

УДК 502.31:581.55

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ОБЩЕГО ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА У *LAMINARIA* SP. (AVB_1) (LAMINARIALES, PHAEOPHYTA), ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В ЗАГРЯЗНЕННЫХ РАЙОНАХ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ (ЮГО-ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

А.А. Конева, Н.Г. Клочкова



Аспирант, проректор по научной работе, Камчатский государственный технический университет
683003 Петропавловск-Камчатский, Ключевская, 35
Тел., факс: (4152) 300-929, 420-501
E-mail: koneplushka@mail.ru, ninakl@mail.ru

*LAMINARIA, ФЕНОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ, АЛЬГИНОВЫЕ КИСЛОТЫ, МАННИТ, ЙОД, МИНЕРАЛЬНЫЕ
И ОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА, КАМЧАТКА, АВАЧИНСКАЯ ГУБА, ЗАГРЯЗНЕНИЕ*

Приводятся результаты изучения помесечных изменений содержания общего количества воды, сухих, органических и минеральных веществ, альгиновых кислот, йода и маннита у бурой водоросли *Laminaria* sp. (AvB_1). Материал для исследования собирали в 2011 г. с апреля по октябрь включительно во внутренней части Авачинской губы, в месте, характеризующемся сильным антропогенным загрязнением. Обнаружено, что в 2011 г. имело место нарушение правильной смены фаз развития, выразившееся в повторном прохождении стадии линейного роста в течение летнего периода и смещении сроков размножения на более позднее время. Отклонение от обычного сценария развития вида связано с аномально высокой летней температурой воды, обусловившей приостановку его созревания и разрушение у растений значительной части пластины. Исследования, проведенные в 2012 г., показали, что дополнительное стрессовое воздействие на *Laminaria* sp. (AvB_1) привело к снижению уровня его воспроизводства в 2011 г. и исчезновению в 2011 г. из состава макрофитобентоса района проведения исследований.

SEASONAL CHEMICAL COMPOSITION DYNAMICS OF *LAMINARIA* SP. (AVB_1) (LAMINARIALES, PHAEOPHYTA) GROWING IN POLLUTED AREAS OF THE AVACHA BAY (SOUTHEASTERN KAMCHATKA)

А.А. Koneva, N.G. Klochkova

Graduate student, vice-rector for academic affairs, Kamchatka State Technical University
683003 Petropavlovsk-Kamchatsky, Klyuchevskaya, 35
Tel., fax: (4152) 300-929, 420-501
E-mail: koneplushka@mail.ru, ninakl@mail.ru

*LAMINARIA, PHENOLOGICAL DEVELOPMENT, ALGINIC ACID, MANNITOL, IODINE, MINERAL AND ORGANIC
SUBSTANCES, KAMCHATKA, AVACHA BAY, POLLUTION*

Some results of studies of monthly changes in the total water content, dry, organic, and mineral substances, alginic acids, iodine and mannitol of the brown alga, *Laminaria* sp. (AvB_1) are given in this paper. The material for the studies was being collected from April to October of 2011 in the inner waters of the Avacha Bay which is characterized by a high level of anthropogenous pollution. It is revealed that in 2011 the disturbance of the regular succession of developmental phases of *Laminaria* sp. (AvB_1) occurred, resulted in its repeated undergoing stage of linear growth during summer period and significant delay of reproduction timing. Deviation from the usual process of the species development was connected with the abnormally high seawater temperature in summer period that inhibited the plant's maturation and induced decay of the considerable part of plant's blades (lamina). The 2012 research work showed that additional stress affected *Laminaria* sp. (AvB_1) provoked lowering of its reproduction and as a consequence in 2011 the species disappeared from the macrophytobenthos composition of the observation area.

Ламинариевые водоросли (порядок Laminariales) являются важнейшим компонентом прибрежных экосистем Северного полушария (Петров, 1975; Zambounis et al., 2012). Они активно используются как ценное пищевое и техническое сырье в альгохимической промышленности для получения ряда уникальных веществ (Clare, 1993). Из многих соединений, встречающихся у ламинариевых, особое практическое значение имеют микроэлементы,

особенно йод, и уникальные по своему строению полисахариды (Хотимченко, 2003; Warrand, 2006), накапливающиеся у них в достаточно больших количествах (Кизеветтер и др., 1981; Шевченко и др., 2007).

Выбор направлений использования водорослей и времени их сбора определяется видоспецифическими особенностями химического состава, физиологическим состоянием, динамикой накопле-

ния извлекаемых в процессе переработки веществ (Суховеева, Подкорытова, 2006; Коровкина и др., 2007). Физиологическое состояние растений, в свою очередь, зависит от фазы их фенологического развития и влияния внешней среды. Изучение химического состава ламинариевых интересно не только с практической точки зрения. В морской экологии не менее важным направлением исследования является изучение механизмов адаптации ламинариевых к стрессовому воздействию природных и антропогенных факторов, поскольку устойчивость их сообществ является гарантией сохранения высокой продуктивности и биоразнообразия прибрежных экосистем (Возжинская, Камнев, 1994).

В разных морях России воздействие среды обитания на развитие массовых представителей порядка *Laminariales* изучалось на примере *Laminaria (Saccharina) japonica* (Аминина, 1995; Крупнова, 2002; Камнев и др., 2000), *L. (S.) bongardiana* (Саушкина, 2005; Королева, 2010), *L. (S.) Saccharina* (Макаров, Шошина, 1996), *L. longicruris* (Yarish C. et al., 1990) и других представителей. В настоящей работе приводятся результаты изучения помесичной динамики химического состава у вида, который в альгофлоре Камчатки ранее фигурировал под названиями *Laminaria saccharina* (Linnaeus) Lamouroux (Зинова, 1933, 1954), *Laminaria rjguanovae* A. Zinova и *Saccharina gurjanovae* (A. Zinova) Selivanova, Zhigadlova, Hansen. Его иллюстрация приводится в работе Н.Г. Клочковой (1996, рис. 68), Н.Г. Клочковой и В.А. Березовской (1997, рис. 2.27). Перечень публикаций, содержащих информацию о распространении упомянутых выше видов у Восточной Камчатки, содержится в работе Н.Г. Клочковой (Klochkova, 1998).

Неправомерность отнесения изученной нами ламинарии к упомянутым выше видам и использование названия *Laminaria* sp. (AvB_1) обусловлены рядом причин. Она не принадлежит к *L. saccharina*. Это показала ревизия дальневосточных ламинарий, проведенная Ю.Е. Петровым (1972). В указанной работе все ранее относимые к ней растения он определил как *L. gurjanovae*, которая незадолго до этого была описана А.Д. Зиновой (1964, 1969) для альгофлоры Охотского моря и Сахалина. При этом он разделил его на две формы: *f. typica* и *f. lanciformis*.

При повторной ревизии ламинариевых Охотского моря (Boo et al., 1999; Белый, 2011; Klochkova et al., 2010, 2012; и др.) было обнаружено, что описанная в работе А.Д. Зиновой (1969) сезонная морфологическая изменчивость *L. gurjanovae* f.

typica, положенная Ю.Е. Петровым (1972) в основу расширения объема этого вида, на самом деле ему не свойственна, и что не перекрывающиеся анатомо-морфологические и экологические признаки, присущие выделенным формам, достаточны для отнесения их к двум самостоятельным видам. Однако использовать название формы *lanciformis* в качестве названия вида (*L. lanciformis*) нельзя, потому что ее первоописание (Петров, 1972) не сопровождается иллюстрацией. Это нарушает статью 42 Международного кодекса ботанической номенклатуры (Art. 42, McNeill et al., 2006) и делает описанную Ю.Е. Петровым форму *lanciformis* невалидной, т. е. *nomen invalidum* (Klochkova et al., 2010). Описание представителей изученных нами растений в качестве нового для науки вида с другим видовым названием считаем преждевременным без проведения сравнительного молекулярно-генетического изучения всех северо-тихоокеанских видов ламинарий, близких в морфологическом отношении к *Laminaria* sp. (AvB_1).

Родовой статус изученных нами образцов также является весьма спорным. Не так давно род *Laminaria* на основании комплексного молекулярного анализа, включавшего результаты секвенирования участков ITS (internal transcribed spacer), large NADH dehydrogenase subunit 6 (nad6) в геномах представителей различных subunit (LSU) rDNA, RUBISCO operon и ламинариевых, был разделен канадскими альгологами на роды *Laminaria* и *Saccharina* (Lane et al., 2006). Материалы по ламинариям из российских вод Дальнего Востока при этом не изучались.

После выхода вышеуказанной работы О.Н. Селиванова с соавторами (2007), на основании молекулярно-генетического анализа камчатских образцов, соответствующих в морфологическом отношении нашим растениям, отнесла вид *L. gurjanovae* с обеими ее формами к роду *Saccharina*. Однако предложенные в этой работе номенклатурные комбинации являются не валидными. Во-первых, анализировались образцы, далекие в морфологическом отношении от типовой формы вида, к тому же собранные вне ее ареала. Уже одно это не дает оснований для перевода *L. gurjanovae* f. *typica* в род *Saccharina*. К этому следует добавить, что нуклеотидные последовательности участков генов, использованных О.Н. Селивановой с соавторами (2007) для построения молекулярно-филогенетического древа, до сих пор не зарегистрированы в международном генном банке (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>,

GenBank) и, следовательно, основы для научного признания предложенной ими номенклатурной комбинации не существует.

Исходя из всего вышесказанного, мы относим изученные нами образцы к роду *Laminaria* и, следуя общепринятой практике работы с таксономически неопределенными видами, называем этот вид *Laminaria* sp. (AvB_1), т. е. ламинария из Авачинской губы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованный в работе материал был собран в 2011 г. в Авачинской губе, являющейся одной из самых загрязненных на камчатском шельфе. В течение многих лет в нее поступают хозяйственно-бытовые и промышленные стоки г. Петропавловск-Камчатского, льяльные воды базирующихся здесь судов, доков, плавучих мастерских и т. д. Основными ее загрязнителями являются нефтепродукты, фенолы, детергенты, тяжелые металлы, биогенная органика (Клочкова, Березовская, 2001; Касперович, 2011). Из-за высокого антропогенного загрязнения, особенно во внутренней части Авачинской губы, многие виды ламинариевых водорослей, в том числе и *Laminaria* sp. (AvB_1), сократили свое присутствие, а некоторые полностью исчезли.

Об особенностях сезонного развития изучаемого вида в условиях загрязнения судили на основании изменений его размерно-весовых характеристик и помесечной динамики накопления органических и минеральных веществ и их отдельных компонентов (альгиновых кислот, маннита, йода), играющих важнейшую роль в жизни растений.

Регулярный сбор материалов для исследования производили недалеко от выпуска крупнейшего городского канализационного коллектора, рас-

положенного у сопки Никольская (рис. 1). Это место соседствует с судоремонтным заводом и торговым портом, поэтому наряду с хозяйственно-бытовым здесь достаточно высокое нефтяное и металлическое загрязнение.

Погодные условия в год проведения исследований были очень необычными для камчатского климата. Подробные данные по изменению температуры воздуха и облачности летом 2011 г. приведены в нашей статье, посвященной анализу результатов изучения сезонной динамики химического состава *Saccharina bongardiana* (Конева, Клочкова, 2013). В данной работе мы лишь отметим, что с конца июля до середины августа и затем в начале сентября температура воздуха была на 3–5 °С выше среднегодовой. Более высоким, чем обычно, в это же время был (суммарный) уровень солнечной радиации.

Образцы *Laminaria* sp. (AvB_1) собирали ежемесячно с апреля по октябрь включительно в сублиторальной кайме во время сизигийных отливов. Для лабораторных исследований отбирали только растения второго года жизни, поскольку после периода зимнего покоя у них достаточно синхронно, в отличие от первогодних растений, протекают фенологическое развитие и физиолого-биохимические процессы. При формировании общей пробы для химического анализа использовали от 5 до 7 растений, имеющих наиболее типичную морфологию (рис. 2).

Собранные образцы промывали морской водой от наилка и слегка просушивали фильтровальной бумагой. Как видно из рисунка 2, пластина данного вида имеет утолщенную, булированную центральную часть и более тонкие волнистые края. Эти части пластины выполняют разную функциональную роль. Первая является местом фор-



А



Б

Рис. 1. Район исследования: а — место сбора проб во внутренней части Авачинской губы; б — городской пляж у сопки Никольской в месте сбора материала во время сизигийного отлива

мирования соросов спорангиев, вторая всегда стерильна. В связи с этим из пластин составляли две пробы: из срединной полосы и из краевых частей. Каждую пробу взвешивали для определения сырого веса. Содержание в них сухих веществ определяли после высушивания в сушильном шкафу при температуре 100–105 °С до постоянного веса. Количество воды в пробах устанавливали как разницу между ее сырым и сухим весом.

Далее из сухой пробы брали навески для определения, в соответствии с ГОСТ 26185–84, содержания в ней альгиновых кислот и маннита. Путем сжигания в муфельной печи третьей навески из той же сухой пробы определяли содержание минеральных веществ, а в полученной золе, согласно того же ГОСТ, определяли относительное содержание йода. Количество органических веществ у водорослей устанавливали как разницу между весом сухой пробы и весом зола. Ниже обсуждаются результаты, полученные в ходе проведенного исследования.



Рис. 2. Внешний вид двухлетней *Laminaria* sp. (AvB_1), собранной в апреле в месте постоянного отбора проб

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вода у ламинариевых, как и у других живых организмов, является основным компонентом клеток. На ее долю приходится от 60 до 96% и более, что зависит, прежде всего, от видовой принадлежности, внутреннего строения и места произрастания растений (Королева, 2010). Остальную долю сырой массы водорослей составляет, как известно, сухое вещество. Соотношение воды и сухих веществ является важнейшей физиологической характеристикой. Низкое содержание сухих веществ у ламинариевых наблюдается особенно в период активного линейного роста, приводящего к увеличению размеров слоевища, а наиболее высокое — в период их полной зрелости (Королева, 2004).

Весной у растений, как известно, происходит активный цитокинез. Молодые клетки при этом имеют тонкие оболочки, достаточно жидкую протоплазму. Мелкоклеточная медуллярная ткань, свойственная ламинариевым водорослям, в этот период слабо развита и занимает гораздо меньший объем, чем крупноклеточная подкорка. Неудивительно, что пластины ламинарии в это время характеризуются высокой обводненностью. С другой стороны, по высокому содержанию воды и специфическим особенностям строения клеток и тканей можно говорить об активности цитокинетических и ростовых процессов.

Приведенные ниже результаты изучения месячной динамики содержания воды в пластинах *Laminaria* sp. (AvB_1) (рис. 3) показывают, что у изученного вида в течение всего периода исследований оно менялось от 80 до 94%, наибольшие колебания обводненности наблюдались в краевой части пластины, особенно в апреле. В это время у растений, судя по нашим наблюдениям, активно увеличивалась площадь фотосинтетической поверхности, и имел место их опережающий рост в ширину.

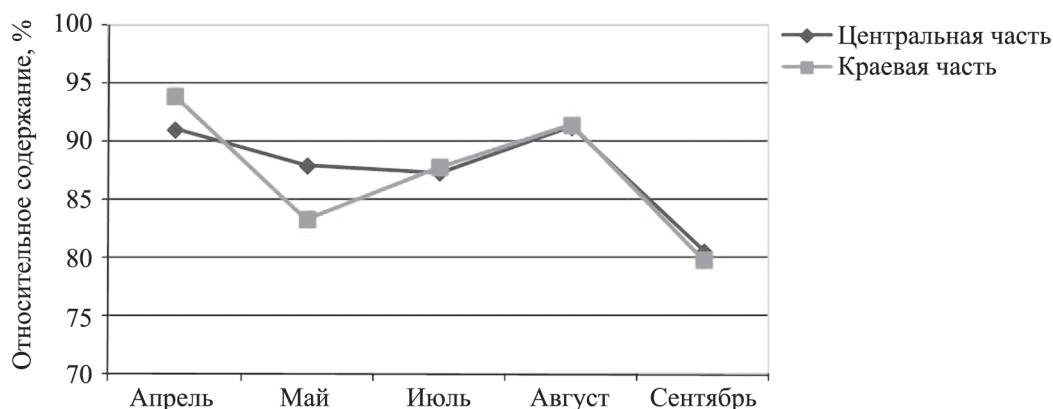


Рис. 3. Помесячные изменения содержания воды в разных частях пластин *Laminaria* sp. (AvB_1)

В мае, как это видно из рисунка 3, разные части пластины имели самое высокое различие в содержании воды, и в целом, по сравнению с апрелем, оно уменьшилось. К этому времени растения прекратили активный рост и вступили в созревание, т. е. стали активно накапливать ассимилированные вещества для формирования репродуктивных органов. Отметим, что в чистых водах Авачинского залива у других камчатских видов ламинарий, например у *Saccharina bongardiana* и *S. dentigera*, созревание пластин начинается позже, в июне, и сопровождается также снижением содержания воды и увеличением количества сухих веществ (Королева, 2004; Клочкова, Кусиди, 2008).

После завершения фазы созревания, синтезировав достаточное для закладки органов размножения количество необходимых органических веществ, растения вступают в предфертильную фазу, продолжающуюся от закладки до созревания зооспорангиев и сопровождающуюся уменьшением обводненности. Однако наши растения в июле и, особенно, в августе развивались по иному сценарию. Вместо стабилизации или, как того следовало ожидать, повышения содержания в пластине сухих веществ, их количество вновь уменьшилось (рис. 3). В августе содержание воды стало почти сопоставимым с таковым в апреле. Произошло это потому, что аномальные летние погодные условия оказали на растения стрессовое воздействие и вызвали сильное, до 35–40%, разрушение пластин. После этого они вновь вступили в фазу активного линейного роста и, следовательно, стали более обводненными.

В сентябре содержание воды в пластине *Laminaria* sp. (AvB_1) заметно сократилось, поскольку к этому времени у них вновь накопились ассимилированные вещества, необходимые для закладки фертильной ткани. Однако ее формирование в 2011 г. началось гораздо позже, чем обычно, и хорошо различимые сорусы спорангиев появились у растений на 1,5–2 месяца позже, чем обычно: только в самом конце октября.

О значительных нарушениях фенологического развития *Laminaria* sp. (AvB_1) растений можно судить по ежемесячным изменениям соотношений сухих веществ и воды в разных частях пластины (табл. 1).

Из приведенной таблицы видно, что обводненность в центральной части пластин в апреле и августе была почти одинаковой, а в краевой части в августе она была почти на 30% меньше, чем в апреле. Объясняется это тем, что в период повторного линейного роста наблюдался опережающий

рост пластин в длину. Таблица 1 также показывает, что содержание воды в пластинах с мая по июль снижалось плавно. После повторного линейного роста, происходившего с августа по сентябрь, оно было очень резким, что, вероятно, было вызвано необходимостью ускоренного формирования органов размножения.

Минеральные вещества у водорослей-макрофитов присутствуют в клетках и межклеточной среде в виде ионов, нерастворимых солей и частично в виде металлоорганических соединений. В их состав входят все микроэлементы, необходимые растительному организму (Барашков, 1972). Содержание минеральных веществ у водорослей зависит от времени года. У *Saccharina (Laminaria) japonica*, например, их максимальное накопление наблюдается весной и достигает 30% и более от общего состава сухих веществ. А минимальное приходится на август–сентябрь и составляет менее 20% (Аминина, Подкорытова, 1992).

Результаты изучения помесечных изменений относительного содержания минеральных веществ у изученного нами вида показаны на рисунке 4.

Из приведенного рисунка видно, что весной активный рост краевой части пластины сопровождается увеличением содержания в ней минеральных веществ. В апреле оно здесь на 3,2% ниже, чем в центральной части. В мае оно становится одинаковым, а далее, вплоть до сентября, минеральных веществ в краевой части пластины всегда больше, чем в центральной.

В сентябре, в период активного созревания тканей и подготовки растений к закладке сорусов спорангиев, размеры клеток уменьшаются, а их оболочки становятся толще. Парциальный объем их пластидома также уменьшается при слабом изменении количества хлоропластов. Именно это, по мнению А.Н. Камнева (1999), приводит к увеличению содержания минеральных веществ, особенно в краевой зоне пластины. В целом же, исходя из данных изучения обводненности и содержания в сухом веществе минеральной составляющей, можно говорить о том, что после повторного активного летнего линейного роста развитие растений происходит иначе, нежели весной.

Таблица 1. Помесечные изменения соотношений сухих веществ и воды в разных частях пластины *Laminaria* sp. (AvB_1)

Показатель	Часть пластины	Апрель	Май	Июль	Август	Сентябрь
Сухие вещества/ вода	Центральная	1:10,2	1:7,3	1:6,9	1:10,5	1:4,2
	Краевая	1:15,6	1:5,0	1:7,3	1:10,7	1:4,0

О помесечных изменениях состава сухих веществ у *Laminaria* sp. (AvB_1) наглядно свидетельствуют данные, приведенные в таблице 2. Они показывают, что с апреля по июль соотношение минеральных и органических веществ в центральной части пластины увеличивается, а к сентябрю падает. Интересно отметить, что при общем уменьшении содержания сухих веществ в июле и в августе (рис. 2) растения во время летнего разрушения теряют минеральных веществ больше, чем органических, особенно в центральной части пластины — месте формирования соросов спорангиев.

Из той же таблицы 2 видно, что весной содержание органических веществ в краевой части пластины превышает таковое в центральной. Повышенное содержание органики здесь связано с ускоренным синтезом на ранних этапах формирования слоевища (Камнев и др., 2000), особенно в условиях севера, где в весеннее время достаточно быстро повышается температура воды. Летом картина меняется. Несколько более богатой органическими веществами становится центральная часть пластины. В сентябре при общем резком повышении содержания в ней сухих веществ в их составе резко увеличивается минеральная составляющая.

Органические вещества в тканях водорослей представлены комплексом сложных углеводов, азотсодержащих веществ, включающих белки, липиды, витамины и др. У ламинариевых основную их массу составляют полисахариды, главным образом альгиновые кислоты и их соли. Помесеч-

Таблица 2. Помесечные изменения соотношений минеральных и органических веществ в разных частях пластины *Laminaria* sp. (AvB_1)

Показатель	Часть пластины	Апрель	Май	Июль	Август	Сентябрь
Соотношение минеральных и органических веществ	Центральная	1:4,7	1:5,0	1:6,2	1:5,5	1:3
	Краевая	1:5,9	1:5,1	1:4,9	1:5,1	1:2,6

ные изменения их относительного содержания в сухом веществе показаны в таблице 3.

Альгинаты в тканях растущих водорослей представлены, главным образом, калиевыми, натриевыми и кальциевыми солями, входящими в состав клеточных стенок. Они содержатся также в межклеточном пространстве и слизистых каналах, пронизывающих подкоровую ткань пластин. Литературные данные свидетельствуют о том, что содержание органических веществ у бурых водорослей в норме увеличивается от весны к осени (Барашков, 1972; Подкорытова, Суховеева, 2006; Репина и др., 2004). Однако у изученного вида, как это показано в таблице 3, в 2011 г. наблюдалась иная тенденция: с апреля по август содержание альгинатов последовательно увеличивалось, а в сентябре оно на 26,9% стало меньше, чем в августе. Это, как и другие аномалии в сезонной динамике химического состава у *Laminaria* sp. (AvB_1), является следствием нарушения ее фенологического развития после пережитого стресса.

При сравнении содержания альгинатов в разных частях пластины видно, что в краевой части с мая по июль оно было большим, а в августе таким же, как в ее центральной части. А.Н. Камнев (2000), изучавший беломорские ламинариевые, считает, что накопление альгиновых соединений в краевых частях пластины увеличивает эластичность и улучшает ее сопротивление гидродинамической нагрузке.

Говоря об альгинатах в целом, следует отметить очень высокий, не свойственный для камчат-

Таблица 3. Относительное (%) содержание альгиновых кислот в краевой и центральной частях пластины *Laminaria* sp. (AvB_1) в разные месяцы

Часть пластины	Апрель	Май	Июль	Август	Сентябрь
Центральная	17,1	43,9	43,5	45,0	32,89
Краевая	21,5	48,3	45,0	45,0	32,50

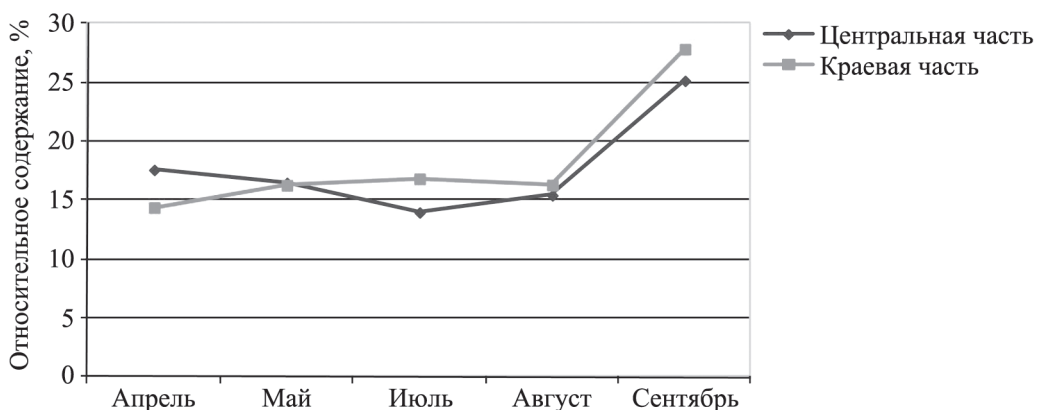


Рис. 4. Изменения содержания минеральных веществ в разных частях пластины *Laminaria* sp. (AvB_1)

ских ламинариевых уровень их накопления в летний период. Так, А.И. Усов с соавторами (2001), изучив ламинариевые, собранные в гортле Авачинской губы в июле, показали, что альгинаты у них составляют только от 26,8 до 28,7% от общего содержания сухих веществ, что намного меньше, чем в этот же период у изученного нами вида. Повышенное накопление у него альгинатов мы связываем, с одной стороны, с высокой концентрацией в месте сбора материала растворенной антропогенной органики и способностью ламинариевых усваивать высокомолекулярные соединения из окружающей среды, а с другой — с необходимостью защиты клеток растений от токсических поллютантов.

Присутствие в водах Авачинской губы нефтепродуктов, фенольных соединений и СПАВ отрицательно влияет на газообмен и фотосинтетическую активность водорослей. Содержание в морской воде данных веществ замедляет скорость фотосинтеза, нарушает клеточный рост ламинариевых, приводит к неравномерному разрастанию пластин, их сморщенности, искривленности и др. (Клочкова, Березовская, 2001).

О том, что в условиях загрязнения у изученного вида ингибируется функция фотосинтеза, но зато хорошо используется способность к органотрофному питанию (поглощению крупно-молекулярных органических соединений), можно судить не только по высокому уровню накопления альгинатов, но и по очень низкому содержанию маннита (табл. 4), который, как известно, является первичным продуктом фотосинтеза. В работе А.И. Усова, Н.Г. Клочковой (1994) показано, что в летнее время в чистых местах содержание маннита в камчатских ламинариевых составляет 13,1–22,3%, это почти на порядок выше, чем у изученных нами образцов *Laminaria* sp. (AvB_1).

В той же таблице 4 также приведены данные по накоплению йода в летне-осенний период. Йод присутствует в водорослях в форме йодидов и йод-органических соединений, ферментов, гормоноподобных и других веществ, выполняющих жизненно необходимые для растительных организмов функции дыхания, синтеза органических

Таблица 4. Относительное (%) содержание йода и маннита в пластинчатой части слоевища *Laminaria* sp. (AvB_1)

Месяц сбора	Содержание	
	йода	маннита
Июль	0,048	0,33
Август	0,04	2,43
Сентябрь	0,286	2,13

веществ, воспроизводства и др. (Клочкова, Березовская, 2001).

Сведения по накоплению у камчатских ламинариевых йода содержатся в работах Н.Г. Клочковой, Е.И. Орловой (1991), Е.И. Кальченко и др. (2008). В первой указанной работе показано, что максимальное содержание йода у *Laminaria (Saccarina) bongardiana*, собранной в Авачинской губе, приходится на сентябрь и составляет 0,24%. В чистых водах Авачинского залива накопление йода (Кальченко и др., 2008) имеет ту же сезонную динамику, но при этом содержание йода у той же *L. (S.) bongardiana* в сентябре не превышает 0,10%. Разница между приведенными для этого вида показаниями, скорее всего, определяется различием в экологическом состоянии мест произрастания изученных растений. Этим же объясняется наиболее высокое содержание в сентябре йода у образцов *Laminaria* sp. (AvB_1), следовательно, отражает общие закономерности его сезонной динамики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что аномальное повышение летних температур оказывает очень неблагоприятное воздействие на ламинариевые водоросли: нарушает фенологическое развитие и биохимические процессы, ухудшает физиологическое состояние и снижает уровень воспроизводства. Стрессовое воздействие среды летом 2011 г. вызвало у *Laminaria* sp. (AvB_1) запоздалое спороношение. Судя по тому, что в 2012 г. в месте ее регулярного сбора в 2011 г. этот вид уже не встречался, можно предполагать, что он не дал жизнеспособных зооспор или жизнеспособных спорофитов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аминина Н.М. 1995. Особенности метаболизма ламинарии японской культивируемой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Аминина Н.М., Подкорытова А.В. 1992. Сезонная динамика химического состава *Laminaria japonica*, культивируемой у берегов Приморья // Растительные ресурсы. Т. 28. Вып. 3. С. 137–140.
- Барашиков Г.К. 1972. Сравнительная биохимия водорослей. М.: Пищ. пром-сть. 355 с.
- Белый М.Н. 2011. Видовой состав, особенности распределения водорослей-макрофитов в северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата в районах размножения сельди: Дис. ... канд. биол. наук. Магадан. 174 с.

- Возжинская В.Б., Камнев А.Н. 1994. Эколого-биологические основы культивирования и использование морских водорослей. М.: Наука. 202 с.
- ГОСТ 26185-84. 1985. Водоросли морские, травы морские и продукты их переработки. Методы анализа. Введ. 01.01.1985. М.: Госстандарт. С. 34.
- Зинова Е.С. 1933. Водоросли Камчатки // Исслед. морей СССР. Вып. 17. С. 7–42.
- Зинова Е.С. 1954. Водоросли Охотского моря // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. II. Вып. 9. С. 259–307.
- Зинова А.Д. 1964. Новый вид *Laminaria* у берегов Сахалина // Новости сист. низш. раст. С. 125–126.
- Зинова А.Д. 1969. Дополнение к статье о новом виде ламинарии с острова Сахалин // Новости сист. низш. раст. Т. 6. С. 65–68.
- Кальченко Е.И., Аминина Н.М., Гурулева О.Н., Вишневецкая Т.И., Юрьева М.И. 2008. Химический состав *Laminaria bongardiana* из Авачинского залива // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбохоз. центра. Т. 155. С. 347–354.
- Камнев А.Н. 1999. Возрастная морфофизиология бурых водорослей (на примере представителей порядков фукусовых и ламинариевых): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва. 74 с.
- Камнев А.Н., Савельев И.Б., Билан М.И., Усов А.И. 2000. Особенности возрастных изменений структурных и функционально-биохимических характеристик пластины бурой водоросли *Laminaria japonica* Agesch // Вестник Московского ун-та. Сер. 16. Биология. № 2. С. 29–36.
- Касперович Е.В. 2011. Техногенное влияние морских транспортных средств на состояние экосистем прикамчатских вод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 25 с.
- Кизеветтер И.В., Суховеева М.С., Шмелькова А.Л. 1981. Промысловые морские водоросли и травы дальневосточных морей. М.: Лег. и пищ. пром-сть. 110 с.
- Клочкова Н.Г. 1996. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток: Дальнаука. 288 с.
- Клочкова Н.Г., Березовская В.А. 1997. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. Владивосток: Дальнаука. 143 с.
- Клочкова Н.Г., Березовская В.А. 2001. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. Владивосток: Дальнаука. 208 с.
- Клочкова Н.Г., Кусиди А.Э. 2008. О некоторых промысловых видах ламинарий Камчатского шельфа // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 2 (35). С. 677–696.
- Клочкова Н.Г., Орлова И.Е. 1991. Использование растительных ресурсов Камчатского шельфа и их охрана // Проблемы и пути сохранения экосистем севера Тихоокеанского региона (Елизово, 3–8 июня 1991 г.): Тез. докл. междунар. раб. совещ. Петропавловск-Камчатский: Камшат. С. 88–90.
- Конева А.А., Клочкова Н.Г. 2013. Сезонная динамика общего химического состава у *Saccharina bongardiana* (Laminariales, Phaeophyta), произрастающей в Авачинской губе (Юго-Восточная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 30. С. 82–88.
- Коровкина Н.В., Богданович Н.И., Кутакова Н.А. 2007. Исследование состава бурых водорослей Белого моря с целью дальнейшей переработки // Химия растительного сырья. № 1. С. 59–64.
- Королева Т.Н. 2004. Развитие бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R. в прикамчатских водах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 28 с.
- Королева Т.Н. 2010. Развитие бурой водоросли *Saccharina bongardiana* и адаптация к антропогенному загрязнению. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 122 с.
- Крупнова Т.Н. 2002. Особенности развития споронной ткани у ламинарии японской под воздействием изменяющихся условий среды // Изв. Тихоокеан. НИИ рыбохоз. центра. Т. 135. С. 474–482.
- Макаров В.Н., Шошина Е.В. 1996. Динамика и стратегия сезонного роста *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. в Баренцевом море // Биол. моря. Т. 22. № 4. С. 238–248.
- Петров Ю.Е. 1972. Систематика некоторых дальневосточных видов рода *Laminaria* Lamour // Новости сист. низш. раст. Т. 9. С. 47–58.
- Петров Ю.Е. 1975. Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. 53 с.
- Репина О.И., Муравьева Е.А., Подкорытова А.В. 2004. Динамика химического состава промысловых бурых водорослей Белого моря // Труды ВНИРО. Т. 143. С. 93–99.
- Саушкина Л.Н. 2005. Особенности морфологии бурой водоросли *Laminaria bongardiana* P. et R., связанные с ростом, размножением и условиями обитания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 25 с.
- Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г., Хэнсен Г.И. 2007. Пересмотр систематики водорослей порядка Laminariales (Phaeophyceae) из дальневосточных морей России на основании молекулярно-генетических данных // Биол. моря. Т. 35, № 5. С. 329–340.
- Суховеева М.В., Подкорытова А.В. 2006. Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технологиче-

- ская переработка. Владивосток: ТИНРО-Центр. 243 с.
- Усов А.И., Клочкова Н.Г. 1994. Бурые водоросли Камчатки как источник маннита // Биоорг. химия. Т. 20, № 11. С. 1236–1241.
- Усов А.И., Клочкова Н.Г., Смирнова Г.П. 2001. Полисахариды водорослей. 55. Полисахаридный состав некоторых бурых водорослей Камчатки // Биоорг. химия. Т. 27. № 6. С. 444–448.
- Хотимченко С.В. 2003. Липиды морских водорослей-макрофитов и трав. Структура, распределение, анализ. Владивосток: Дальнаука. 230 с.
- Шевченко Н.М., Анастюк С.Д., Герасименко Н.И., Дмитренко П.С., Исаков В.В., Звягинцева Т.Н. 2007. Полисахаридный и липидный состав бурой водоросли *Laminaria gurjanovae* // Биоорг. химия. Т. 33. № 1. С. 96–107.
- Boo S.M., Lee W.J., Yoon H. S., Kata A. & Katay H. 1999. Molecular phylogeny of Laminariales (Phaeophyceae) inferred from small subunit ribosomal DNA sequences // Phycol. Res. 47. P. 109–114.
- Clare K. 1993. Industrial gums // In: Polysaccharides and their derivatives Eds. Whistler R.L., BeMiller J.N. New York: Acad. Press. P. 105–143.
- GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>)
- Klochkova N.G. 1998. Annotated bibliography of marine macroalgae on northwest coast of the Bering Sea and the Southern Kamchatka: the first revision of flora // Algae. V. 13 (4). P. 374–418.
- Klochkova T.A., Kim G.H., Beliy M.N., Klochkova N.G. 2012. Morphology and phylogeny of *Laminaria appressirhiza* and *L. inclinatorhiza* (Phaeophyceae) from the Sea of Okhotsk // Algae. V. 27. № 3. P. 1–15.
- Klochkova T.A., Kim G.H., Lee K.M., Choi H.G., Beliy M.N., Klochkova N.G. 2010. Brown algae (Phaeophyceae) from Russian Far Eastern seas: Re-evaluation of *Laminaria multiplicata* Petrov et Suchovejeva // Algae. V. 25. № 2. P. 77–87.
- Lane C.E., Mayes C., Druehl L.D., Saunders G.W. 2006. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic reorganization // Phycol. Society of America. V. 42. P. 493–512.
- McNeill J., Berrie F.R., Burdet H.M., Demoulin V., Hawksworth D.L., Marhold K., Nicolson D.H., Prado J., Silva P.C., Skog J.E., Wiersema J.H. & Turland N.J. (eds.). 2006. International code of botanical nomenclature (Vienna code). Seventeenth international botanical congress Vienna. Australia. XVI, 568 p.
- Warrand J. 2006. Healthy polysaccharides // Food Technol. Biotechnol. V. 44. № 3. P. 355–370.
- Yarish C., Penniman C.A., Egan B. 1990. Growth and reproductive responses of *Laminaria longicruris* (Laminariales, Phaeophyta) to nutrient enrichment // Hydrobiologia. V. 204/205. P. 505–511.
- Zambounis A., Gaquerel E., Strittmatter M., Salaün J.-P., Potin P., Küpper F.C. 2012. Prostaglandin A₂ triggers a strong oxidative burst in *Laminaria*: a novel defence inducer in brown algae. V. 27. P. 21–32.