

На правах рукописи



Кашутин Александр Николаевич

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

03.02.08 – Экология (биология)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петропавловск-Камчатский – 2021

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Камчатский государственный технический университет» (ФГБОУ ВО «КамчатГТУ»)

Научный руководитель: **Клочкова Татьяна Андреевна**,
доктор биологических наук,
ФГБОУ ВО «Камчатский государственный
технический университет»,
проректор по научной работе
и международной деятельности

Официальные оппоненты: **Воскобойников Григорий Михайлович**,
доктор биологических наук,
ФГБУН «Мурманский морской
биологический институт РАН»,
лаборатория альгологии,
главный научный сотрудник

Панина Елена Григорьевна,
кандидат биологических наук,
КФ ФГБУН «Тихоокеанский институт
географии ДВО РАН»,
лаборатория гидробиологии,
научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБУН «Тихоокеанский институт
биоорганической химии им. Г. Б. Елякова
ДВО РАН» (ТИБОХ), г. Владивосток

Защита состоится «20» мая 2021 г. в 10:00 на заседании диссертационного совета Д 307.008.01 в ФГБОУ ВО «Камчатский государственный технический университет» по адресу: г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, д. 35.

Отзывы на автореферат просим направлять по адресу: 683003, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, д. 35. Диссертационный совет Д 307.008.01. Факс, электронный адрес: (4152)42-05-01, e-mail: oni@kamchatgtu.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «КамчатГТУ» www.kamchatgtu.ru

Автореферат разослан «__» _____ 2021 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Климова Анна Валерьевна

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. *Fucus distichus* широко распространен в литоральных альгоценозах холодоумеренных вод Северного полушария и обуславливает их высокую продуктивность и биоразнообразие. Сохранение его экологической роли в пределах современного ареала является гарантией стабильности литоральных сообществ. Поэтому так важно знать требования этого вида к условиям произрастания, особенности его воспроизводства, механизмы поддержания численности и расселения. Изучение биологии развития фукусов проводилось в стране и за рубежом (Чмыхалова, 2005; Селиванова, Жигадлова, 2009; Powell, 1957; Edelman et al., 1976; Rice, Chapman, 1982; Sideman, Mathieson, 1983). Однако данные этих исследований все еще неполны и порой противоречивы. Так, исследования одних ученых свидетельствуют о крайне низких темпах роста фукусов, в том числе вида, произрастающего у Камчатки (Кузнецов, 1960; Максимова, 1980; Чмыхалова, 2005). О. Н. Селиванова и Г. Г. Жигадлова (Селиванова, Жигадлова, 2009), напротив, считают, что обсуждаемому виду свойствен активный рост и высокая годовая продукция. Поэтому изучение биологии развития вида нельзя считать завершенным.

Благодаря ценному химическому составу и особенно высокому содержанию у *F. distichus* сульфатированного полисахарида фукоидана, обладающего антикоагулянтным, противовирусным, антиоксидантным, гиполипидемическим и противовоспалительным, противоопухолевым и другими действиями (Кузнецова и др., 2012; Иванушко, Имбс, 2017; Крыжановский и др., 2017; Беседнова, 2015; Перервенко и др., 2019) он является широко востребованным растительным сырьем. Однако для получения из него продуктов лечебного и диетического питания, а также для введения медицинских препаратов из фукуса в фармакопею необходимо использование сырья с постоянным химическим составом. Собрать таковое в природе, как известно, невозможно, поскольку большое влияние на метаболизм фукуса оказывают условия произрастания, различные в разных географических районах. Добиться однообразия химического состава у этого вида можно только путем его искусственного выращивания в контролируемых условиях среды.

Представителей рода *Fucus* характеризует способность к сорбции и трансформации нефтяных углеводородов, загрязняющих воды Мирового океана, а также способность к накоплению в больших концентрациях тяжелых металлов (Христофорова, Малиновская, 1995; Пуговкин, 2016; Позолотина и др., 2020). С этой точки зрения изучаемый вид весьма перспективен как объект санитарной марикультуры. Однако для разработки биотехники его выращивания необходимы глубокие знания о его развитии от стадии зиготы до взрослого фертильного растения, о способности к росту и развитию на искусственных и естественных субстратах, формированию продукции в искусственных поселениях. Для непрерывного получения урожая фукуса необходима разработка биотехники постоянного получения

рассады, что невозможно без знания особенностей эмбрионального и раннего постэмбрионального развития вида, времени, в течение которого его представители достигают высоких размерно-массовых показателей и накапливают те или иные химические соединения. Все вышесказанное определяет актуальность работы и ее основное содержание.

Цель исследования. Выявить темпы роста и особенности развития *Fucus distichus* в камчатской части ареала от стадии зиготы до половозрелого растения, определить стратегию воспроизводства вида, механизмы поддержания численности его популяций и устойчивость к неблагоприятным экологическим факторам.

Задачи исследования:

1. На основании изучения возрастных изменений внутреннего строения слоевищ выделить этапы созревания репродуктивных структур и соответствующие им изменения морфологии растений, разработать метод визуального определения стадий зрелости рецептакулов.

2. Определить сроки развития камчатского фукуса от стадии зиготы до появления кладомного слоевища и неразветвленного макроскопического проростка.

3. Определить скорость морфогенетических преобразований, созревания и выброса половых продуктов у меченых разновозрастных растений фукуса. Выявить особенности сезонного развития фукуса в природной среде.

4. Определить влияние экологических факторов (светового довольствия, температуры и солёности) на рост и развитие фукуса на разных стадиях его жизненного цикла. Выявить особенности его физиологического состояния и развития в зимнее время.

5. Определить участие льда в расселении фукуса, выявить последствия длительной глубокой заморозки на жизнеспособность его половых продуктов, зигот и эмбрионов. Разработать лабораторный способ непрерывного получения половых продуктов и зигот.

6. Провести эксперименты по искусственному выращиванию фукуса в Авачинской губе и на их основе дать заключение о возможности организации здесь его марикультуры, формировании искусственных поселений на естественных субстратах.

Научная новизна. Впервые на основании изучения развития меченых растений в природной среде и растений, развивавшихся в лабораторных экспериментах, были получены точные данные о сезонных различиях темпов линейного роста (*ARG* мкм/сут и *ARG* мм/мес) и размножении разновозрастных представителей популяции. Впервые экспериментально доказано, что в прикамчатских водах общий период развития фукуса от зиготы до половозрелого растения составляет около года, время развития от видимых глазом неразветвленных проростков до формирования у растений 8–9 дихотомических ветвлений в разных условиях произрастания составляет 5–7 месяцев. Установлено, что в природной среде при температуре воды 3–4°C первое деление зигот фукуса происходит через 20 часов после оседания, а на восьмые сутки эмбриональные растения могут

иметь до девяти клеток. Через тридцать дней их длина достигает 580–645 мкм. Впервые изучено влияние света, температуры и солености на раннее эмбриональное и постэмбриональное развитие вида, показано, что дрейфующий лед является важным фактором его расселения вдоль побережья. Экспериментально доказано, что понятие «зимний покой», т. е. уравнивание у водорослей процессов ассимиляции и диссимиляции, к *F. distichus* неприменимо, поскольку при отрицательной температуре воды он продолжает расти и формировать органы размножения. Впервые проведено изучение развития зигот фукуса в природе в загрязненной среде на искусственных и естественных субстратах.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследования расширяют представление о биологии развития холодноводных бурых водорослей, их стрессоустойчивости, приспособленности к выживанию при воздействии экстремально низких температур. Они позволяют понять, как при всех изменениях палеорельефа и палеоклимата бореально-арктические виды смогли сохранить свое присутствие в современной альгофлоре. Изучение особенностей раннего развития фукуса и эксперименты по его искусственному воспроизводству в природных условиях являются основой для последующей разработки биотехники его культивирования в природной и искусственной среде с контролируемыми параметрами. Разработанная нами методика лабораторного содержания фукуса позволяет использовать его для проведения научных экспериментов по цитологии, морской экологии и для проведения практических занятий студентов по ряду экологических дисциплин.

Положения, выносимые на защиту:

– Устойчивое развитие и постоянное пополнение камчатских популяций фукуса обеспечивают широкий диапазон температур его выживания и размножения, гибкие адаптации к изменениям светового режима и солености, растянутые и несовпадающие у разновозрастных растений периоды созревания и выброса половых продуктов, охватывающие все месяцы года, кроме двух самых холодных – января и февраля.

– *Fucus distichus* характеризуют высокие темпы линейного роста и постоянная закладка рецептакулов после появления третьей дихотомии. Ему не свойствен зимний покой. Даже в самые холодные месяцы года у него продолжается деятельность верхушечной меристемы и созревание генеративных тканей.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность представленных в работе результатов подтверждается использованием стандартных методов исследований и современного высокоточного научного оборудования, большим количеством измерений, выполненных для меченых растений фукуса, его эмбрионов и микроскопических проростков, статистической достоверностью результатов их обработки, наличием множественных (более 4 000) серийных фотографий внешнего и внутреннего строения фукуса на разных стадиях развития. Данные, представленные в разных главах диссертации, оформленные в виде научных статей, прошли экспертную оценку специалистов. В разные годы автор докладывал их на

всероссийских и международных научно-практических конференциях: «Человек и здоровье» (Санкт-Петербург, 2017), «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промышленное и техническое использование» (Петропавловск-Камчатский, 2017, 2018, 2019, 2020), «Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире» (Москва – Звенигород, 2018), «Science and society» (Vancouver, Canada, 2018), «Perspectives of science and education» (New York, USA, 2019), «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана» (Владивосток, 2020). Они неоднократно обсуждались на заседаниях Камчатского отделения РБО (Петропавловск-Камчатский, 2017, 2018, 2019).

Личный вклад автора. Автор диссертации самостоятельно выбрал полигоны для сбора количественных и качественных данных и проведения постоянных наблюдений за развитием фукуса, самостоятельно провел весь цикл лабораторных и полевых экспериментов, выполнил статистическую обработку полученных данных, самостоятельно подготовил и изучил гистологический материал, выполнил микрофотографирование срезов и тотальных препаратов проростков и эмбрионов фукуса, усовершенствовал методы получения жизнеспособных зигот и их лабораторного культивирования.

Публикации. Всего по теме диссертации опубликовано 18 работ, 5 из них – статьи в рецензируемых научных журналах, входящих в перечень ВАК (SPIN-код: 7760-5280, Author ID: 951031), 1 – в журнале из базы данных Scopus (Author ID: 55825413600), 12 – в материалах всероссийских и международных научных конференций.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 206 страницах, состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и списка литературы, включает 42 рисунка, 27 таблиц. Список литературы включает 282 источника, из них 102 иностранных.

Благодарности. Автор благодарит д.б.н. Т. А. Клочкову за общее научное руководство работой, к.б.н. А. В. Климову за ценные советы и консультации по использованию научного оборудования, помощь в проведении экспериментов, обработке и интерпретации результатов исследований. Большую помощь в подготовке рукописи диссертации и ее оформлении оказала д.б.н. Н. Г. Клочкова. Сотрудники УГМС любезно предоставили автору данные многолетних наблюдений по гидрологии Авачинской губы, ее антропогенному загрязнению. Помощь в работе с компьютерными программами оказала к.т.н. И. А. Кашутина. Всем упомянутым выше лицам автор выражает свою искреннюю благодарность.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Литературный обзор

В данной главе обобщены литературные данные по распространению, биологии развития *F. distichus*, влиянию на него экологических факторов. Показано, что изучение биологии его развития велось в стране и за рубежом

(Чмыхалова, 2002, 2005; Селиванова, Жигадлова, 2009; Powell, 1957; Edelstein et al., 1976; Rice, Chapman, 1982; Sideman, Mathieson, 1983a). Однако данные этих исследований все еще неполны и порой противоречивы. Так, одни авторы (Тиховская, 1955; Кузнецов, 1960; Максимова, 1980), в том числе и камчатские (Чмыхалова, 2002), считают, что *F. distichus* имеет низкие темпы роста и в течение вегетационного сезона способен формировать 1–2 дихотомии, другие, напротив, полагают, что обсуждаемому виду свойствен активный рост (Sideman, Mathieson, 1983; Ang, 1991). О. Н. Селиванова и Г. Г. Жигадлова (2009) указывали на то, что зимой рост фукуса в осушной зоне, покрытой ледовым припаем, останавливается. При этом они ссылались на исследования, проводимые в арктических морях. Изучение развития *F. distichus* в холодную половину года в прикамчатских водах эти и другие авторы не проводили.

Важными факторами, влияющими на рост, развитие и физиологическое состояние водорослей, являются соленость, температура и световое довольствие (Гапочка, 1981; Воскобойников и др., 2005; Максимова, Мюге, 2007; и др.). Их воздействие изучалось для атлантических фукоидов. В дальневосточных морях и у Камчатки подобные экспериментальные исследования не проводились.

В главе 1 также обсуждается способность представителей рода *Fucus* сорбировать и трансформировать нефтяные углеводороды, накапливать тяжелые металлы (Христофорова, Малиновская, 1995; Пуговкин, 2016; Позолотина и др., 2020; и др.). Однако использованию вида в санитарной марикультуре препятствует отсутствие сведений по устойчивости его эмбрионов и проростков к неблагоприятным факторам среды.

Глава 2. Физико-географическая характеристика района

В главе представлена развернутая характеристика гидрологии, гидрохимии и климатических особенностей района исследований. Показано, что Авачинская губа по температурному режиму принадлежит к холодоумеренным опресняемым водоемам. На ее соленость влияют водообмен с Авачинским заливом, сток рек Паратунка, Авача, температурный, гидрохимический и гидродинамический режимы. На основании исследований автора в период 2016–2019 гг. для семи полигонов – мест сбора проб фукуса и проведения постоянных наблюдений – приводятся данные помесечных изменений температуры, солености, рН воды и содержания кислорода в местах взятия проб фукуса на глубинах 0,8–1 м.

Глава 3. Материалы и методы исследований

Для изучения биологии развития *F. distichus* были использованы материалы, собранные автором в разных районах Авачинского залива, главным образом в Авачинской губе в период 2016–2020 гг. Ранее развитие фукуса изучали в лабораторных культурах. В ходе изучения размножения

вида и влияния на его рост и развитие экологических факторов, регулирующих у него смену фенологических фаз, следили за изменением во времени его эмбрионов и взрослых растений. Дополнительно влияние экологических факторов на рост, развитие, воспроизводство вида изучали в природной среде.

О стадии зрелости половых продуктов судили по данным изучения гистологических препаратов – продольных и поперечных срезов свежесобранных рецептакулов. Их изготавливали с помощью лезвия безопасной бритвы или криостат-микротомы Starlet 2212 (Bright, UK). Для их изучения использовали микроскоп Olympus BX53, оснащенный фотонасадкой DP27. Для наблюдений за состоянием созревания вегетативных и генеративных тканей, эмбрионов и микроскопических проростков использовали обычный и инвертированный микроскопы Olympus BX53 и Olympus IX73. Для микрофотографирования использовали цифровую фотокамеру Olympus DP73 с программным обеспечением cellSens Standard (Olympus, Japan).

В природной среде с помощью портативного профилографа параметров среды RINKO-AAQ 171 (JFE Advantech Co., Япония) измеряли температуру (T , °C) поверхностного слоя воды, растворенный кислород (DO , мг/л), водородный показатель (pH) и соленость (Sal, ‰). Полученные данные сопоставляли с данными по развитию фукуса.

Для изучения скорости роста и появления новых дихотомических ветвей у разновозрастных представителей вида использовали меченые растения. Регулярное измерение размеров их ветвей вели с 2017 по 2019 гг., с апреля по декабрь включительно, практически весь период, пока они не были покрыты льдом и снегом. В ходе наблюдений за ростом меченых растений с одним (D_1), двумя (D_2) и более (D_n) дихотомическими ветвями у каждого образца определяли длину ветвей разных порядков ($L_1 \dots L_n$) и общую длину растений ($L_{\text{общ}}$) (рис. 1). Последние показатели использовали для определения среднесуточного и месячного прироста ($AGR_{\text{сут}}$ и $AGR_{\text{мес}}$) растений по следующей формуле:

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

где $(L_{\text{общ}})_1$ – начальная длина растения; $(L_{\text{общ}})_2$ – конечная длина растения; $(t_2 - t_1)$ – количество суток, прошедших между двумя измерениями.

Рост взрослых растений фукуса изучали в лабораторных условиях, используя для этого аквариумы и холодильные камеры. Предел контроля температуры составлял $0,1^\circ\text{C}$. Зиготы фукуса



Рисунок 1 – Линейные размеры *Fucus distichus* $L_1 - L_6$

получали по модифицированной нами методике японских альгологов (Wakana, Abe, 1992; Motomura, 1994) и использовали их в лабораторных экспериментах, направленных на изучение воздействия на рост разновозрастных растений низких температур и разного освещения. Зиготы фукуса выращивали от стадии двухклеточных эмбрионов до видимых невооруженным глазом проростков. Для изучения развития фукуса в условиях низких отрицательных температур рецептакулы и эмбрионы фукуса замораживали до -23°C и содержали в полной темноте. Затем поступенчато размораживали и следили за их последующим развитием.

Глава 4. Морфология, вегетативная и генеративная анатомия и биология развития фукуса

Описываются морфологическое и анатомическое строение *F. distichus*, его исключительная вариабельность. Чрезвычайную морфологическую изменчивость вида отмечали разные авторы (Powell, 1957; Edelstein, McLachlan, 1976; Rice, Chapman, 1982; Sideman, Mathieson, 1983). Наши исследования показали, что на формообразование *F. distichus* оказывают влияние температура, световое довольствие, прибойность и биогенный фон, и что форма и размеры его рецептакулов зависят от скорости их роста, сроков и темпов закладки, площади поверхности, занятой концептакулами. Сравнительное изучение их внутреннего строения позволило выделить пять стадий зрелости рецептакулов ($\Phi_0 - \Phi_5$). Для этого были использованы такие их признаки, как цвет, утолщенность, форма крышек концептакулов, размеры остеолей. Внутреннее строение концептакулов на разных стадиях зрелости генеративных структур в диссертации иллюстрируют многочисленные фотографии. Ниже (рис. 2) показаны поперечные срезы концептакулов, имеющих стадии зрелости Φ_4 и Φ_5 .

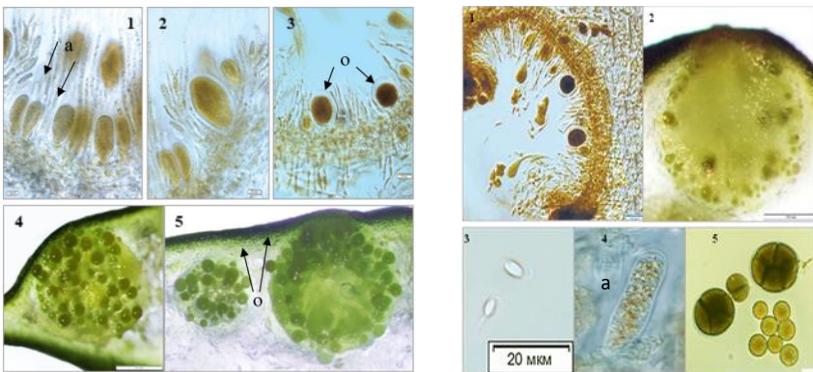


Рисунок 2 – Поперечные срезы концептакулов *Fucus distichus* в стадии зрелости Φ_4 (1–5, слева) и Φ_5 (1–5, справа). Видны оогонии (о) и антеридии (а) разной зрелости, двужгутиковые антерозоиды (3, справа), оогонии и яйцеклетки (5, справа)

Изучение прорастания зигот и раннего развития вида показало, что оогонии с развивающимися яйцеклетками появляются в результате деления клеток выстилающего слоя. Даже в молодом возрасте они хорошо отличаются от окружающих их стерильных клеток более темным цветом. Процесс формирования половых продуктов в них завершается образованием восьми яйцеклеток. Перед редукционным делением примордиальные клетки достигают в среднем 115 мкм высоты, после полного созревания – 150–180 мкм. Стручки одногнездных антеридиев формируются между оогониями и парафизами на разветвленных нитях, отходящих от клеток выстилающего слоя.

Для выхода половых продуктов проводили стимуляцию растений при 4°C. При этом полагали, что за четыре часа после погружения простимулированных рецептакулов в охлажденную питательную среду оплодотворение всех зрелых яйцеклеток завершается. К этому моменту в культуральной среде все они покидают оогонии, а антерозиды еще активны. Первое деление у зигот фукуса происходило через сутки после появления. На седьмой день культивирования эмбрионы имели по 3–8 клеток. Через 26 дней длина самых крупных проростков достигала 600 мкм. Они имели неразветвленные ризоиды из 6–8 клеток. Затем у проростков появлялись 2–4 гиалиновых волоска. К четвертому месяцу культивирования они достигали уже 1,0–1,2 мм длины.

Изучение развития меченых растений (рис. 3) на трех полигонах показало, что на скорость их роста влияют условия произрастания. Тем не менее во всех районах исследования к концу вегетационного сезона за 190 суток наблюдений растения, начавшие развитие с разным количеством дихотомических ветвей, при разной интенсивности роста сформировали по 4–6 новых ветвлений. Периоды с максимальным $AGR_{сут}$ у них пришлись на разное время: у D_1 – на июль (2,33 мм/сут), у D_2 – на август (1,87 мм/сут), у D_3 – на июнь (2,26 мм/сут), D_4 – на август (1,6 мм/сут) и D_5 – на октябрь (2,21 мм/сут). Это связано с разными сроками размножения разновозрастных образцов.



Рисунок 3 – Меченые растения фукуса в бух. Сероглазка в разные месяцы

Из таблицы 1 видно, что наиболее активный среднесуточный и среднемесячный прирост в течение всего вегетационного сезона имели образцы из возрастных групп D_1 и D_3 . Активного участия в размножении они не принимали.

Таблица 1 – Темпы роста и образование новых ветвей у разновозрастных представителей *Fucus distichus* в бух. Сероглазка за период 01.04.2017–04.11.2017 г.

Характеристика	Возрастная группа растений на начало исследований				
	D_1	D_2	D_3	D_4	D_5
AGR мес (мм/мес)	32,8	24,2	36,7	28,0	23,0
AGR сут (мм/сут)	1,04	0,76	1,16	0,88	0,73
Число вновь появившихся дихотомий	6	5	5	4	4

К концу наблюдений общая длина меченых растений в группах D_1 и D_4 варьировала от 231 до 239 мм, в группах D_3 и D_5 – от 279 до 284 мм, а в группе D_2 она не превышала 180 мм. Самым низким прирост длины был у представителей старшей возрастной группы D_5 , которые в течение всего периода изучения меченых растений наиболее активно выполняли функцию воспроизводства популяции.

Особенности размножения фукуса и скорость созревания у него половых продуктов при температуре воды (4 ± 1)°C изучали у растений D_6 и D_7 . Их содержали в аквариуме, помещенном в холодильную камеру со стеклянной дверцей, пропускавшей естественный свет. Наблюдения за их развитием вели с 06.11.2018 по 06.05.2019 гг. Периодически у них определяли общую длину, длину ветвей и количество рецептакулов в разной стадии фертильности. В таблице 2 приведена только часть полученных данных для экспериментального растения D_6 . В ней отражены изменения морфометрических показателей, произошедшие у него за период времени с 14.02.2019 по 27.03.2019 г., соответствующий переходу в стадию активного весеннего развития.

Таблица 2 – Изменение размерных характеристик и состояния фертильности рецептакулов у *Fucus distichus* (D_6) в период эксперимента

Дата измерений	Число дихотомий	L_1	L_2	L_3	L_4	L_5	L_6	Число рецептакулов	Φ_0	Φ_1	Φ_2	Φ_3	Φ_4	Φ_5
14.02.2019	6	16	18	14	21	20	24	36	3	5	19	9	0	0
20.02.2019	6	16	18	14	21	20	24	36	0	5	10	17	4	0
27.02.2019	6	16	18	14	21	20	24	36	0	4	8	12	10	2
06.03.2019	6	16	18	14	21	20	24	36	0	4	6	8	10	8
13.03.2019	6	16	18	14	21	21	25	36	0	0	8	10	10	8
21.03.2019	6	16	18	14	21	21	25	36	0	0	4	8	16	8
27.03.2019	6	16	18	14	21	21	25	36	0	0	1	6	13	16
08.04.2019	6	16	18	14	21	22	26	36	0	0	0	2	9	25

Проведенное исследование показало, что разные по количеству ветвей растения фукуса в одних и тех же условиях содержания развиваются по-разному. Это видно из приведенного ниже рисунка 4.

Образец D_7 интенсивно размножался с 12.11.2018 по 10.02.2019 г. К 18.03.2019 г. он завершил размножение. Растение D_6 , напротив, с 06.11.2018 до 12.12.2018 г. было стерильным. Формирование рецептакулов у него началось в декабре, стадия зрелости Φ_4 появилась в первой декаде февраля, а активное размножение началось в марте. Период созревания рецептакулов от стадии закладки концептакулов до высыпания половых продуктов при $(4 \pm 1)^\circ\text{C}$ и коротком дне составил около трех месяцев. Таким образом, асинхронное развитие только двух близких по возрасту растений в течение полугода может обеспечить постоянное поступление в окружающую среду оплодотворенных яйцеклеток. Для определения их жизнеспособности на дно аквариума укладывали предметные стекла и просматривали их под микроскопом.

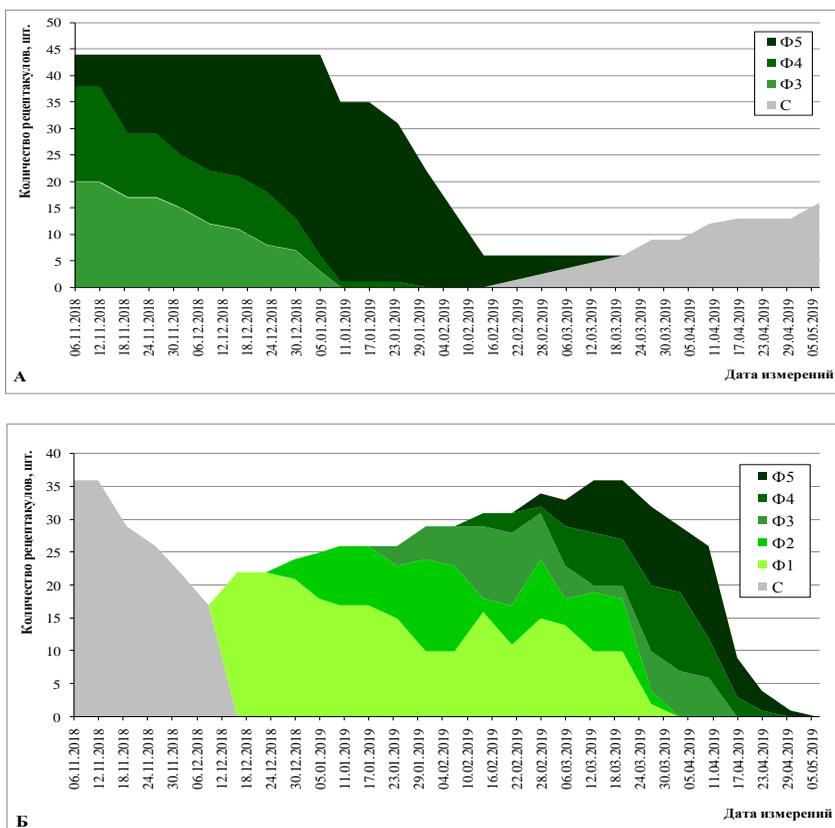


Рисунок 4 – Изменение во времени количества рецептакулов с разной степенью фертильности у растений *Fucus distichus* D_7 (А) и D_6 (Б) за период их содержания в аквариуме с 06.11.2018 по 06.05.2019 гг.

Глава 5. Влияние экологических факторов на развитие фукуса

В первом разделе главы 5 представлены данные по влиянию на *F. distichus* ледового покрова. Он присутствует в разных районах Авачинской губы от трех до пяти месяцев. С одной стороны, лед оказывает истирающее действие на фукус, растущий в зоне надвигов льда. С другой стороны, благодаря тому, что при взламывании припая льдины захватывают и переносят на другие места обрывки вмержших в них зрелых или дозревающих рецептакулов, камни и небольшие валуны с целыми фертильными растениями, льду принадлежит исключительная роль в разnose вдоль берега фукусового «посевного материала». Это подтверждают представленные в диссертации количественные данные многолетних наблюдений (2016–2019 гг.) за изменением площадей дна, в пределах которых *F. distichus* встречался на семи выбранных полигонах.

Большое влияние на развитие вида оказывает соленость прибрежных вод. У Камчатки, в том числе в Авачинской губе, летом он нередко испытывает условия значительного, до 4,9 ‰, опреснения. Ответной реакцией на воздействие этого фактора является хорошо выраженная ингибция размеров растений и плотности их поселений.

Для изучения воздействия солености на раннее развитие *F. distichus* был проведен трехнедельный эксперимент, в ходе которого его зиготы помещали в культуральную среду с соленостью 0 ‰, 10 ‰, 20 ‰ и нормальную морскую 32 ‰. Значения температуры и фотопериода в ходе эксперимента были неизменными и составляли 10°C и 12 : 12 ч. Проведенные наблюдения показали, что в течение первых двух суток особых различий в развитии зигот в среде с соленостью 10 ‰ и выше не было. Все эмбрионы прикрепились ко дну чашек Петри. При этом максимальную длину (187,3 мкм) и *AGR* (54,9 мкм/сут) проростки имели в среде с соленостью 32 ‰. В пресной воде к концу вторых суток они были вдвое короче. Погибли они на 15-е сутки, так и не прикрепившись. У проростков, культивировавшихся при солености 10 и 20 ‰, наблюдалась значительная задержка роста. Она составляла 40 мкм/сут и менее. К концу эксперимента все проростки были живыми и имели заметно меньшие размеры.

Чтобы определить, способен ли фукус продолжать рост и закладку концептакулов в холодную половину года, 15 его образцов в возрасте $D_1 - D_7$ содержали в холодной комнате в емкости 12 л в профильтрованной морской воде при температуре и фотопериоде, которые имитировали таковые в месте взятия образцов для культивирования. В ходе проведения наблюдений показания температуры изменяли пять раз. С 11.01.2018 до 23.04.2018 г. она имела отрицательные значения и менялась от $-0,2$ до $-1,1$ °C. Положительные значения температуры не превышали 1,8°C. Фотопериод за время проведения эксперимента также менялся пять раз. Длина дня при этом изменялась от 8 до 14 часов, а длина ночи – от 16 до 10 часов.

Изучение развития растений показало, что у представителей всех возрастных групп не прекращался апикальный рост, шла закладка

концептакулов и созревали половые продукты. Однако скорость этих процессов у них была низкой. Ниже, в таблице 3, показано развитие одного из образцов (D_7), имевшего в начале эксперимента семь дихотомий. Из нее видно, что самым высоким его прирост был в апреле, когда температура воды достигла положительных значений, а длина дня возросла до 14 часов.

Таблица 3 – Изменения растений *Fucus distichus* D_7 длины, массы и состояния зрелости рецептакулов в период с 15.12.2017 по 16.05.2018 гг.

Дата измерений	$L_{\text{общ}}$, мм	$M_{\text{общ}}$, г	Рецептакулы, шт.	Стадии зрелости рецептакулов					
				Φ_0	Φ_1	Φ_2	Φ_3	Φ_4	Φ_5
15.12.2017	105	5,59	12	0	12	0	0	0	0
25.12.2017	107	5,96	12	0	12	0	0	0	0
11.01.2018	108	6,33	12	0	12	0	0	0	0
16.02.2018	110	7,11	12	0	10	2	0	0	0
23.03.2018	111	7,35	12	0	5	7	0	0	0
23.04.2018	119	8,21	12	0	3	6	3	0	0
16.05.2018	131	10,12	16	0	2	7	4	2	1

Изучение воздействия температуры и продолжительности дня на эмбриональное развитие *F. distichus* вели при трех температурных режимах и одинаковой солёности 28 ‰. Серию 1 культивировали при 10°C и фотопериоде 12 : 12, серию 2 – при 8°C и фотопериоде 8 : 16, серию 3 – при 2°C и фотопериоде 8 : 16. Развитие проростков во всех сериях в течение всего эксперимента протекало без видимых нарушений цитокинетических процессов и однообразном соотношении длины ризоидальной и талломической частей. Наиболее активный рост имели проростки в серии 1. За 72 дня эксперимента их средняя длина достигла 1,96 мкм. Проростки в серии 2 не превышали 1,5 мм, а в серии 3 – 1 мм. Морфофункциональная дифференциация эмбрионов в разных сериях происходила с разной скоростью.

Во время зимних отливов не покрытые льдом проростки фукуса испытывают воздействие низкой отрицательной температуры воздуха. Для выяснения влияния полного их промораживания на последующее развитие был проведен лабораторный эксперимент, в ходе которого зиготы, полученные в ноябре от одного материнского растения, поместили в две чашки Петри с одинаковой культуральной средой. После семи дней выращивания средняя длина проростков достигла 144,5 мкм. Далее в одной чашке они продолжали расти еще 72 дня. Другая чашка была помещена в темную морозильную камеру с температурой –23°C. По прошествии 382 суток она подверглась поступенчатой разморозке и была перенесена на 72 дня в инкубатор с такими же, как при содержании первой чашки Петри, температурой – 8°C, фотопериодом – 8 : 16 ч и интенсивностью освещения – 30 мкмоль·фотон·м⁻²·с⁻¹. На рисунке 5 приведены данные, показывающие изменения во времени длины проростков в обеих чашках Петри. Они свидетельствуют о том, что эмбрионы, претерпевшие глубокую заморозку,

после оттаивания сохраняют жизнеспособность, но растут почти в два раза медленнее. Аномалии развития у них отсутствовали.

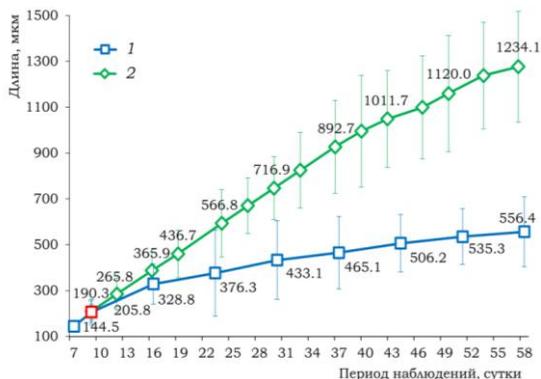


Рисунок 5 – Изменение длины проростков *Fucus distichus*, культивировавшихся при длительном замораживании (1) и без замораживания (2)

В целом проведенные исследования показали, что *F. distichus* свойственна чрезвычайно высокая экологическая пластичность. Его взрослые растения и эмбрионы выносят значительные колебания температуры и солености, не теряют жизнеспособности даже при глубоком долговременном замораживании.

Глава 6. Практическое использование фукуса и возможности его искусственного выращивания в прикамчатских водах

По данным анализа научной литературы описаны уникальные медико-биологические свойства химических соединений, входящих в состав *F. distichus*. Отмечено, что он является перспективным источником получения сульфатированного полисахарида фукоидана (Гурулева, 2006; Вафина, 2010). Благодаря ценному химическому составу он является предметом технологических медико-биологических, медицинских и фармакологических исследований. Они свидетельствуют о его антивирусной и антибактериальной активности, радиопротекторных, антикоагулянтных, онкопротекторных и других полезных свойствах (Имбс, 2010; Крыжановский и др., 2017). Введение медицинских препаратов из *F. distichus* в фармакопею во многом тормозится непостоянством химического состава фукусового сырья. Его колебания, в свою очередь, зависят от сочетания воздействия экологических факторов, времени заготовки сырья, технологий его переработки. Одним из путей решения этой проблемы может быть создание товарной марикультуры этого вида. Однако в связи с представлениями о медленном росте и низкой годовой продукции фукуса, он до сих пор не рассматривался как объект выращивания.

При изучении возможностей использования фукуса в санитарной марикультуре (Воскобойников, 2005; Пуговкин, 2016) было показано, что он демонстрирует высочайшую устойчивость к нефтяному и металлическому загрязнению и способность к их сорбции и биодеструкции. Однако для создания опытных плантаций эти авторы использовали взрослые растения, вплетенные в поводцы. Выращивания *F. distichus* от зиготы до взрослого зиготоносящего растения до наших исследований никто не проводил.

Для определения мест размещения искусственного субстрата была проведена сравнительная оценка состояния загрязнения разных участков побережья Авачинской губы, и выбрана для этого небольшая бухточка Петропавловский Ковш, испытывающая самое длительное за историю ее хозяйственного освоения антропогенное воздействие.

Эксперимент по выращиванию фукуса от стадии зигот до взрослых растений на искусственном субстрате был начат в середине ноября 2017 г. Для этого был использован семиметровый капроновый канат 5,5 см в поперечнике. В связи с высокой посещаемостью района он был уложен по всей ширине литоральной зоны на поверхность каменисто-галечного пляжа. Перед началом эксперимента шесть дней он пролежал в воде для появления на нем бактериальной пленки. В лабораторных условиях с использованием простимулированных рецептакулов была получена суспензия зигот высокой плотности. Немедленно она была вывезена на берег и использована для двукратной поливки обнажившегося во время отлива каната.

В течение последующих недель для определения состояния проростков брали нити каната и просматривали их под бинокуляром. В результате было установлено, что через 21 час после оседания зигот они поделились. На восьмые сутки проростки фукуса состояли уже из 4–9 клеток. К тридцатому дню эксперимента они достигли 580–645 мкм длины. Зимой наблюдения за развитием проростков фукуса не вели. В зримом виде они появились на канате только в марте 2018 г. К 1 апреля они достигли 7 мм длины и имели еще неподеленную вершину. К 14.12.2018 г. растения достигли 165 мм длины и сформировали восемь порядков дихотомических ветвей. Закладка самых первых концептакулов (Φ_0) была отмечена у них в мае. Первые рецептакулы у них созрели к концу первой декады сентября. До конца 2018 г. растения размножались не столь активно. В 2019 г. пик их размножения пришелся на конец сентября и особенно на первую декаду октября.

Поскольку к концу осени 2019 г. уже подросли и созрели представители дочернего поколения, эксперимент был завершен. Он с очевидностью продемонстрировал возможность выращивания вида на искусственном субстрате. Некоторые из собранных за время этого эксперимента фотографий представлены на рисунке 6.

В прежние годы на литорали побережья Авачинской губы был развит мощный пояс фукуса (Савич, 2014). Он обеспечивал высокую продуктивность и биоразнообразие донных альгоценозов. По мере антропогенного загрязнения он стал редким, а во многих районах и вовсе исчез. Там ныне развиты

малопродуктивные сообщества нитчатых бурых водорослей и представители отдела Chlorophyta.

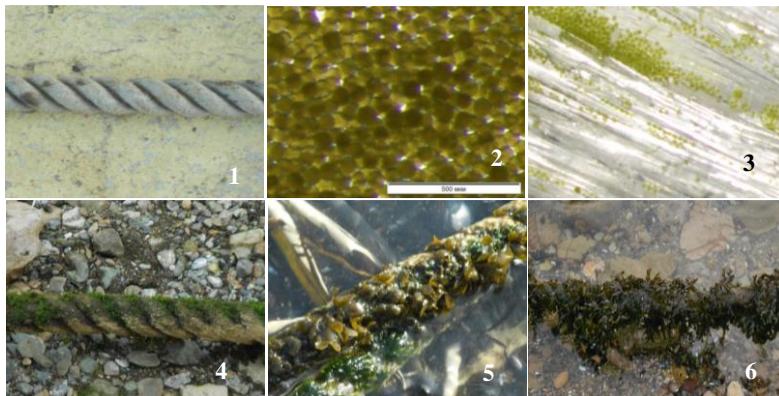


Рисунок 6 – Развитие *Fucus distichus* на канате в бухте Петропавловский Ковш в 2018–2019 гг: синтетический канат (1); сконцентрированная суспензия зигот (2); зиготы, прикрепившиеся к нитям каната (3); растения D_1 в сентябре 2018 г. (4 и 5); растения D_3 в августе 2018 г. (6)

Для изучения возможностей рекультивации побережья и организации экстенсивной марикультуры было проведено изучение возможности высадки зигот на естественный грунт. Наблюдения в природе показали, что для закрепления зигот из-за высокой пористости поверхности наиболее предпочтительны неокатанные валуны и скалистые платформы. Нами для этого был выбран доступный для круглогодичного посещения крупный неподвижный валун в бух. Сероглазка. *F. distichus* на расстоянии 30 м от него не встречался, что гарантировало отсутствие на нем его аллохтонных зигот.

Эксперимент по реколонизации естественного субстрата был начат 21.10.2017 г. и завершился 01.06.2019 г. Суспензия зигот была получена на берегу от произрастающих в той же бухте растений. Полив ею валуна провели во время сизигийного отлива дважды с интервалом 25 минут. Предварительно камень увлажняли морской водой. По прошествии 1 часа 45 минут после последнего «посева» зигот он полностью покрылся водой.

Результатом эксперимента было формирование к концу наблюдений на всей поверхности валуна достаточно плотного фукусового покрова (рис. 7). С мористой стороны валуна полностью произрастания фукуса из-за более высокого гидродинамического воздействия на осевшие зиготы была заметно ниже, чем со стороны, обращенной к берегу. Его вершина оказалась обильно заселенной, хотя в ходе естественного развития этот вид покрывает, как правило, только боковые стенки камней и валунов. Отметим также, что в этом, более прибойном и менее загрязненном месте растения фукуса развивались более медленно, чем меченые образцы, и были более кряжистыми. Пик их размножения пришелся на второй год жизни.



Рисунок 7 – Внешний вид искусственного поселения *Fucus distichus* на валунном грунте. Валун перед поливкой 29.11.2017 г. (1); растения $D_7 - D_8$ на валунном грунте в июле 2019 г. (2)

Проведенное нами исследование показало, что использованная нами методика высадки зигот на субстрат обеспечивает эффективное сцепление оплодотворенных яйцеклеток с субстратом. Высокая плотность суспензии зигот и их избыточное количество обеспечивают формирование на естественном и искусственном субстрате плотного фукусового покрова.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучению полного цикла развития вида от зиготы до зиготы способствовала разработка нами методики определения стадий зрелости рецептакулов по их внешнему виду. В ее основу положены данные изучения анатомии и морфологии взрослых растений и их половых органов от стадии их закладки до их созревания. Наблюдения в природе показали, что фукус развивается, скорее всего, три года. На первом году он в основном растет, но, имея только три дихотомических ветвления, уже может начать формирование репродуктивных органов. Вклад первогодних растений в воспроизводство популяции невелик. Ее осуществляют более взрослые представители вида.

Изучение развития растений в лабораторных условиях показало, что фукус имеет растянутый период размножения, и только два его второгодних растения способны в течение полугода давать жизнеспособные зиготы. Во всей же популяции вида высев зигот осуществляется почти круглый год. Он приостанавливается в самые холодные месяцы, но даже тогда у фукуса продолжают рост и медленное развитие генеративных органов. Зимуют представители фукуса с большим количеством рецептакулов, находящихся на стадии, предшествующей полному созреванию и высыпанию зигот. Весной при положительной температуре и возрастающей длине дня происходит дозревание половых продуктов, и уже в апреле – мае у фукуса имеет место ранневесенний пик массового размножения.

Изучение влияния разных экологических факторов на раннее развитие *F. distichus* показало большую устойчивость его эмбрионов к стрессовому

воздействию, позволило определить время, в течение которого они имеют микроскопические размеры и становятся видимыми невооруженным глазом. Эти сведения, в свою очередь, позволили нам спланировать и провести эксперименты по искусственному воспроизводству фукуса в природной среде, в ходе которых было показано, что в прикамчатских водах он может стать объектом санитарной и товарной марикультуры.

ВЫВОДЫ

1. Сравнительный анализ морфологии и анатомии рецептакулов *F. distichus* позволил выделить пять стадий их зрелости ($\Phi_1 - \Phi_5$) и определить следующие внешние признаки, соответствующие этим стадиям: Φ_1 – формирование внутренней полости концептакулов и примордиев генеративных клеток; Φ_2 – появление у самых зрелых оогониев экзохитона и двойной внутренней оболочки; Φ_3 – завершение созревания антеридиев и подготовка к мейотическому делению и формированию яйцеклеток у большинства оогониев; Φ_4 – созревание яйцеклеток и их высыпания из оогониев и концептакулов; Φ_5 – дозревание последних оогониев и максимальное опущение концептакулов.

2. Развитие микроскопического многоклеточного кладомного проростка в лабораторных культурах при температуре 7°C до 600 мкм длины занимает 26 дней. К четвертому месяцу культивирования молодые проростки достигают 1,0–1,2 мм длины, через 5–5,5 месяца их средняя длина достигает 7 мм.

3. Эксперимент с мечеными растениями разного возраста показал, что наиболее активный их рост имел место в летне-осенний период. Максимальная скорость их роста, 2,21 мм/сут, была отмечена в конце сентября. Она была свойственна представителям вида, начавшим развитие весной в стадиях $D_1 - D_4$. Самое активное размножение у меченых растений наблюдалось в мае – июне, хотя оно происходило практически постоянно до появления ледостава. Период между закладкой концептакулов и их созреванием до стадии зрелости половых продуктов и высыпания зигот длится около 80 дней.

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

5. Эмбрионы фукуса, его проростки и взрослые растения выдерживают значительные колебания солености от 30 ‰ и более до 10 ‰. Массовая гибель в условиях нулевой солености начинается на шестые сутки, а полная гибель происходит на пятнадцатые сутки. При этом они остаются не прикрепленными к субстрату. Экстремально низкая и нулевая соленость препятствует синтезу адгезивного материала.

6. Лед играет большую роль в распространении фукуса вдоль побережья. Плавающие льдины являются разносчиком вмерзших в них целых слоевищ или ветвей и рецептакулов, в том числе с созревшими половыми продуктами. Зиготы и эмбрионы фукуса не теряют жизнеспособности после их многомесячного содержания в темноте при температуре -23°C . Однако в последующем они отстают в развитии от эмбрионов, полученных от тех же маточных растений, но не подвергавшихся заморозке.

7. Эксперименты по искусственному выращиванию фукуса из зигот в природной среде показали, что в прикамчатских водах вполне возможно введение фукуса в одногодичную санитарную и товарную марикультуру при условии использования рассады, выращенной в благоприятных искусственных условиях среды. Суспензию зигот можно с успехом использовать для создания искусственных поселений фукуса на участках морских побережий с неподвижными жесткими грунтами.

Список публикаций по материалам диссертации

Публикации в научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Климова, А. В. Раннее развитие камчатских представителей *Fucus evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в условиях лабораторного культивирования / А. В. Климова, А. Н. Кашутин // Вестник КамчатГТУ. 2016. № 37. С. 50–56.

2. Кашутин, А. Н. Воздействие ледового покрова на межгодовые изменения состояния литоральных зарослей бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) / А. Н. Кашутин, А. В. Климова, Т. А. Ключкова // Вестник КамчатГТУ. 2018. № 44. С. 88–99 (DOI: 10.17217/2079-0333-2018-44-88-99).

3. Кашутин, А. Н. Физико-географические условия водного баланса Авачинской губы / А. Н. Кашутин, А. В. Климова, Е. В. Егорова // Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса. 2019. № 1 (39). С. 16–21.

4. Климова, А. В. Развитие проростков *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в изменяющихся условиях солёности, температуры и фотопериода / А. В. Климова, А. Н. Кашутин, Т. А. Ключкова // Вестник КамчатГТУ. 2019. № 49. С. 65–75 (DOI: 10.17217/2079-0333-2019-49-65-75).

5. Ключкова, Н. Г. Рост и размножение меченых растений *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) / Н. Г. Ключкова, А. Н. Кашутин, Т. А. Ключкова // Вестник КамчатГТУ. 2020. № 51. С. 55–65. (DOI: 10.17217/2079-0333-2020-51-55-65).

Международные рецензируемые научные журналы, зарегистрированные в базе данных Scopus (Elsevier)

6.1. Кашутин, А. Н. Сезонная динамика роста *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (C. Agardh) Н.Т. Powell, 1957 (Phaeophyceae: Fucales) в Авачинской

губе (юго-восточная Камчатка) / **А. Н. Кашутин**, А. В. Климова, Н. Г. Клочкова // Биология моря. 2019. Том. 45, № 4. С. 231–239.

6.2. **Kashutin, A. N.** The seasonal growth dynamics of *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (C. Agardh) H.T. Powell, 1957 (Phaeophyceae: Fucales) in the Avacha Bay (Southeastern Kamchatka) / **A. N. Kashutin**, A. V. Klimova, N. G. Klochkova // Russian Journal of Marine Biology. 2019. Vol. 45. № 4. P. 275–282. DOI: 10.1134/S1063074019040096 (переводная версия статьи 6.1).

Публикации в других изданиях

7. **Меджидова, Х. М.** Экспресс-метод определения антибиотико-резистентности *Klebsiellae pneumoniae* / Х. М. Меджидова, **А. Н. Кашутин**, В. В. Потапов, О. В. Перервенко, Е. А. Дворецкая, А. В. Кулешова, В. В. Малышев // Инновации в медицинской, фармацевтической, ветеринарной и экологической микробиологии к 135-летию со дня рождения академика В. М. Аристовского : тезисы Всероссийской научно-практической конференции. Санкт-Петербург : Санкт-Петербургская общественная организация «Человек и его здоровье», 2017. С. 62–67.

8. **Кашутин, А. Н.** Сезонное развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* в Авачинской губе / **А. Н. Кашутин**, В. А. Андреев, А. В. Климова // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы VIII Всероссийской научно-практической конференции (12–14 марта 2017 г.). Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2017. Ч. 1. С. 120–124.

9. **Климова, А. В.** Камчатская бурая водоросль *Fucus distichus* f. *evanescens* как перспективный объект марикультуры / А. В. Климова, **А. Н. Кашутин** // Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире : материалы III научной школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, с международным участием, посвященной 140-летию со дня рождения К. М. Дерюгина (15–21 апреля 2018 г, Москва – Звенигород). М. : ВНИРО, 2018. С. 99.

10. **Кашутин, А. Н.** Динамика роста *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в Авачинской губе в 2017 г. / **А. Н. Кашутин**, А. В. Климова // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы IX Всероссийской научно-практической конференции (20–22 марта 2018 г.). Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2018. С. 42–46.

11. **Кашутин, А. Н.** Деструкция водорослей-макрофитов Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) как следствие многолетних изменений ее состояния под влиянием климатического и антропогенного загрязнения / **А. Н. Кашутин**, Е. В. Егоров, И. А. Кашутина, А. В. Климова // Инновационное развитие науки и образования : монография. Пенза : МЦНС «Наука и просвещение», 2019. С. 122–146.

12. **Egorova, E. V.** Kamchatka brown algae *Eualaria fistulosa*, *Laminaria bongardiana* and *Fucus evanescens* as growth stimulators of agricultural plants /

E. V. Egorova, A. V. Klimova, **A. N. Kashutin**, N. G. Klochkova // Science and society – Methods and problems of practical application: 4th International conference (15th May 2018, Hamilton, Canada). Hamilton: Premier Publishing s.r.o., 2018. P. 63–67.

13. *Egorova, E. V.* The use of storm emissions Kamchatka brown algae at different times of collection in agriculture / E. V. Egorova, A. V. Klimova, **A. N. Kashutin**, N. G. Klochkova // Perspectives of Science and Education : V International Youth Conference (Mar 21, 2019 – Mar 22, 2019). 2019. P. 3–9. DOI: 10.29013/V-Conf-USA-6-3-9.

14. **Кашутин, А. Н.** Культивирование проростков у камчатской бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (Phaeophyceae, Fucales) в условиях низкой солености / **А. Н. Кашутин**, А. В. Климова // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы X Национальной (всероссийской) научно-практической конференции (19–21 марта 2019 г.). Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2019. С. 31–34.

15. *Перервенко, О. В.* Адаптивные изменения в работе иммунной системы у жителей Камчатки и изучение возможности иммунокоррекции с использованием морской бурой водоросли *Fucus distichus* / О. В. Перервенко, Х. М. Меджидова, **А. Н. Кашутин** // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы X Национальной (всероссийской) научно-практической конференции (19–21 марта 2019 г.). Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2019. С. 54–58.

16. *Перервенко, О. В.* К вопросу изученности климатической и антропогенной контаминации Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) / О. В. Перервенко, **А. Н. Кашутин**, Е. В. Егорова // Экология и климат : тезисы Всероссийской научной конференции с международным участием. СПб. : ИПК «Прикладная экология», 2020. С. 74–75.

17. **Кашутин, А. Н.** Постэмбриональное развитие бурой водоросли *Fucus distichus* (Phaeophyceae, Fucales) после длительного воздействия низкой отрицательной температуры / **А. Н. Кашутин**, Е. А. Шандин, Р. Г. Болотова // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы XI Национальной (всероссийской) научно-практической конференции (24–25 марта 2020 г.). Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2020. С. 129–133.

18. *Климова, А. В.* Динамика состояния популяции *Fucus distichus* subsp. *evanescens* в северо-восточной части Авачинской губы в 2016–2019 гг. / А. В. Климова, **А. Н. Кашутин** // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана : материалы VI Международной научно-практической конференции. Владивосток : Дальрыбвтуз, 2020. С. 80–84.

Кашутин Александр Николаевич

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

*Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук*

В авторской редакции
Набор текста А. Н. Кашутин
Верстка, оригинал-макет Е. Е. Бабух

Подписано в печать 10.03.2021
Формат 60*84/16. Печать цифровая. Гарнитура Times New Roman
Авт. л. 1,06. Уч.-изд. л. 1,22. Усл. печ. л. 1,0. Тираж 100 экз. Заказ № 1

Издательство Камчатского государственного технического университета

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