средних значений длины и массы их пластин и черешков в Авачинском заливе. Показано, что максимальных показателей средней длины и средней массы растения достигают на третьем году жизни. Для этого вида свойственно наличие одного хорошо выраженного пика роста и пика накопления массы, которые приходятся на август, а также сжатое во времени спороношение с одним позднеосенним пиком массового выхода зооспор.

GROWTH AND SEASONAL DEVELOPMENT STRATEGY OF *SACCHARINA DENTIGERA* (PHAEOPHYTA, LAMINARIALES) ON EAST KAMCHATKA

A. E. Kusidi*, N. G. Klochkova

*Scientist, Kamchatka Branch of Pacific Institute of Geography Far-Eastern Department RAS

683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, str. Partizanskaya, 6

Тел., факс: (415-2) 42-22-61

E-mail: akusidi@mail.ru

Leader scientist, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography

683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberejnaya, 18

Тел., fax: (415-2) 41-27-01

E-mail: ninakl@mail.ru

SACCHARINA DENTIGERA, PHENOLOGY, GROWTH DEVELOPMENT, EAST KAMCHATKA

Ecology, geographical and spatial distribution of *Saccharina dentigera* in the waters of East Kamchatka was analyzed. Results of studying the growth and seasonal dynamics of the average length and weight of *Saccharina dentigera* laminas and petioles in the Avacha Bay were discussed. It was demonstrated that the algae gained the maximal average length and weight for the third year of life. Mentioned species typically demonstrated single well-expressed peak of length and weight growth in August and spore formation concentrated in time with a single peak of mass emergence of zoospores in late autumn.

Ламинариевые водоросли являются ценным промысловым ресурсом, изучение которого представляет собой большой научный и практический интерес. У берегов Восточной Камчатки *Saccharina dentigera* распространена неравномерно и нигде не является абсолютным доминантом. Ее промысловые заросли имеются только у Командорских островов, там она поднимается к нижней границе литорали или даже выходит в ее нижний горизонт. У остальных участков побережья вид встречается гораздо реже, не образует самостоятельных скоплений. Судя по литературным данным, *S. dentigera* является одним из наиболее глубоководных видов ламинариевых водорослей и опускается до глубины 32 м (Гусарова, 1975).

Биология возрастного и сезонного развития *S. dentigera*, несмотря на всю значимость этих сведений для понимания внутривидовых и межвидовых конкурентных взаимоотношений ламинариевых, до последнего времени оставалась практически не изученной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Альгологические исследования проводились в акватории Авачинского залива в период 2004–2006 гг. Сбор сезонных количественных проб *S. dentigera* осуществляли с апреля по октябрь во все основные периоды онтогенеза, начиная от фазы активного линейного роста до спороношения и подготовки растений к зимнему покою. В обработанных

пробах количество растений разных возрастов составляло от 15 до 40 штук. Их собирали водолазы на глубинах 3–5 м, в зоне эколого-ценотического оптимума изучаемого вида.

В ходе обработки альгологического материала собранные пробы разбирали по возрастам и далее у каждого растения определяли размеры и массу пластины и черешка, состояние зрелости растений, степень рассеченности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение популяций *S. dentigera* у берегов Восточной Камчатки показывает, что этот вид может жить до семи лет. В Авачинском заливе растения старше четырехлетнего возраста встречаются редко. Внешний вид разновозрастных образцов вида из Авачинского залива приведен на рисунке 1.

Наши исследования показывают, что возрастная изменчивость *S. dentigera* различна в разные сезоны года. В период, когда растения находятся на стадии активного линейного роста, она наиболее показательна и удобна для исследований, поскольку разновозрастные растения в это время имеют наибольшие различия по размерно-массовым показателям. На рисунке 2 приведены данные изучения размерно-массовых показателей разновозрастных образцов, собранных в Авачинском заливе, в период активного линейного роста.

Анализ приведенных на рисунке данных показывает, что в период между первым и вторым годами вегетации средний прирост длины слоевища у представителей *S. dentigera* крайне незначитель-

ный и происходит, главным образом, за счет удлинения черешков, в среднем на 20%. Максимум средних показателей длины и массы разных морфоструктур слоевища имеют растения третьего года жизни. Таким образом, активное нарастание площади фотосинтетической поверхности у данного вида происходит в период между вторым и третьим годами жизни. За счет этого в этот же период также увеличивается масса пластин, в среднем на 60%. Аналогичные изменения претерпевают средняя длина и масса черешков.

Представленные на рисунке 2 данные показывают, что после третьего года жизни средний прирост длины и массы пластин и черешков становится отрицательным. Уменьшение средних значений всех показателей является, на наш взгляд, следствием двух причин. Первой из них является старение четырехлетних растений и ухудшение их физиологического состояния и фотосинтетической активности по сравнению с таковыми у трехлетних.

Вторая причина связана с тем, что в период между третьим и четвертым годами жизни, т. е. от апреля до апреля, значительное количество трехлетних растений по разным причинам погибает из-за воздействия на них волн, льда, фитофагов и других неблагоприятных факторов. Судя по нашим наблюдениям, элиминации активно подвергаются длинночерешковые растения (Кусиди, 2007).

Таким образом, у *S. dentigera* в Авачинском заливе отчетливо выделяются три фазы возрастного онтогенеза: роста, зрелости и старения. Общая стратегия развития *S. dentigera* сводится к

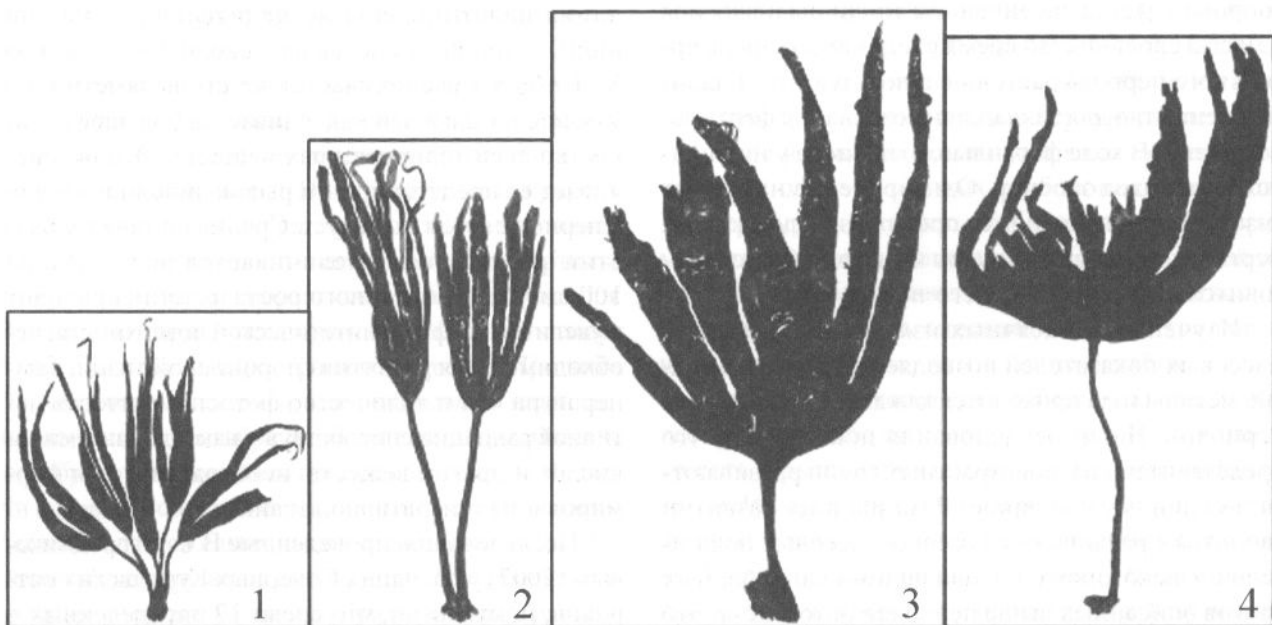


Рис. 1. Внешний вид *Saccharina dentigera* на первом (1), втором (2), третьем (3) и четвертом годах жизни

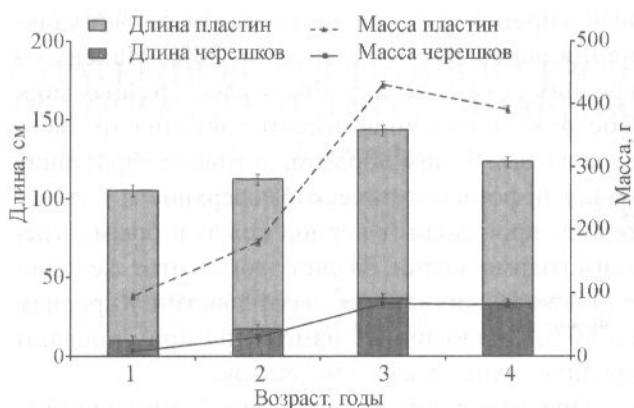


Рис. 2. Средние показатели длины и массы пластин и черешков у разновозрастных представителей *Saccharina dentigera* в период активного линейного роста

тому, что в период с первого по второй годы жизни ее морфофизиологические преобразования направлены, главным образом, на увеличение длины пластины и площади фотосинтетической поверхности. На третьем году жизни она имеет самые высокие темпы прироста длины и массы, а к четвертому году, когда растения стареют, темпы их прироста в среднем по популяции несколько снижаются.

В развитии *S. dentigera*, как и у других видов рода, выделяются 4 основных периода онтогенеза. Вначале, во время активного линейного роста, она достаточно быстро увеличивает площадь фотосинтетической поверхности. В течение следующего периода, созревания, ее линейный рост заметно замедляется, у растений к этому времени завершается формирование внутренних тканей. Это способствует активному накоплению и передвижению по пластине пластических веществ, что сопровождается увеличением толщины пластины и массы слоевищ. Во время следующего предфертильного периода растения используют накопленные вещества для закладки и созревания фертильной ткани. В ходе фертильного периода у них происходит выход зооспор. Одновременно на зрелых участках пластины может происходить дозакладка фертильной ткани. Начиная с конца октября, она готовится к периоду зимнего покоя.

Изучение помесечных изменений размерно-массовых показателей позволяет понять — на какие месяцы года приходится каждый из описанных периодов. Наши исследования показывают, что представители разновозрастных групп развиваются по единому сценарию. Разница в их развитии сводится к различиям размерно-массовых показателей и некоторому несовпадению календарных сроков описанных выше периодов онтогенеза. Это несовпадение связано с тем, что однолетние пред-

ставители завершают линейный рост, созревают и вступают в размножение почти на месяц позже, чем представители более старших возрастных групп.

Все разновозрастные растения *S. dentigera* имеют специфические морфологические особенности. В марте–апреле, когда представители этого вида начинают свое развитие после периода зимнего покоя, их пластины состоят из двух разнородных частей. Одна из них — начавшая рост тонкая светлая сеголетняя часть пластины, другая — кожистый, очень грубый, толстый, темно-бурый остаток прошлогодней пластины, имеющий вид «султана». Он венчает молодую пластину и отрывается, когда она начинает разрываться на лопасти. Граница между разновозрастными участками пластины у *L. dentigera* четко выражена.

Ниже, на рисунке 3, показано помесечное развитие *S. dentigera* на примере двухлетних растений, характеризующихся хорошими морфофизиологическими показателями.

На представленном рисунке, кроме сведений по изменению длины и массы у представителей изученной выборки, приведены соответствующие помесечные изменения таких экологических факторов, как длина дня, температура и волнение прибрежной водной массы, концентрация биогенов. Сведения по их изменению в Авачинском заливе взяты из данных Камчатского УКГМС и работы В.А. Березовской (1999). Расчеты помесечных изменений длины дня выполнены авторами.

В мае линейный рост молодого участка пластины *S. dentigera* сопровождается активным обтрепыванием и разрушением ее старой части. Поэтому, как видно из рисунка 3, в мае средняя длина пластины еще незначительна. С мая по июнь ее прирост составляет около 30%. К июлю *S. dentigera* увеличивается не столь заметно, но у ее представителей накапливается большое количество ассимилированных веществ. Это обеспечивает ее представителям рывок линейного роста в период с июля по август. Средняя длина их пластин за это время увеличивается более чем на 100 см. Рывок линейного роста пластин приводит к увеличению фотосинтетической поверхности, необходимой для развития спорозонной ткани. Температура вод и количество фотосинтетически активной радиации способствуют накоплению аминокислот и других веществ, необходимых для формирования генеративной ткани.

Исследования, проведенные В.С. Огородниковым (2007) у соседних Северных Курильских островов, показывают, что среди 17 определенных у *S. dentigera* аминокислот самое высокое содержа-

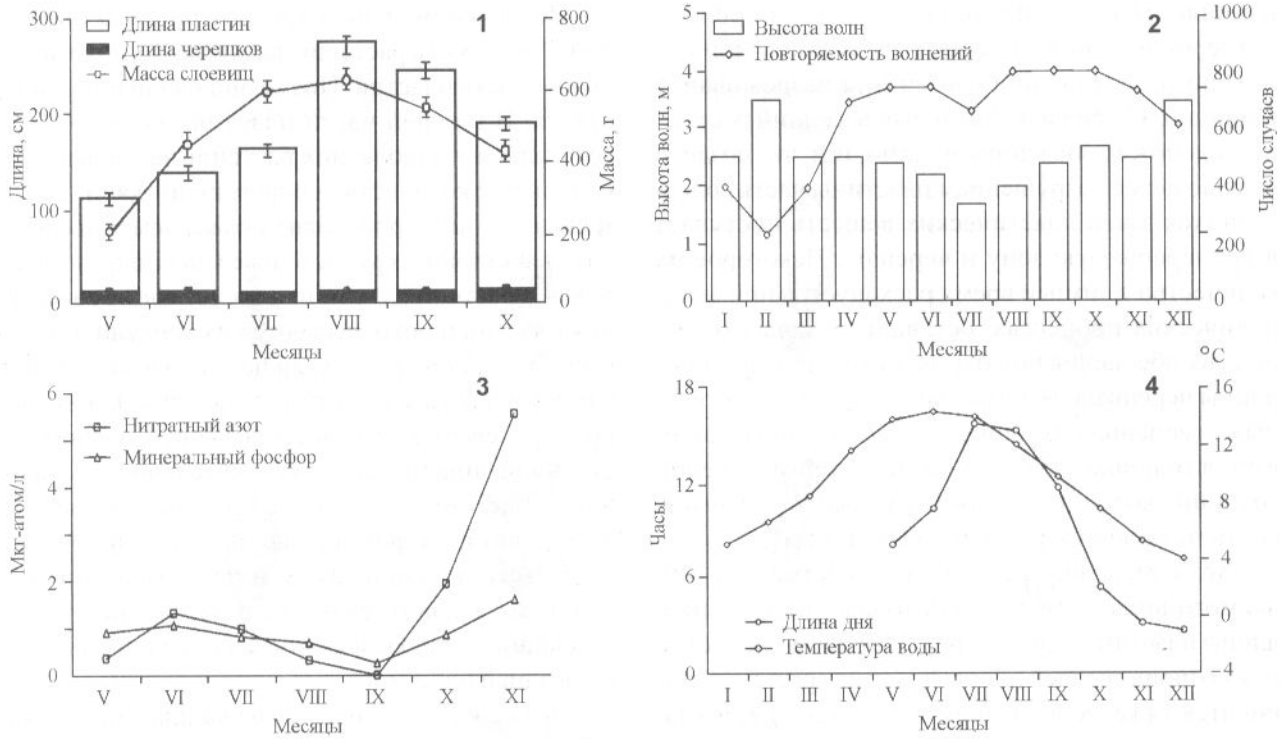


Рис. 3. Изменения размерно-массовых характеристик *Saccharina dentigera* (1) и факторов среды: высоты волн и повторяемости волнений (2), биогенов в поверхностном слое воды (3), длины дня и среднемесячной температуры (4)

ние в августе имеют аспарагиновая и глутаминовая, важнейшие при спорообразовании. К этому времени представители вида накапливают также достаточно много минеральных веществ и альгиновых кислот (34,0 и 39,1% на сухое вещество, соответственно). Это, безусловно, свидетельствует об их активной подготовке к спорообразованию, которое, как известно, происходит у них при достижении видоспецифической концентрации указанных выше веществ.

К сентябрю средняя длина пластинчатой части у *S. dentigera* уменьшается за счет того, что слабый базальный рост пластин не компенсирует обтрепывания их верхних частей. Но отрицательный прирост с августа по сентябрь еще мал и составляет лишь 11%. В это время продолжается закладка фертильной ткани. Сорусы спорангиев к середине сентября охватывают практически всю нижнюю часть пластины и активно распространяются кверху. При этом верхняя часть пластины, как показывают наши исследования, в сентябре остается еще стерильной. К октябрю отрицательный прирост пластинчатой части слоевища составляет уже почти треть. В это время наблюдается самая высокая повторяемость волнений и увеличивается высота волн. Также идет созревание спор, и в конце октября начинается рассеивание только первых их порций.

В ноябре–декабре нам не удалось собрать двухлетние образцы в количестве, достаточном для получения статистически достоверных данных. Однако изучение собранных в это время образцов *S. dentigera* показывает, что спороношение у этого вида в Авачинском заливе сильно зависит от хода температурных изменений и происходит либо с середины–конца октября, либо с начала ноября, и продолжается до периода зимнего покоя, что приводит к разрушению большей части пластины. Обтрепыванию пластин способствуют гидрологические изменения, и в первую очередь повышение в декабре амплитуды волн. *S. dentigera* является одним из самых глубоководных видов. Температура на глубине ее обитания в зимнее время не подвержена большим колебаниям. Зимой ее пластины продолжают активно разрушаться, и пластинчатая часть слоевища становится короче еще в 2–2,5 раза, чем в конце октября.

Черешки у этого вида особенно заметно прирастают в период со второго по третий год жизни, то есть в рассматриваемый нами вегетационный сезон. Их средняя длина с мая по октябрь, как это видно из рисунка 3, изменяется очень незначительно. Изучение этого вида показывает, что основной прирост длины черешков происходит в фазу активного весеннего роста. Позже их средняя длина

изменяется незначительно. Колебания средних размеров их длины в период с мая по октябрь — результат элиминации растений и разреживания природных зарослей. Активный весенний рост черешков можно объяснить, видимо, тем, что поздней осенью перед разрушением пластины часть содержащихся в ней пластических веществ поступает в причерешковую зону и черешок. Некоторое их количество в зимнее время расходуется при метаболических процессах, оставшиеся запасные вещества обеспечивают бурный весенний прирост длины черешков. В летнее время при незначительных изменениях их длины у них заметно увеличивается толщина. Это хорошо видно при сравнении толщины колец на поперечных срезах черешков, соответствующих разным годам жизни.

Ход изменения средней массы слоевища у изучаемого вида соответствует изменению средней длины пластины, однако при небольшом приросте с мая по июнь средней длины пластины растение становится тяжелее в среднем в 2,5 раза. С июня по август средняя масса двухлетних образцов *S. dentigera* плавно увеличивается почти в 1,5 раза. Это происходит за счет роста пластины в ширину и толщину. К сентябрю средняя масса слоевища незначительно снижается за счет разрушения верхней части пластины, и этот процесс еще более активно продолжается в октябре.

Таким образом, изучение сезонных изменений линейно-массовых характеристик *S. dentigera* в Авачинском заливе показывает, что ее двухлетние представители имеют один хорошо выраженный пик роста, который приходится на самое теплое время года. Период спороношения у данного вида достаточно сжатый и имеет один пик, который приходится на позднесеннее время.

Анализ полученных нами результатов изучения возрастной и сезонной изменчивости морфометрических показателей, общего габитуса растений позволяет понять особенности протекания процессов морфогенеза у *S. dentigera* в разные годы вегетации. Эти результаты показывают, что у изученного вида период спорогенеза растянутый, а период спороношения достаточно сжатый. Судя по нашим наблюдениям в природе, массовое прорастание спор и появление у этого вида ювенильных растений начинается осенью. В ювенильном состоянии или в виде проростков они уходят под зиму. Возможно, что часть появившихся поздней осенью гаметофитов зимует и дает новое спорофитное поколение только весной. Последующее развитие этих растений в схематическом виде показано на рисунке 4.

После «зимовки», к концу периода активного линейного роста растения, как правило, сохраняют целостность пластин. Позже они начинают разрываться. В нижней части пластин после периода созревания у однолетних растений закладывается небольшое количество спорогенной ткани. Ее созревание у них происходит позже, чем у представителей старших групп. Ближе к периоду зимнего покоя у растений увеличивается глубина рассечения пластин и обтрепываются их верхушки. В декабре у *S. dentigera* сохраняются только черешок и причерешковая часть пластины. Зимой она сильно загрубеваает. После весеннего пробуждения растений начинается активная деятельность базальной меристемы, и в течение всего периода активного роста идет формирование сеголетнего участка пластины. Он в самом начале очень тонкий, оливково-зеленого цвета, не разорван, несет ороговевший после высыпания зооспор остаток прошлогодней пластины.

Позже у сеголетнего участка пластины появляется глубокий центральный и менее глубокие дополнительные боковые разрывы. И он теряет ороговевший «султан». Этому способствует возрастающая к весне гидродинамическая активность. В период созревания у растений увеличивается их пластинчатая часть в ширину и толщину, и на ней образуется фертильная ткань. С возрастом коэффициент фертильности у растений увеличивается. Размножение у двухлетних растений начинается несколько раньше, чем у однолетних, и сопровождается сильным разрушением пластинчатой части слоевища.

Под зиму растение уходит с подростом и потолстевшим за вегетационный период черешком и небольшим причерешковым участком пластины. В последующие годы описанные процессы повторяются. При этом общие размеры слоевища от года к году увеличиваются, возрастают также толщина слоевища и коэффициент фертильности. У самых старых четырех- и пятилетних представителей вида сорусы спорангиев покрывают уже почти всю поверхность пластины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изучение биологии развития *S. dentigera* показало, что в районе проведения исследований она живет четыре–пять лет. Максимальных показателей средней длины и средней массы они достигают на третьем году жизни. Для фенологического развития вида характерно наличие одного хорошо выраженного пика роста и пика накопления массы, которые приходятся на август.

















Периоды развития растения			
активного роста	созревания	предфертильный период	зимнего покоя
			
			
			
			

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

К моменту спороношения у *S. dentigera* генеративная ткань развивается практически на 100% поверхности пластин. Для этого вида свойственно сжатое во времени спороношение с одним позднеосенним пиком массового выхода зооспор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березовская В.А. 1999. Авачинская губа. Гидрохимический режим, антропогенное воздействие. Петропавловск-Камчатский: КГАРФ, 156 с.

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

Кусиди А.Э. 2007. Биология развития некоторых видов рода *Laminaria* в прикамчатских водах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 24 с.

Огородников В.С. 2007. Водоросли-макрофиты Северных Курильских островов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 25 с.