

КАМЧАТСКИЙ ФИЛИАЛ УЧРЕЖДЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ТИХООКЕАНСКОГО ИНСТИТУТА ГЕОГРАФИИ ДВО РАН

На правах рукописи

УДК 582.273: 581.5

ПИСАРЕВА НИНА АЛЕКСАНДРОВНА

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

Специальность 03.02.08 – экология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель –
доктор биологических наук
Клочкова Н.Г.

Петропавловск-Камчатский

2013

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР	7
1.1. Краткий обзор современной систематики красных водорослей.....	7
1.2. История изучения багряных водорослей у Камчатки и в сопредельных акваториях..	15
ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ.....	30
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	41
ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРАСНЫХ ПЛАСТИНЧАТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ.....	47
4.1. Морфолого-анатомическая характеристика, размножение и жизненные циклы. ..	47
4.2. Диагностическая ценность анатомо-морфологических признаков и проблемы идентификации красных пластинчатых водорослей	59
4.3. Экология красных пластинчатых водорослей и их адаптация к условиям загрязнения в прикамчатских водах.....	64
4.4. Химический состав красных пластинчатых водорослей и возможности их практического использования	73
ГЛАВА 5. РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КРАСНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД	78
ГЛАВА 6. БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ГЕНЕРАТИВНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ	130
6.1. Возрастная изменчивость	132
6.2. Сезонная изменчивость	138
6.3. Особенности экологии, географическая и индивидуальная изменчивость	142
6.4. Фенологическое, популяционное развитие и особенности жизненных циклов ...	151
Заключение	160
Список литературы.....	162

ВВЕДЕНИЕ

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

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

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

Цель и задачи работы. Цель настоящей работы – инвентаризация видового состава, получение данных по биологии развития, экологии, генеративной структуре популяций красных пластинчатых водорослей прикамчатских вод, оценка возможностей их практического использования. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

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

Научная новизна. В ходе ревизии пластинчатых багрянок описаны два новых для науки вида – *Neoabbottiella valentinae* и *N. decipiens*; восстановлен статус вида *Constantinea sitchensis*, обнаружен один вид, новый для дальневосточных морей России, один – для юго-восточной Камчатки. Впервые для 14 видов камчатских красных водорослей получены данные по сезонному развитию женской и мужской генеративных систем, при этом изучены и проиллюстрированы особенности строения ауксиллярных и карпогонных ветвей, гонимобластов на разных стадиях развития. Впервые получены сведения по фенологии пластинчатых багрянок, необходимые для понимания процессов их воспроизводства и экологической роли в прибрежных сообществах. Для изученных видов установлены эколого-ценотические оптимумы, отражающие их

требования к условиям обитания на шельфе Камчатки. На основании принципиальных различий возрастного и сезонного развития у пластинчатых багрянок выделены три типа морфогенеза. Открыта ранее неизвестная форма взаимоотношений пластинчатых багрянок с эндофитными диатомовыми водорослями.

Теоретическая и практическая значимость. Данные работы расширяют представление о биоразнообразии камчатской и в целом дальневосточной альгофлоры. Результаты изучения биологии развития пластинчатых багрянок могут служить основой для разработки экологического мониторинга состояния прибрежных вод камчатского шельфа, рационального использования ресурсов потенциально промысловых видов и разработки рекомендаций по их охране и воспроизводству. Полученные результаты могут использоваться в вузовском образовательном процессе.

Положения, выносимые на защиту:

1. Изучение стратегии возрастного и сезонного развития пластинчатых багрянок позволяет выделить у них три типа морфогенеза.
2. В популяциях большинства видов пластинчатых багрянок доминирует половое поколение, в котором мужские гаметофиты составляют не более 10% от ее общей численности.
3. Для изученных пластинчатых багрянок характерен растянутый период размножения, связанный с постепенной закладкой и созреванием генеративных органов.

Степень достоверности и апробация работы. Достоверность диссертационной работы подтверждена большим объемом обработанного материала, многолетними сезонными исследованиями, привлечением сравнительных материалов из других районов российского Дальнего Востока, использованием современной альгологической литературы. Результаты исследования были представлены на I Международной конференции «Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (Москва, 2002 г.); международной научно-практической конференции «Рыбохозяйственное

образование Камчатки в XXI веке» (Петропавловск-Камчатский, 15–16 октября 2002 г.); I и II сессиях Камчатского отделения Русского ботанического общества (Петропавловск-Камчатский, 2004–2005 гг.); научно-технических конференциях КамчатГТУ (2004–2005 гг.); V, VII, IX и XIV международных конференциях «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2004, 2006, 2008, 2013); III Всероссийской конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Пущино, 2008); всероссийской конференции «Современное состояние водных биоресурсов» (Владивосток, 2008); всероссийской конференции «Биология: теория, практика, эксперимент» (Саранск, 2008); XIII съезде Русского ботанического общества (Тольятти, 16–22 сентября 2013 г.).

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

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

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

ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. Краткий обзор современной систематики красных водорослей

Красные водоросли – весьма многочисленная группа. По оценкам специалистов она включает в настоящее время около 6 тыс. видов, относящихся более чем к 700 родам и 38 порядкам (Kapraun, Freshwater, 2012; Guiry, Guiry, 2013). Взгляды на классификацию представителей Rhodophyta до настоящего времени остаются неоднозначными.

Как обособленная группа красные водоросли впервые были выделены в самом начале XIX в. в работе М. Лямуро (Lamouroux, 1813), а первые попытки их систематизации были проведены позднее К. Агардом (С.А. Agardh, 1824). Развернутая система багрянок впервые была дана Я. Агардом (J.G. Agardh, 1842, 1862, 1876; и др.), обработавшим большое количество водорослей, собранных в разных районах Мирового океана.

Вплоть до конца XX в. багрянки относили к обособленному отделу царства Plantae – Rhodophyta. Но уже к этому времени взгляды на выделение классов и подклассов были разными. Классификация Rhodophyta на уровне порядков до начала молекулярно-генетических исследований была основана только на особенностях полового размножения, в частности, на строении женской репродуктивной системы и развитии зиготы после оплодотворения. Одним из первых исследователей, посвятивших многие годы изучению размножения багрянок, был Ф. Шмитц (Schmitz, 1889, 1892). Он и предложил первую классификацию для наиболее крупного класса – флоридиевых, основываясь на результатах наблюдения за различиями в строении и развитии карпоспорофитов, которые он рассматривал как особое, третье поколение в цикле развития багрянок.

В соответствии с предложенной Ф. Шмитцем классификацией отдел Rhodophyta подразделялся на порядки Nemalionales, Gigartinales, Rhodymeniales и Cryptonemiales. К немалиевым были отнесены роды с наиболее примитивным

строением женской репродуктивной системы и упрощенным развитием зиготы, при котором карпоспорофит появляется непосредственно от карпогона после оплодотворения яйцеклетки. К гигартиновым водорослям в его классификации относились те из них, у которых ядро карпогона до оплодотворения перемещается в ауксиллярную клетку, имеющую пространственное соединение с карпогоном, а карпоспорофит развивается во внутренних тканях слоевища. К порядку *Rhodymeniales* Ф. Шмитц отнес водоросли, у которых в женской генеративной системе, как и у гигартиновых, наблюдается слияние карпогона с ауксиллярными клетками, и таким образом формируется структура, называемая прокарп. Карпоспорофит при этом образуется на поверхности слоевища и имеет вид бугорков. У представителей порядка *Cryptonemiales*, как и у *Gigartinales*, прокарп иногда отсутствует, а карпоспорофит может развиваться как внутри слоевища, так и на его поверхности.

Ф. Ольтманс (Oltmanns, 1904–1905) добавил к системе Ф. Шмитца пятый порядок – *Ceramiales*, на основании того, что ауксиллярные клетки у его представителей возникают только после оплодотворения яйцеклетки. Шведский альголог Г. Килин на основании обширных таксономических исследований багряных водорослей (Kylin, 1923, 1925, 1932, 1956) включил в их классификацию шестой порядок – *Gelidiales*, выделив его из порядка *Nemaliales*, на основании иного жизненного цикла у его представителей (Kylin, 1923). У видов этого порядка ауксиллярные клетки не участвуют в формировании карпоспорофитов (Kylin, 1928).

Систематика багрянок на уровне семейств до начала молекулярных исследований была основана на различиях в морфологии слоевищ и особенностях развития женской генеративной системы. В основу выделения семейств были положены различия в местоположении и функциях ауксиллярных клеток, количестве карпогонов на карпогонной ветви, общем количестве клеток в генеративной системе, а также в характере клеточного слияния, образующегося при формировании карпоспорофитов (Kylin, 1956; Norris, 1957; Balakrishnan, 1960, 1962; Abbott, 1968; Chiang, 1970; и др.).

Большой вклад в классификацию багрянок на уровне родов внес упомянутый выше Г. Килин. Его монография «Die Gattungen der Rhodophyceen» (Kylin, 1956) до сих пор считается классической. Помимо строения и размножения красных водорослей он изучал сам и использовал для таксономических построений литературные данные по их развитию, физиологии и биохимии. Свою систему Rhodophyta он основал на различиях в строении и развитии женских репродуктивных органов. В описание каждого рода Г. Килин включил иллюстрации, информацию о типовом виде и других его представителях, известных к тому времени. Для определения родов, семейств и порядков он использовал дихотомические ключи, широко применяемые в ботанических исследованиях. Предложенная им классификация была принята морскими альгологами и в течение многих десятилетий использовалась практически без изменений, что отмечают многие исследователи (Saunders, Kraft, 1997; Maggs, Gabrielson, 2003; Saunders, Hommersand, 2004).

Дальнейшее развитие систематики багрянок связано с развитием культуральных исследований. Использование лабораторных культур водорослей позволило детально изучить циклы их развития, уточнить родовую принадлежность, объем таксонов более высокого ранга, и, что особенно важно, описать новые порядки и семейства. Например, при изучении видов порядка Cryptonemiales было установлено, что некоторые его семейства, имея большое сходство в строении генеративных структур, различаются между собой типом роста слоевищ (Balakrishnan, 1960; Перестенко, 1975). Так, при некотором сходстве видов криптонемиевых водорослей было выявлено, что одни из них, отнесенные к группе видов *Dumontia*, имеют одноосевой тип роста, при котором рост слоевища осуществляется за счет деления апикальной клетки центральной нити, а другие, отнесенные к группе *Dilsea*, имеют центральный пучок нитей, в котором делятся все их апикальные клетки (Umezaki, 1972). Такой тип роста слоевища называют многоосевым или фонтанным.

В ходе культуральных исследований было также обнаружено, что представители разных родов багряных водорослей на самом деле являются лишь

разными стадиями развития видов, имеющих гетероморфные дигенетические диплогаплобионтные циклы развития. Так, например, оказалось, что корковая водоросль *Cruoria sp.* является не самостоятельным видом, а спорофитной генерацией представителей родов *Turnerella* и *Mastocarpus* (South, Hooper, 1972; Kasahara, 1980), а *Trailiella intricata* – это спорофитная стадия в жизненном цикле *Bonnemaisonia hamifera* (Harder, Koch, 1949).

На основании различий в дигенетических циклах развития видов Rhodymeniales этот порядок был разделен на два: Rhodymeniales и Palmariales (Guiry, 1978). В данном случае М. Гири и Д. Ирвин в ходе культивирования видов указанных порядков установили, что циклы развития родимениевых водорослей изоморфные, а пальмариевых – гетероморфные, но при этом мужские гаметофиты у них имеют ту же морфологию, что и спорофиты, а женские представляют собой небольшие корочки. Отметим, что именно в связи с открытием таких особенностей жизненных циклов возникли первые сомнения в том, что признаки, характеризующие строение женской репродуктивной системы и развитие карпоспорофитов после оплодотворения, являются достаточными для разделения багрянок на порядки (цит. по Withall, Saunders, 2006).

Развитие методов электронной микроскопии и их использование в таксономических исследованиях красных водорослей еще больше изменило взгляды на их классификацию. При изучении внутриклеточной организации разных видов были обнаружены большие различия в строении их отдельных структур, особенно поровых пробок. Оказалось, что последние могут иметь или не иметь один или два покрывающих слоя. Ультрамикроскопические исследования лишний раз подтвердили правильность выделения Palmariales в качестве самостоятельного порядка (Pueschel, Cole, 1982). Гетерогенность ультраструктуры поровых пробок у Nemaliales и Cryptonemiales обусловила необходимость изменений в таксономической системе красных водорослей. К. Пьешел и К. Коул (Pueschel, Cole, 1982) обосновали самостоятельность порядка Gelidiales и изменили таксономическое положение многих видов порядка Nemaliales. Входявшие в него ранее семейства Bonnemaisoniaceae и Naccariaceae они выделили в

самостоятельный порядок *Bonnemaisoniales*, а семейства красных пресноводных водорослей *Batrachospermaceae*, *Lemaneaceae* и *Thoreaceae*, также принадлежавших ранее к немалиевым, отнесли к новому, описанному ими порядку *Batrachospermales*. На основании данных изучения ультраструктуры клеток, морфолого-анатомической организации и циклов развития водорослей серьезному пересмотру подвергся порядок *Cryptonemiales*. Несколько ранее входивших в него семейств со специфическими особенностями строения клеток и развития были возведены в ранг отдельных порядков: *Hildenbrandiales* (Pueschel, Cole, 1982) и *Corallinales* (Silva, Johansen, 1986).

Систематика отдела *Rhodophyta* на уровне классов ранее основывалась на различиях в строении клеток, типе роста и особенностях жизненных циклов (А. Зинова, 1955; Виноградова, 1977; Kraft, 1981; West, Hommersand, 1981; Gabrielson, Garbary, 1986; Graham, Wilcox, 2000; Lee, 2008; и др.). На основании этих признаков несколько десятилетий назад багряные водоросли включали в единственный класс *Rhodophyceae*, который подразделяли на два подкласса: *Bangiophycidae* и *Florideophycidae*. В основу этого деления было положено различия в организации генеративных структур и характере пор, соединяющих материнскую и дочернюю клетки. Так, считалось, что представители класса *Bangiophycidae* не имеют между последними первичных поровых связей, им не свойственен апикальный рост, а генеративные структуры у них весьма примитивны, в то время как представители класса *Florideophycidae*, напротив, имеют первичные поровые связи, апикальный рост и характеризуются сложным половым размножением, приводящим к появлению карпоспорофита – третьего поколения в тригенетическом жизненном цикле.

Позднее было обнаружено, что апикальный рост встречается и у представителей подкласса *Bangiophycidae*, например, у нитчатой стадии развития бангиевых, известной под названием *Conchocelis* (Dixon, 1973; Gtetz et al., 1983; и др.). В жизненном цикле некоторых бангиевых были также описаны первичные поры и случаи более сложного полового размножения (А. Зинова, 1955). С другой стороны, было обнаружено, что некоторым представителям подкласса *Florideophycidae* не

свойственен апикальный рост. Так, у кораллиновых наблюдается интеркалярный (промежуточный) рост (Dixon, 1973). И, наконец, в ходе культуральных исследований было обнаружено, что тригенетический цикл развития встречается и у представителей бангиевых водорослей, например, у видов порядка *Batrachospermales*. В связи с этим П. Габриэльсон с соавторами предложил упразднить деление багрянок на подклассы и объединил их в единственный класс – *Rhodophyceae* (Gabrielson et al., 1985, цит. по Lee, 2008).

Дальнейшее развитие систематики багрянок было связано с активным внедрением в практику альгологических исследований методов молекулярно-генетического анализа. С их помощью были уточнены таксономическое положение и объем некоторых родов багрянок (Harper, Saunders, 2002; Lee et al., 2009; Arakaki et al., 2011; и др.). Эти методы были широко использованы и при определении объема более крупных таксономических групп – семейств и порядков (Hommersand et al., 1994, 1999; Freshwater et al., 1994; Fredericq et al., 1996, 1999; Harper, Saunders, 2001; Hughey et al., 2001; Tai et al., 2001; Saunders et al., 2004; Le Gall, Saunders, 2007; Saunders, 2008; Clarkston, Saunders, 2010; и др.).

Получение большого количества молекулярных данных для разных видов красных водорослей вызвало необходимость их переосмысления. Эта работа в наиболее полном объеме была выполнена Г. Сондерсом и М. Хоммерсэндом (Saunders, Hommersand, 2004) и Х. Юном с соавторами (Yoon et al., 2006). Они составили новую иерархическую систему *Rhodophyta*. Различия в их классификациях представлены в последней из цитируемых работ (Yoon et al., 2006).

Х. Юн с соавторами объединили багрянки с некоторыми одноклеточными сине-зелеными водорослями в единый отдел *Rhodophyta* и подразделили его на два подотдела. В один из них они включили только одноклеточные *Cyanodinophyta*, а в другой – все морфологически разнообразные *Rhodophyta*. В последний подотдел входит абсолютное большинство известных видов багрянок. Он разбит на несколько классов, два из которых, *Bangiophyceae* и *Florideophyceae*, были описаны еще в прошлом веке, а остальные, включающие очень необычные по организации и непохожие друг на друга виды багрянок, были отнесены к

недавно описанным самостоятельным классам Rhodellophyceae (Cavalier-Smith, 1998), Compsopogonophyceae (Saunders, Hommersand, 2004), Porphytiophyceae и Stylonematophyceae (Yoon et al., 2006).

Г. Сондерс и М. Хоммерсэнд (Saunders, Hommersand, 2004) все багрянки отнесли к подцарству Rhodoplantae в царстве Plantae, которое состоит из двух отделов: Cyanidiophyta с единственным классом Cyanidiophyceae, и Rhodophyta, включающим подотделы Rhodellophytina, Metarhodophytina и Eurhodophytina. В последний из них входит класс Florideophyceae с четырьмя подклассами: Hildenbrandiophycidae, Ahnfeltiophycidae, Nemaliophycidae и Rhodymeniophycidae. Следует отметить, что в широко известной международной электронной базе данных (Guiry, Guiry, 2013), представляющей собой альгологическую сводку по флоре Мирового океана, используется таксономическая система багрянок, разработанная Г. Сондерсом и М. Хоммерсэндом.

Необходимо упомянуть, что в рассмотренных классификациях все перечисленные выше классы, кроме Florideophyceae, включают не более 1% от общего количества известных видов красных водорослей и зачастую содержат монотипные порядки и семейства. В то же время в класс Florideophyceae, в соответствии с современными представлениями, входит 27 порядков, к которым относятся разнообразные в морфологическом отношении виды.

Подкласс Rhodymeniophycidae, входящий в состав флоридиевых, является самым крупным и включает в свой состав порядки Ceramiales, Bonnemaisoniales, Gelidiales, Gigartinales, Halymeniales, Rhodymeniales (Gabrielson et al., 2006). При этом количество видов, для которых были проведены детальные молекулярные исследования, составляет очень небольшую долю от общего числа. Особенно это касается вновь описанного порядка Halymeniales, в который входит более 270 видов, относящихся к 26 родам (Guiry, Guiry, 2013).

Говоря о современной классификации багрянок, необходимо отметить недавно вышедшую таксономическую ревизию упомянутой выше работы Г. Килина (Kylin, 1956), выполненную К. Шнейдером и М. Винном (Schneider, Wynne, 2007) спустя 50 лет после ее выхода. Появление этой работы было вызвано значительными

изменениями в таксономии багрянок и появлением большого количества описанных за этот период родов и видов. В сводке К. Шнейдера и М. Винна приведены данные о 834 родах красных водорослей из 32 порядков. Для всех таксонов указаны синонимы, даны ссылки на литературу. Эта работа ценна тем, что в ней приведены все роды багрянок, известные к 2007 году, даны ссылки на публикации, содержащие их первоописания и все последующие номенклатурные комбинации. Отметим, что в работе К. Шнейдер и М. Винн использовали в основном классификацию Rhodophyta, разработанную Г. Сондерсом и М. Хоммерсэндом (Saunders, Hommersand, 2004).

Помимо анатомо-морфологических, культуральных, ультраструктурных и молекулярно-генетических исследований, в систематике багрянок не потеряли актуальности и хемотаксономические данные. Их накопление было особенно активным в 80–90-х гг. прошлого века (Khotimchenko, et al., 1990; Rennis, Ford, 1992; и др.) и продолжается по настоящее время (Falshaw, Furneaux, 2009). При этом большинство авторов признает, что химический состав красных водорослей не является основополагающим при таксономическом делении этой группы ниже уровня классов (Gabrielson, Garbary, 1986).

Изученные нами роды и виды багрянок принадлежат порядкам Cryptonemiales и Gigartinales. Они довольно близки между собой и, как упоминалось выше, ранее различались только типом формирования ауксиллярной системы (Kylin, 1956). Вероятно, поэтому позже их объединили в единый порядок Gigartinales (Kraft, Robbins, 1985). Однако позднее один из авторов упомянутой работы в соавторстве с Г. Сондерсом на основании молекулярно-генетических и ультраструктурных исследований вновь разделил этот порядок (Saunders, Kraft, 1996), но при этом многие входившие ранее в порядок Cryptonemiales семейства и роды были отнесены к порядку Halymeniales. Статусы трех порядков, к которым относятся изученные нами виды (Gigartinales, Cryptonemiales и Halymeniales) до сих пор неоднозначны (Masuda et al., 1999; Kraft, Saunders, 2000; Silva, 2002). Отметим также, что в ходе молекулярно-генетических исследований эти виды время от времени переносились в разные порядки и семейства или даже

включались во вновь создаваемые порядки (Saunders, Kraft, 1996). При этом авторы, предлагавшие номенклатурные преобразования, часто указывали на то, что до проведения более детальных исследований считают их временными.

Новый подход к систематике таксонов Rhodophyta, основанный на результатах молекулярных исследований, в настоящее время считается самым передовым. Многие исследователи полагают, что полученные с их помощью данные играют более важную роль в таксономии багрянок, чем традиционные анатомо-морфологические признаки. Как отмечает Р. Ли (Lee, 2008), использование новых методов исследования привело к формированию еще более сложной и запутанной, чем прежде, системы Rhodophyta. Насколько она сложна, можно судить по тому факту, что сам Р. Ли не решился представить ее в полном объеме студентам Кембриджа, изучающим альгологию, о чем и написал в четвертом издании своей работы (Lee, 2008).

Учитывая все, о чем было сказано выше, следует признать, что законченная классификация красных водорослей на уровне высших таксонов еще не разработана. Попытки построить их естественную систему на основе сходства-различия строения нуклеиновых кислот по данным, имеющимся для ничтожно малого числа видов, не представляющих все роды и семейства, распространенные в Мировом океане, на наш взгляд, пока нельзя назвать совершенными. В них не используется комплексный анализ признаков и важнейшие из них – анатомо-морфологические – зачастую игнорируются. Явно обозначившийся крен в сторону молекулярной биологии отодвигает на неопределенное время решение этой сложной задачи. Вопрос о том, стоит ли увлекаться этими методами исследования, игнорируя традиционные, на которых строилась вся биологическая систематика, остается открытым.

1.2. История изучения багряных водорослей у Камчатки и в сопредельных акваториях

Изучение водорослей, в том числе красных, было начато в прибрежных акваториях Камчатки и сопредельных районах более 250 лет назад, со времен Второй экспедиции Витуса Беринга (1740–1742 гг.). В ходе ее работы

Г.В. Стеллер и С.П. Крашенинников собрали небольшие коллекции макрофитов. Они послужили С. Гмелину материалом для описания нескольких представителей морской альгофлоры Камчатки (Gmelin, 1768), в том числе багрянок *Constantinea rosa-marina* (Gmelin) Postels et Ruprecht (описанного как *Fucus rosa-marina*), *Dumontia contorta* (Gmelin) Ruprecht (как *Fucus contortus*).

В дальнейшем небольшие коллекции водорослей были собраны у берегов восточной Камчатки во время первой кругосветной экспедиции И.Ф. Крузенштерна (1821–1822 гг.), плавания О.А. Коцебу (1815–1818 гг.) и экспедиции Ф.П. Литке (1826–1829 гг.). Материалы этих экспедиций стали достоянием Российской Академии наук и легли в основу первой для северных районов Тихого океана альгофлористической сводки «Изображения и описания морских растений, собранных в северном Тихом океане» (Постельс, Рупрехт, 1840). Вплоть до начала XX века она оставалась единственным научным источником, содержащим сведения о морских водорослях Камчатки. В ней приведено описание 59 видов багрянок, 35 из которых были новыми для науки, например, *Gloiopeltis furcata* (Postels et Ruprecht) J. Agardh (как *Dumontia furcata*) и некоторые представители кораллиновых. Пластинчатые багрянки, известные в настоящее время как *Kallymeniopsis lacera* (Ruprecht) Perestenko, *Velatocarpus pustulosus* (Postels et Ruprecht) Perestenko, *Opuntella ornata* (Postels et Ruprecht) A. Zinova, *Turnerella mertensiana* (Postels et Ruprecht) Schmitz были отнесены А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом к родам *Iridaea* Bory или *Schizymenia* J. Agardh.

Во второй половине XIX – начале XX вв. коллекции водорослей собирались участниками различных научно-промысловых экспедиций. Среди них особо стоит отметить Н.А. Гребницкого, который собрал обширный гербарий водорослей у берегов Камчатки в 1870–1880-е гг., а у Командорских островов – в 1878–1881 гг. Значительной вехой в исследовании флоры о. Беринга явилась книга Ф.Р. Чельмана (Kjellman, 1889) – участника берингоморской научной экспедиции на судне «Вега». В работе Ф.Р. Чельмана на Командорах впервые указываются некоторые виды кораллиновых, делессериевых и церамиевых водорослей, а из видов, изученных нами,

– *C. rosa-marina*, *O. ornata* (как *Callymenia ornata* (Postels et Ruprecht) J. Agardh)) и *T. mertensiana* (как *Schizymenia mertensiana* (Postels et Ruprecht) J. Agardh).

В 1908–1909 гг. на Камчатке работала комплексная экспедиция Ф.П. Рябушинского. Во время этой экспедиции сотрудники Ботанического института РАН Н.Н. Воронихин и В.П. Савич собрали коллекции водорослей в Авачинском и Кроноцком заливах. Результаты обработки этих материалов были опубликованы в трудах указанной экспедиции (Савич, 1914; Воронихин, 1914). Кроме списка видов, включавшего первую находку *T. mertensiana* у юго-восточной Камчатки, в работе В.П. Савича (Савич, 1914) впервые было составлено подробное описание распределения водорослей в Авачинской губе.

В 1920–1922 гг. на Камчатке работала шведская Камчатская ботаническая экспедиция. Сбор альгологического материала у восточного побережья полуострова провел Э. Хультен, а его обработку – Т. Арвидсон (Arwidsson, 1932). К ранее известному списку камчатских водорослей он добавил еще 6 видов, ранее не указывавшихся для этого района.

С конца 1920-х до начала 1940-х гг. изучение морских биологических ресурсов дальневосточных морей проводилось по единой общегосударственной программе, в которой водорослям уделялось большое внимание. Альгологические исследования на Дальнем Востоке вела сотрудница Ботанического института АН СССР Е.С. Зинова. На основании большого количества материалов прошлых лет она выполнила инвентаризацию морской флоры Берингова моря и юго-восточной Камчатки. В ее работе (Зинова, 1933) приводится список из 73 видов водорослей Камчатки. В 1940 г. была опубликована другая ее работа с описанием водорослей Командорских островов (Зинова, 1940), которая основывалась на результатах изучения материалов экспедиции Зоологического института (ЗИН АН СССР), собранных Е.Ф. Гурьяновой в 1930–1931 гг. и материалов Тихоокеанского института рыбного хозяйства (ТИРХ), собранных Е.А. Кардаковой-Преженцовой в 1929–1931 гг.

В работе Е.С. Зиновой (1940) для Командорских островов в числе других описаны виды *Constantinea rosa-marina* и *C. sitchensis* Postels et Ruprecht, а также

несколько видов пластинчатых красных водорослей: *T. mertensiana* (как *Callymenia reniformis*), *Opuntiella ornata* и *Crossocarpus lamuticus* Ruprecht (оба вида как *Callymenia ornata*). Отметим также, что Е.А. Кардакова-Преженцова опубликовала данные обработки своего материала несколько раньше – в 1938 г. (Кардакова-Преженцова, 1938) и при этом указала на Командорах вид *Velatocarpus pustulosus* (как *Iridaea pustulosa*). В 1954 г. появилась повторная флористическая сводка Е.С. Зиновой, в которую она включила все имевшиеся к тому времени данные о водорослях юго-восточной Камчатки (Зинова, 1954а). В том же году вышла другая ее статья по водорослям Охотского моря (Зинова, 1954б). Из пластинчатых водорослей в ней описываются виды *C. lamuticus*, *O. ornata* и *T. mertensiana*. Таким образом, Е.С. Зинова в общей сложности указала в своих работах 67 видов красных водорослей для юго-восточной Камчатки, и 89 – для Командорских островов. Помимо морфо-анатомических характеристик она привела в описаниях к видам данные об их распространении и распределении.

В первой половине XX в. сведения о морских водорослях юго-восточной Камчатки дополнили материалы японских альгологов (Okamura, 1928; Nagai, 1933). Особенно большой вклад они внесли в изучение островной альгофлоры российского Дальнего Востока. Работы Йамады и Нагаи (Yamada, 1935; Nagai, 1940, 1941) по Курильским островам и Токиды (Tokida, 1954) по Сахалину по сей день имеют большую научную значимость. В них, в частности, приведены сведения о видах *O. ornata* (как *Callymenia ornata*) (Nagai, 1941), *T. mertensiana*, *Schizymenia dubyi* (Yamada, 1935; Tokida, 1954). В работе Токиды (Tokida, 1954), кроме того, описывается вид *Pugetia palmatifolia* (= *Hommersandia palmatifolia*), а другие пластинчатые багрянки указаны в ней под названием *Callymenia reniformis*.

Особым этапом изучения альгофлоры российского Дальнего Востока является обработка материалов экспедиций, организованных академическими институтами БИН АН СССР, ИО АН СССР с целью изучения морской флоры и фауны Южных Курил, о. Сахалин, материкового побережья Японского моря. Публикации А.Д. Зиновой и Т.Ф. Щаповой содержат достаточно интересные сведения и о флоре Rhodophyta. В 1960-е гг. А.Д. Зинова обработала сезонные альгологические сборы

гидробиолога ЗИН АН СССР Н.Н. Спасского по юго-восточной Камчатке и составила общий список видового состава ее альгофлоры. Сам Н.Н. Спасский описал общие закономерности распределения бентосных организмов данного района, в том числе водорослей, и дал характеристику донного населения в зависимости от типов грунтов (Спасский, 1961).

История альгологических исследований у побережья Камчатки с середины 1960-х гг. в той или иной мере связана с альгопромысловой оценкой ее водорослевых ресурсов. В эти годы в Северно-Западной Пацифике активно работали сотрудники лаборатории гидробиологии и альгологии ВНИРО и СахТИНРО. Наиболее значимые результаты изучения фитобентоса юго-восточной Камчатки дали экспедиции ВНИРО и СахНИРО 1966 и 1967 гг. Полученные ими данные нашли свое отражение в работах Е.И. Блиновой и И.С. Гусаровой (1970, 1971). В одной из них (Блинова, Гусарова, 1970) на побережье юго-восточной Камчатки впервые были указаны виды *Cirrulicarpus gmelini* (Grun.) Tokida et Masaki, *Neodilsea yendoana* Tokida, *Fimbrifolium spinulosum* (Ruprecht) Perestenko, *Odonthalia setacea* (Ruprecht) Perestenko и др. В другой публикации тех же авторов (Блинова, Гусарова, 1971) приводится список, включающий 21 вид сублиторальных красных водорослей, обнаруженных ими у юго-восточной Камчатки, а также даны сведения о частоте их встречаемости, распределении и экологии. В этой работе И.С. Гусарова и Е.И. Блинова не провели идентификацию пластинчатых багрянок, и кроме *T. mertensiana* и *N. yendoana*, они были отнесены ими к сборному виду *Callymenia sp.*

Последующие альгологические исследования в Беринговом море и у юго-восточной Камчатки проводились, в основном, участниками литоральных и сублиторальных экспедиций, организованных Институтом биологии моря (ИБМ) ДВНЦ АН СССР. При этом особое внимание уделялось изучению видового состава и структуры бентосных сообществ литоральной зоны. В 1970 г. у восточной Камчатки работала литоральная гидробиологическая экспедиция ИБМ ДВНЦ АН СССР. В этой работе принимали участие альгологи К.В. Виноградова и Н.Г. Клочкова. Собранные ими материалы послужили основой для составления и

дополнения флористических списков разных районов Камчатки (Клочкова, 1976, 1977; Виноградова и др., 1978), а позднее – для монографий Н.Г. Клочковой и В.А. Березовской (1997, 2001). Собранные у Камчатки материалы использовались и для публикаций других авторов, проводивших таксономические ревизии отдельных групп водорослей, в том числе красных.

В 1972 г. на Командорских островах проходила гидробиологическая экспедиция ИБМ ДВНЦ АН СССР под руководством В.И. Лукина, в ходе которой изучалась сублиторальная биота. В том же году у восточной Камчатки работала экспедиция ЗИН РАН под руководством А.Н. Голикова. Полученные ими материалы использовались для таксономических ревизий, в которых альгологами БИНа и ИБМ описывались новые для науки роды и виды красных водорослей, дополнялись и уточнялись родовые и видовые описания. Так, А.Д. Зинова уделила особое внимание изучению делессериевых водорослей (А. Зинова, 1965, 1972а, 1976; и др.), но одна из ее работ посвящена пластинчатым водорослям *Turnerella* и *Opuntiaella* (А. Зинова, 1972б). В этой работе она описывает новый для науки вид *T. fusco-purpurea*, который позднее был отнесен Л.П. Перестенко к южно-курильской популяции *T. mertensiana* (Перестенко, 1976). В той же публикации А.Д. Зинова создала новую номенклатурную комбинацию для *Iridaea ornata* Postels et Ruprecht, переведя ее в род *Opuntiaella*, описанный Г. Килиным (Kylin, 1925). В другой публикации совместно со своим соавтором (А. Зинова, Гусарова, 1977) ею был описан новый вид рода *Kallymeniopsis* – *K. verrucosa* A. Zinova et Gussarova.

Материалы, собранные во время многочисленных экспедиций, в том числе и упомянутых выше, послужили толчком для изучения красных водорослей дальневосточных морей другими российскими альгологами. Так, В.Ф. Макиенко (1971) провела ревизию некоторых родов гигартиновых. Кораллиновые водоросли были описаны в работах Н.Г. Клочковой (Клочкова, 1980; Клочкова, Демешкина, 1985, 1987; и др.), Л.В. Жаковой (1985). Однако наибольший вклад в изучение красных водорослей внесла Л.П. Перестенко. В период с конца 1960-х до 1990-х гг. выходила серия ее работ, посвященных ревизиям отдельных таксонов

Rhodophyta (Перестенко, 1967а, б, 1973, 1975, 1976, 1977а, б, 1978, 1982 а, б, 1983а, б, 1986, 1988б; и др.). Среди них несколько статей содержат результаты таксономической обработки пластинчатых водорослей.

В одной из них (Перестенко, 1975) описываются новые для науки роды и виды: *Abbotia araneosa* Perestenko, *Beringia castanea* Perestenko, *Kallymeniopsis lacera*, а также другие виды этого рода – *K. circinnata* Perestenko и *Kallymeniopsis pustulosa* (Postels et Ruprecht) Perestenko. В этой же статье ею было описано новое для науки семейство Crossocarpaceae, которое отличается от близкого к нему семейства Kallymeniaceae характером образования клетки слияния. К этому семейству она отнесла роды *Crossocarpus*, *Kallymeniopsis*, *Cirrulicarpus*.

Другая статья Л.П. Перестенко (1976) посвящена дальневосточным представителям двух родов пластинчатых Rhodophyta – *Opuntiella* и *Turnerella*. В ней подробно описываются *T. mertensiana* и новый для науки вид *T. glaphyra* Perestenko, позднее сведенный ею в синонимы произрастающего в Охотском море вида *T. septentrionales* (Перестенко, 1994). Для рода *Opuntiella* в этой статье приводятся все известные синонимы, и дается описание вида *O. ornata* из дальневосточных морей России.

Еще одна работа Л.П. Перестенко (1986) посвящена новому для науки роду дальневосточных морей России – *Velatocarpus*. В статье приводится дифференцированный диагноз этого рода с указанием признаков, хорошо отличающих его от близкородственных родов пластинчатых багрянок, и описания двух видов этого рода: *V. ochotensis* и *V. kurilensis*. Необходимо отметить, что *V. ochotensis* позднее был сведен в синонимы *V. pustulosus* (Перестенко, 1988), а остальные до сих пор считаются самостоятельными видами. Кроме того, в этой статье на основании изучения рода *Pugetia* вид *P. palmatifolia* Tokida, описанный Ю. Токидой (Tokida, 1948), был переведен ею в род *Hommersandia* Hansen et Lindstrom. Однако номенклатурная комбинация для *H. palmatifolia* (Tokida) Perestenko не была оформлена автором в соответствии с правилами ботанической номенклатуры, поэтому позднее ее оформили другие исследователи (Selivanova, Zhigadlova, 1997).

Среди работ, расширяющих представление о флоре багрянок Командорских островов, следует упомянуть статью И.С. Гусаровой и Б.И. Семкина (1986). В ней впервые для этого района указываются виды *Constantinea subulifera* и *Neodilsea yendoana*, и упоминаются другие пластинчатые багрянки: *B. castanea*, *K. lacera*, *N. araneosa*, *O. ornata*, *Schizymenia pacifica* Kylin, *T. mertensiana*, *V. pustulosus* (как *K. pustulosa*.)

В 1980-х гг., когда в Петропавловске-Камчатском был организован Камчатский отдел ИБМ (КО ИБМ ДВНЦ, ныне – Камчатский филиал Тихоокеанского института географии), началось изучение биоты юго-восточной Камчатки и Командорских островов, в том числе и водорослевых сообществ. В целом ряде публикаций сотрудников отдела, вышедших в 1980–1990-х гг., появились сведения о водорослях этих районов, в том числе и красных (Селиванова, 1987; Гидробиологические исследования ..., 1989; Клочкова, Селиванова, 1989; Клочкова, 1993, 1994, 1996; и др.). При этом часть публикаций Н.Г. Клочковой посвящена результатам изучения альгофлоры других районов российского Дальнего Востока, в которых, между тем, подробно описаны и в ряде случаев проанализированы багрянки, встречающиеся и у берегов Камчатки.

В конце 80-х гг. прошлого века сотрудница ТИНРО-центра М.В. Суховеева изучала заросли ламинариевых водорослей Камчатского и Озерного заливов. В ходе альгопромысловой экспедиции она собрала очень интересный гербарий Rhodophyta. Результаты его обработки вместе с данными промысловой съемки были представлены ею в годовом отчете ТИНРО и некоторых публикациях (Суховеева, 1987; Суховеева, Клочкова, 1990).

Многочисленные сведения о новых видах и отдельных флористических находках красных водорослей в прикамчатских водах и сопредельных акваториях можно найти в ряде других работ российских альгологов (Возжинская, 1965, 1967; Виноградова, 1973, 1995, 1996; Толстикова, 1974; Клочкова, 1978, 1985, 1987а, б; 1996; Селиванова, 1988; Перестенко, 1993, 1996, 1997, 2001, 2002). Эти публикации представляют собой ревизии родов, первоописания видов, списки

альгофлор (Писарева, Ключкова, 2008г) и дополнения к ним или описания фитоценозов водорослей в определенных районах.

В монографиях по водорослям отдельных районов дальневосточных морей, вышедших в свет в конце прошлого века, приводятся ценные описания видов Rhodophyta, включая и изученные нами. Это книги Л.П. Перестенко по водорослям залива Петра Великого (Перестенко, 1980) и Н.Г. Ключковой по альгофлоре Татарского пролива (Ключкова, 1996). Основные же итоги изучения багрянок российского Дальнего Востока приведены в определителе Л.П. Перестенко (1994) «Красные водоросли дальневосточных морей России». В этой книге обобщены результаты многолетнего изучения разных таксономических групп багрянок дальневосточного региона.

Определитель содержит описания 260 видов красных водорослей, обитающих в прибрежных водах Берингова, Охотского, Японского морей и юго-восточной Камчатки, в том числе первоописания новых для науки видов и родов: *Masudaphycus aenigmatus*, *Callophyllis beringiensis*, *C. radula*, *C. platyna*, *Ionia*, *Peyssonnelia asiatica*, *Reingardia*, *Lukinia*, *Antithamnionella longicellulata*, *A. nagaii*, *Irtugovia*, *Nienburgella*, *Rhodomela pinnata*. В описаниях к видам приводятся сведения о строении, размножении, экологии, распространении в Мировом океане и дальневосточных морях России. В примечаниях к видам указываются синонимы, обосновываются взгляды автора на их таксономическое положение, указываются неправильно определенные и сомнительные виды пластинчатых багрянок. К последним, в том числе, относятся синонимы изученных нами приазиатских видов *T. mertensiana*, *O. ornata*, *V. pustulosus*, *V. kurilensis*, *K. lacera*, которые ранее определялись другими исследователями как *Callymenia reniformis* (Перестенко, 1994). В книге приводится фитогеографическое районирование российского Дальнего Востока, обсуждаются вопросы происхождения и развития тихоокеанской бореальной флоры красных водорослей, высказывается мнение о ее большей, чем это представлялось ранее, самобытности.

Несмотря на полноту и содержательность обсуждаемой монографии Л.П. Перестенко, диагнозы гигартиновых и криптонемиевых пластинчатых

водорослей в ней приведены достаточно кратко и, в силу жанра этой публикации, не могут дать полного представления об их возрастных и сезонных вариациях морфологии, экологической и географической изменчивости. О незавершенности инвентаризации дальневосточной флоры Rhodophyta после выхода монографии Л.П. Перестенко можно судить по тому, что для этого района Северо-Западной Пацифики в последние два десятилетия было описано несколько новых видов. Среди них можно отметить *Neodilsea orientalis* Kloczcova, *Corallina sachaliensis* Kloczcova, *Haliptyon splendens* Kloczcova (Клочкова, 1996) *Phycodris valentinae* Selivanova et Zhigadlova (Селиванова, Жигадлова, 2003), *Gloiocladia guiryi* (Selivanova) Selivanova (Selivanova, 2009), *Palmaria integrifolia* Selivanova et Zhigadlova (Селиванова, Жигадлова, 2010), *Neoabbottiella valentinae* Klochkova et Pisareva и *N. decipiens* Klochkova et Pisareva (Писарева, Клочкова, 2013б) и др.

После выхода монографии Л.П. Перестенко (1994) в российской части Северо-Западной Пацифики разными авторами неоднократно были обнаружены новые флористические находки. Дополнительно к трем описанным видам рода *Neodilsea* здесь были найдены еще три вида этого рода: *N. integra*, *N. longissima*, *N. orientalis* (Клочкова, 1996). Кроме того, у о. Сахалин, на побережье восточной Камчатки упомянутым выше автором были обнаружены несколько видов багрянок. У Командорских островов обнаружены виды *Palmaria callophylliodes* Hawekes et Scagel, *P. hecatensis* Hawkes (Селиванова, 1998). В Карагинском заливе указаны новые для дальневосточных морей виды багрянок: американский вид *O. californica*, *Membranoptera setcellii* Gardn. и *Palmaria mollis* (S. et G.) van der Meer et Bird (Жигадлова, Селиванова, 2004). Род *Constantinea* в дальневосточных морях России дополнен двумя самостоятельными видами: *C. simplex* и *C. sitchensis* (Клочкова, Писарева, 2009б).

В конце 1990-х гг. сведения об альгофлоре красных водорослей прикамчатских вод дополнила работа Н.Г. Клочковой и В.А. Березовской (1997), посвященная водорослям камчатского шельфа. В ней приведен список видов макрофитов, включающий 167 видов Rhodophyta, и их распространение вдоль восточной Камчатки и Командорских островов. Некоторые виды, описанные в

указанной монографии, являются новыми для этого района: *Rhodophysema nagaii* Masuda, *Sparlingia stipitata* (Kylin) Klochkova (как *Rhodymenia stipitata*), *Irtugovia shimamurana* (Nagai) Perestenko, *Scagelia pylaisaei* f. *subnuda* (Perestenko) Perestenko, *Neorhodomela munita* (Perestenko) Perestenko.

Относительно недавно вышла еще одна объемная работа, содержащая сведения о флоре красных водорослей прикамчатских вод, – «Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод» (Клочкова и др., 2009). В ней описаны и впервые проиллюстрированы цветными фотографиями произрастающие в прикамчатских водах багрянки, в том числе и редкие виды с неопределенным систематическим положением – *Reingardia laminariicola* Perestenko и *Likinia dissecta* Perestenko. «Атлас» дополняет альгофлору Камчатки и в целом дальневосточных морей России новыми видами *Antithamnion okiense* Kajimura, *Halosaccion americanum* I.K. Lee, *Pleonosporium pedicellatum* Lindstrom, Wynne et Calvin.

Определенную информацию о красных водорослях дальневосточных морей России можно найти в диссертациях исследователей, изучавших водоросли разных районов российского Дальнего Востока (Возжинская, 1961, 1996; Макиенко, 1971; Гусарова, 1975; Перестенко, 1972, 1988а; Клочкова, 1986, 1998; Березовская, 2002; Селиванова, 1998, 2004; Емельянова, 2006; Жигадлова, 2007; Кусиди, 2007; Огородников, 2007; Евсеева, 2009; Турабжанова, 2009; Белый, 2011; и др.). Сведения, содержащиеся в перечисленных выше диссертациях, как правило, дают представления о распространении видов, особенностях их экологии, состоянии зрелости растений, частоте встречаемости. Анализ разрозненных данных позволяет сформулировать некоторые представления о биологии развития видов. В этом отношении особую ценность представляет докторская диссертация Л.П. Перестенко (1988). В ней рассматриваются такие важные вопросы, как индивидуальное развитие и жизненные циклы багрянок, и в качестве одного из защищаемых положений представлен вывод об отсутствии у них тригенетического жизненного цикла, который сделан автором на основании сравнительного анализа индивидуального развития и разных жизненных циклов багрянок. Л.П. Перестенко в своем исследовании показывает, что стадия

карпоспорофита у багрянок является усложненной последующей стадией развития зиготы и превращения ее в гонимобласт, дающий диплоидные карпоспоры. Таким образом, гонимобласт, по ее мнению, является не третьим паразитическим поколением, развивающимся на материнском гаметофите (Виноградова, 1977; Fritsch, 1945; Kylin, 1956), а структурой, обеспечивающей увеличение количества продуктов полового размножения.

В конце XX – начале XXI вв. на Камчатке продолжались интенсивные альгологические исследования. Они касались, в числе прочего, и красных водорослей как прикамчатских вод, так и сопредельных акваторий. Среди них важное место для темы нашего исследования занимает библиография Н.Г. Ключковой, в которой проведена ревизия флоры макрофитов северо-западной части Берингова моря, юго-восточной Камчатки и Командорских островов (Klochkova, 1998). Аннотированный список морской флоры данного региона включает 161 вид красных водорослей. Весь регион разделен автором библиографии на 10 фитогеографических районов, и библиография построена таким образом, что позволяет определить видовой состав каждого из них, дает представление о том, каким автором, в какой работе, под каким названием указывался тот или иной вид. В этой же работе приведен список сомнительных и неправильно определенных видов и процитированы публикации, в которых они были указаны.

Информацию о видах, рассматриваемых в диссертации, можно найти в ряде работ зарубежных исследователей, поскольку эти виды имеют широкие ареалы, выходящие за границы дальневосточных морей России (Doty, 1947; Scagel, 1957; Dawson, 1961; Abbott, Holenber, 1976; Lindstrom, 1977; Scagel et al., 1989; Lee, Kang, 2001; и др.). Так, в библиографии С. Линдстром по водорослям Аляски (Lindstrom, 1977) указываются виды *C. rosa-marina*, *Kallymenia oblongifructa*, *K. ornata* (= *Opuntiella ornata*), *S. pacifica*, *T. maretensiana*, два вида рода *Neodillsea*. Определенный интерес представляют таксономические работы, в которых рассматриваются близкородственные представители видов или родов, произрастающих у Камчатки (Kylin, 1925, 1932, 1956; Norris, 1957; Abbott, 1967a, б, 1968, 1982; Chiang, 1970; Dixon, 1973; Kraft, Robbins, 1985; Lindstrom, Scagel, 1987; Gabrielson et al., 2006; и др.). Некоторые виды, изученные в ходе

предпринятого нами исследования, впервые были описаны под разными названиями иностранными авторами еще в XIX (Agardh, 1851) или в начале XX вв. (Setchell, 1901, 1906), другие – относительно недавно (Hansen, Lindstrom, 1984). Те или иные сведения о них можно найти в целом ряде публикаций. Так, в работе Г. Хэнсен (Hansen, 1997) по водорослям Орегона упоминается *C. simplex* и впервые за пределами российского Дальнего Востока указывается представитель рода *Kallymeniopsis* – *K. oblongifructa* (Setchell) Hansen. Ранее этот род считался эндемиком российского Дальнего Востока, как и род *Beringia*, новый вид которого – *B. wynnai* Clarkston et Saunders – недавно был описан за пределами российских вод в Британской Колумбии, Канада (Clarkston, Saunders, 2012).

Работы иностранных авторов, безусловно, важны с точки зрения изучения географической изменчивости изученных нами видов Rhodophyta. В их публикациях приводятся описания видов багрянок, ареалы которых охватывают и прикамчатские воды. Важнейшим источником информации по биологии развития видов Rhodophyta являются работы, содержащие результаты изучения водорослей наиболее близких к Камчатке районов: иллюстрированные монографии по водорослям Северной Пацифики (O’Clair, Lindstrom, 2001), Аляски и Калифорнии (Mondragon, Mondragon, 2003). В этих монографиях описываются около 30 видов красных водорослей, произрастающих и в прикамчатских водах, в том числе *C. rosa-marina* и *C. simplex*. В монографии Йошиды (Yoshida, 1998) по морским водорослям Японии указаны *T. mertensiana*, южный вид рода *Schizymenia* – *S. dubyi*, *Kallymenia ornata* (= *Opuntella ornata*), *C. rosa-marina*, *C. subulifera* и др. Публикации зарубежных авторов будут подробнее рассмотрены в главах 5 и 6, посвященных описаниям изученных видов багрянок и биологии их развития.

Как уже упоминалось выше, несмотря на огромное количество имеющихся в научной литературе публикаций, инвентаризация флоры красных водорослей дальневосточных морей до сих пор не завершена (Перестенко, 1988; Ключкова, 1998; и др.). При этом стоит отметить, что отсутствует окончательная точка зрения на объем и валидность некоторых родов и видов, имеющих пластинчатое строение слоевища. Согласно последним флористическим и таксономическим

сводкам, в разных районах российского Дальнего Востока встречается около 20 видов багрянок с подобной морфологией. Существующие в научных публикациях описания пластинчатых водорослей достаточно кратки и порой неполны. Сведения о некоторых из них в настоящее время ограничиваются лишь их первоописаниями. Это касается, например, видов *N. orientalis* Kloczsova и *Opuntella parva* Perestenko. Последний вид был описан только по стерильным образцам, найденным в заливе Петра Великого. Другие пластинчатые Rhodophyta, наоборот, многократно упоминаются в литературе, являются массовыми и имеют весьма широкое распространение в разных районах российского Дальнего Востока. Однако в описаниях их размерных характеристик и особенностей анатомо-морфометрического строения нередко имеются существенные расхождения, что является отражением их географической изменчивости или неправильного определения вида.

В докторской диссертации Н.Г. Ключковой (1998) проанализировано таксономическое, географическое и морфологическое разнообразие дальневосточной флоры Rhodophyta, даны эколого-биологические характеристики видов, описаны особенности распространения водорослей в дальневосточных морях. Кроме того, на примере Авачинской губы прослежена антропогенная трансформация всей флоры, в том числе и багрянок.

В монографии по Авачинской губе Н.Г. Ключкова и В.А. Березовская (2001) дали описание красных водорослей, встречающихся в экологически неблагоприятных условиях этой акватории. Авторы также показали, что видовой состав и распределение Rhodophyta могут использоваться как показатели экологического состояния прибрежных вод. В книге Н.Г. Ключковой и В.А. Березовской приведены сведения о влиянии загрязняющих веществ на развитие красных водорослей, дана характеристика их устойчивости к загрязнению, рассмотрены закономерности и причины исчезновения из флоры Авачинской губы ряда глубоководных красных водорослей. В данной монографии приведено сравнение видовых списков флоры в разные годы: 1970, 1991 и 1999. Показано, что за период 1970–1999 гг. количество произрастающих в

Авачинской губе видов красных водорослей сократилось с 86 до 46. В книге Н.Г. Ключковой и В.А. Березовской (2001) приводятся краткие описания большинства видов багрянок, рассматриваемых в настоящей диссертации, однако, как и в работе Л.П. Перестенко (1994), в ней отсутствуют сведения об их сезонной изменчивости и биологии развития.

Подводя итог данного обзора, можно сказать, что начиная с XVIII в. до настоящего времени у северо-западного побережья Берингова моря и юго-восточной Камчатки проведены значительные флористические и таксономические исследования по изучению багряных водорослей. Однако большая их часть посвящена инвентаризации флоры Rhodophyta и изучению их географического распространения, распределения и ценотической роли. Анализ имеющейся в научной литературе информации, касающейся представителей отдела Rhodophyta, и, в частности, видов, описанных в настоящей работе, свидетельствует об их недостаточной изученности. До конца не определен объем некоторых порядков, в состав которых входят изученные нами виды. Что касается биология развития, особенностей сезонной, возрастной, экологической и индивидуальной изменчивости багрянок в прибрежных водах Камчатки, то можно сказать, что эти вопросы до сих пор остаются слабо изученными или не изученными.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Физико-географическое положение района, его климатические, гидрологические и гидрохимические особенности существенно влияют на развитие водорослей-макрофитов. Из перечисленных особенностей на красные водоросли наибольшее воздействие оказывают движение воды, температурный и ледовый режим, соленость и концентрация биогенных элементов (Ковардаков, 1983; Lapointe, Duke, 1984; Laing et al., 1989; Guiry, Dawes, 1992; Frazer, Brown, 1995). Однако основополагающим фактором является свет (Воскобойников, Титлянов, 1978; Воскобойников, 2006; Макаров, 2010; Lindstrom, 1980; Guiry, Cunningham, 1984; Bulboa, Macchiavello, 2001; Andres et al., 2007; Jiang, Gao, 2008; и др.).

Движение воды в значительной мере определяет видовую и пространственную структуру макрофитобентоса. При этом характер и режим волнового воздействия влияют на формообразование, размерные характеристики и экологическую изменчивость красных водорослей (Ковардаков, 1983; Новожилов, 1989; и др.). В местах с высокой подвижностью воды за счет ее постоянного обновления их слоевища лучше обеспечиваются питательными веществами. Многие виды водорослей, обитающие в зонах с активным движением воды, растут быстрее из-за высокого содержания кислорода и углекислого газа, необходимых при дыхании и фотосинтезе. В то же время мощные волновые воздействия и сильные течения могут отрицательно сказываться на жизнедеятельности макрофитов (Ковардаков, 1983). В зависимости от активности движения воды в местах обитания водорослей у них могут сильно изменяться продолжительность жизни и сроки вегетации.

Температура водной среды, как было сказано выше, является еще одним важным экологическим фактором. Она вместе со светом во многом определяет фитогеографический состав альгофлоры и фенологические циклы красных водорослей и оказывает огромное влияние на особенности развития их популяций (Шошина, 1990a; Кузнецов, Шошина, 2003; Fries, 1966; Jones, Woelkerling, 1983; Sussmann, DeWreede, 2001; Bjaerke, Rueness, 2004; Monotilla, Notoya, 2010; и др.). В результате сезонных и межгодовых колебаний температуры у водорослей

меняются интенсивность и скорость протекания жизненно важных физиологических процессов, таких, как фотосинтез, дыхание, экскреция (Voskoboinikov et al., 1996; и др.).

Воздействие льда также влияет на развитие макрофитов, особенно живущих в верхних отделах литорали (Гапочка, 1981; Ильяш и др., 2012; и др.). Водоросли, растущие на глубинах до 0,5 м, испытывают непосредственное воздействие льда, так как они вмерзают в его толщу. Багрянки, обитающие на больших глубинах, из-за образовавшегося ледового покрова, как правило, испытывают недостаток света, и это оказывает отрицательное влияние на их фотосинтез (Возжинская, Камнев, 1994; Lueder et al., 2002; и др.). Замечено, что начало весеннего развития, закладка органов размножения и рост красных водорослей находятся в определенном соответствии со сроками образования ледового покрова или его таянием. При этом межгодовые колебания сроков льдообразования вызывают вариации, прежде всего, в сроках вегетации макрофитов (Возжинская, Камнев, 1994). Защитная роль льда выражается в том, что растения, находящиеся под ним, попадают в сравнительно спокойные условия нулевой и положительной температуры и у них может продолжаться замедленное созревание генеративных органов. Влияние льда на глубоководные виды багрянок выражается, главным образом, в изменениях солености и количества фотосинтетически активной радиации, к значениям которой последние очень чувствительны (Макаров, 2010; Maegawa et al., 1993; Makarov, 1999; Poll et al., 2002).

Гидрохимический режим определяется поступлением в водоемы кислорода, двуокиси углерода, биогенных и минеральных элементов и др. Он оказывает значимое влияние на жизнедеятельность морских организмов (Хайлов, 1964). Так, разные виды багрянок весьма чувствительны к концентрациям в водной среде определенных веществ, в первую очередь – азотистых (Попова, 2000; Чербаджи, Сабитова, 2011; Chopin, Wagey, 1999; Ottmann, 2001 и др.). Потребление этих веществ, в свою очередь, зависит от сезона и фазы развития багрянок (Rico, Fernández, 1996; Martinez, Rico, 2002).

Для настоящего исследования автор использовала материалы из разных районов российского Дальнего Востока. Сведения по их гидрологии и гидрохимии представлены в специальных региональных сводках, содержащих описание гидрологического, гидрохимического режима и климатических особенностей Тихого океана, Охотского и Берингова морей (Спасский, 1961; Кацыка, 1966; Тихий океан..., 1982). Поскольку основной использованный в диссертации материал был собран у берегов юго-восточной Камчатки и Командорских островов и там же были проведены наблюдения за сезонным развитием красных пластинчатых водорослей и изучение структуры их популяций, представленная ниже характеристика района исследования включает описание климата, гидрологии и гидрохимии только этих участков побережья. Для составления приведенного ниже обзора были использованы монографии и статьи (Кацыка, 1966; Гидрология Тихого..., 1968; Меньшиков, 1970; Березовская, 1999; Шунтов, 2001; Атлас по океанографии..., 2003).

Полуостров Камчатка омывается с западной стороны водами Охотского моря, с восточной – Берингова моря и Тихого океана. К югу от полуострова располагаются Курильские острова, к северо-востоку – Командорские. На юго-восточном побережье Камчатки самый крупный залив – Авачинский. Его северо-восточным входным мысом является м. Шипунский ($53^{\circ}06'$ с.ш., $160^{\circ}02'$ в.д.), а юго-западным – м. Поворотный ($52^{\circ}19'$ с.ш., $158^{\circ}33'$ в.д.). Берега залива образованы отрогами горных хребтов, между которыми пролегают долины рек, выходящие к морю. В центральной части Авачинского залива располагается Авачинская губа.

Командорские острова находятся на границе Берингова моря и Тихого океана в 98 милях от м. Камчатского и лежат между $55^{\circ}25'$ и $54^{\circ}31'$ с. ш. и $165^{\circ}04'$ и $168^{\circ}00'$ в. д. Они являются западной оконечностью Алеутской островной дуги и включают около 15 островов вулканического происхождения. Наиболее крупными из них являются острова Беринга и Медный.

От полуострова Камчатка Командорские острова отделены Камчатским проливом, а от Алеутских островов – значительно более мелководным проливом шириной 185 миль. Командорские острова вытянуты с севера-востока на юго-запад, их разделяет пролив

шириной 49 км. Самый большой из Командорских островов – остров Беринга. Его длина достигает 90 км, а ширина – от 35 км в северной части до 10–20 км на юге. Остров Медный имеет длину до 65–70 км. Он более горист по сравнению с о. Беринга, что определяет большую изрезанность его береговой линии. Берега островов почти на всем протяжении окаймлены широкой полосой рифов с надводными и подводными камнями, которые формируют чрезвычайно удобные места для развития багрянок.

На Камчатке и Командорских островах преобладает горный рельеф. Отроги гор являются входными мысами заливов, бухт и небольших бухточек. Многие из них фиордового типа, очень живописные, узкие, прямолинейные, с крутыми скалистыми берегами. Берега восточной Камчатки и Командорских островов прорезаны реками и множеством преимущественно горных ручьев. Морские волны размывают выступающие части берегов, образуя очень крутые уступы. Мысы, выступающие в море, чередуются с широкими открытыми бухтами (Ионин, 1959). Глубины у островов Беринга и Медный уже в нескольких милях от берегов достигают до 200 м и более. Между островами их величина изменяется от 80 до 170 м. У юго-восточной Камчатки изобаты 50, 100 и 200 м также лежат близко к берегу.

Климат описываемых районов формируется под влиянием циркуляции водных масс Тихого океана, Берингова и Охотского морей. Обобщенная схема циркуляции поверхностных вод в Беринговом море приведена на рисунке 2.1.

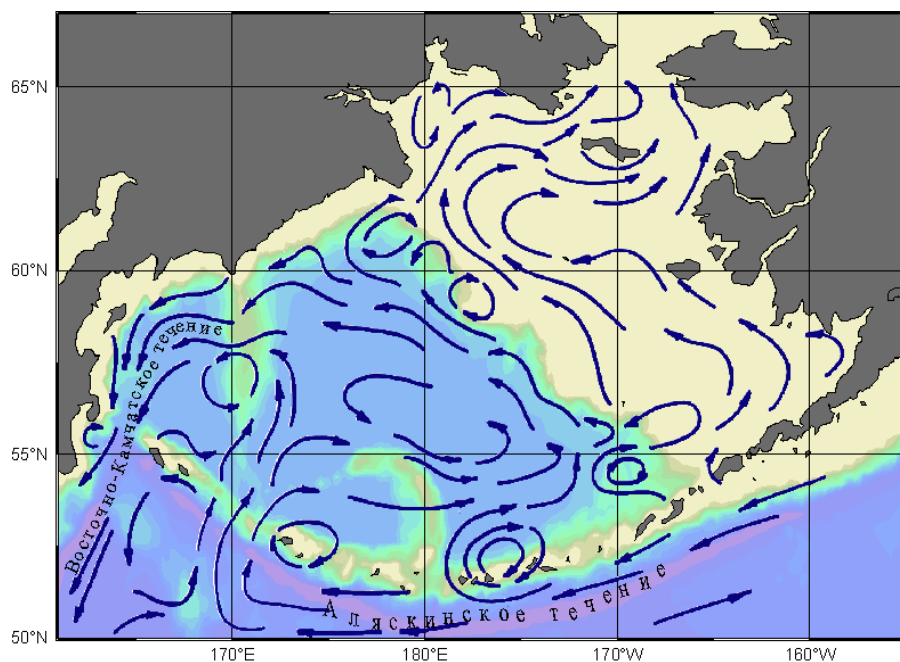


Рисунок 2.1 – Обобщенная схема циркуляции вод Берингова моря (Takenouti and Ohtani, 1974)

Через проливы Алеутской гряды в Берингово море из Тихого океана проникают воды теплого течения Куроисио, образуя Северо-Тихоокеанское течение, направленное против часовой стрелки. В северных районах Берингова моря оно охлаждается и вместе с холодными водными массами с севера движется вдоль берегов Камчатки, образуя холодное Восточно-Камчатское течение, оказывая влияние на прибрежные воды восточной Камчатки. В зимнее время воздействие холодного Восточно-Камчатского течения обуславливает отрицательные температуры вблизи берегов полуострова, при этом холодные водные массы образуют здесь промежуточный слой.

Следует признать, что не только детали, но даже и важные звенья схем течений в этом районе в работах разных авторов значительно различаются, что связано не только с недостаточной изученностью циркуляции вод, но и, в большой степени, – с сезонными и межгодовыми колебаниями в их циркуляции (Шунтов, 2001). В частности, воды близ Командорских островов находятся под влиянием постоянного Восточно-Камчатского течения, идущего на юго-запад, а к востоку от островов – под влиянием другого течения, Аляскинского, направленного на северо-восток. В различные годы и даже сезоны одного года наблюдается большая изменчивость в силе этих течений, что определяет различия в циркуляции вод в районе Командорских островов. Кроме того, вдоль юго-западного берега о. Беринга имеет место слабое течение, идущее на северо-запад. Для наглядности на рисунке 2.2 представлена генерализованная схема течений в северо-западной части Тихого океана, где цифрами обозначены названия течений.

Кроме постоянных течений в прибрежных районах Камчатки и Командорских островов действуют приливно-отливные течения, значительные скорости которых наблюдаются только у берегов. У юго-восточного побережья Камчатки приливы имеют неправильный полусуточный характер и выраженное суточное неравенство в высотах полных и малых вод. Ранней весной и осенью они выравниваются. В зимнее время из-за ледового припая приливно-отливные колебания уровня воды не выражены. Продолжительность стояния малой воды небольшая, а полных вод с незначительными колебаниями по высоте – до 14 ч.

Максимальная высота приливов в центральной части Авачинского залива может достигать 2,2 м. Высокие приливы наблюдаются в мае-июле.

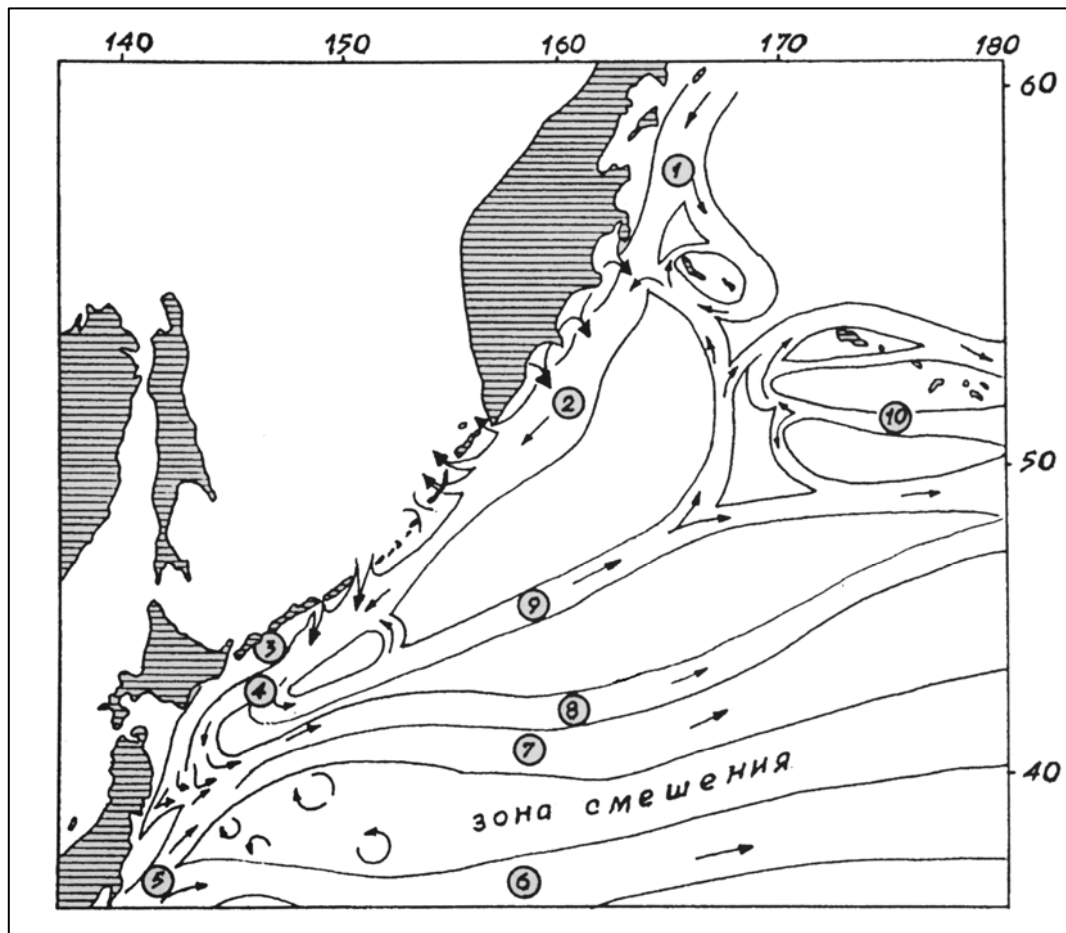


Рисунок 2.2 – Генерализованная схема течений в северо-западной части Тихого океана (Горбанев, Добровольский, 1972).

Условные обозначения течений: 1 – Восточно-Камчатское, 2 – Курило-Камчатское, 3 – Прибрежное Ойясио, 4 – Ойясио, 5 – Куроисио, 6 – Северо-Тихоокеанское, 7 – Западный ветровой дрейф, 8 – Субарктическое, 9 – противотечение Ойясио, 10 – Аляскинское.

Почти во все периоды сизигийных циклов максимальные отливы приходятся на утренние и дневные часы. С августа по октябрь ритмика приливно-отливных колебаний изменяется, и периоды больших сизигийных отливов перемещаются на послеобеденное и вечернее время, а осенью – на ночные часы. В результате в теплое время года, в период с максимальной длиной дня, литоральная биота испытывает самое сильное иссушение, опресняющее воздействие дождей и туманов и стрессовое влияние интенсивной ультрафиолетовой радиации.

В прибрежной зоне Командорских островов средняя амплитуда приливно-отливных колебаний доходит до 1,5–2 м. Изрезанность берегов сказывается на

скорости и направлении постоянных и приливно-отливных течений, а также на величине приливов. Пологое скалистое дно вдоль большей части островов и постоянная влажность воздуха обеспечивают здесь, как и у восточной Камчатки, пышное развитие литоральных водорослевых сообществ. На Командорах этому также способствуют практически постоянные мелкие морсящие дожди, называемые «буссом». Во время отлива они, с одной стороны, сдерживают иссушение литоральных водорослей, с другой – оказывают на последние опресняющее воздействие.

Климат прибрежных районов юго-восточной Камчатки морской, влажный, с умеренно холодной и снежной зимой и умеренно теплым и влажным летом. На Командорских островах климат океанического типа. Лето здесь также короткое и прохладное, а осень – теплая и сухая. Годовой ход температуры воздуха на юго-восточном побережье Камчатки имеет четко выраженный летний максимум в июле ($+19^{\circ}\text{C}$), на Командорах – в августе-сентябре (около $+10^{\circ}\text{C}$). Зимний минимум приходится на январь-февраль. Он достигает -10°C у юго-восточной Камчатки и до $-5,5^{\circ}\text{C}$ у Командорских островов. В период с апреля по сентябрь температура воздуха у юго-восточного побережья Камчатки имеет в целом положительные значения, а с октября по март – отрицательные. На Командорах положительные и отрицательные значения температуры сдвинуты на более поздние сроки (с мая по ноябрь и с декабря по апрель, соответственно). В зимнее время температура у юго-восточной части полуострова составляет в среднем $7-9^{\circ}\text{C}$ ниже нуля, а в летнее время – $10-11^{\circ}\text{C}$ тепла.

Среднегодовая температура воздуха на Камчатке составляет $+1-+3^{\circ}\text{C}$, на Командорских островах – $+2,2^{\circ}\text{C}$ (Кацыка, 1966). Годовая амплитуда колебаний температуры воздуха равна $20-25^{\circ}\text{C}$. Продолжительных морозов в описываемых районах зимой не бывает, холода держатся недолго. Средняя продолжительность безморозного периода на о. Беринга составляет 127 дней, на о. Медном – 139 дней. На Камчатке, кроме того, существенной особенностью температурного режима являются хорошо выраженные суточные изменения температуры воздуха, которые за сутки могут достигать нескольких десятков градусов (Кацыка, 1966).

Относительная влажность воздуха в прибрежных районах Камчатки меняется в течение года в широких пределах. Средняя влажность воздуха самого жар-

кого месяца в 13 часов составляет 67%. На Командорах, наоборот, относительная влажность воздуха постоянно велика и ее годовой ход практически не выражен. В летние месяцы на островах влажность не опускается ниже 90%, а осенний ее минимум составляет чуть меньше 80%. Весьма характерное для Камчатки явление – чрезвычайно обильные осадки в виде дождя и мокрого снега. При этом месячная сумма осадков достигает 1500–2000 мм, а в отдельные годы превышает 5000 мм. У Командорских островов осадков выпадает меньше, чем у восточной Камчатки. Их среднее годовое количество для о. Беринга составляет 470 мм, для о. Медный, в частности, для горной долины в гавани Преображенская, где была собрана часть нашего материала, – 788 мм (Пономарева, Исаченкова, 1991). Почти две трети осадков на Командорах выпадает в теплую половину года, а общее число дней с осадками составляет 220–240 дней в году.

Для климата Камчатки и Командорских островов характерны сильные туманы и низкая облачность. По разным данным количество туманных дней у полуострова составляет 25–35 за год, на островах – до 60. Наиболее благоприятные условия для их развития создаются на Камчатском побережье с мая по сентябрь, когда в течение одного месяца здесь бывает 5–6 туманных дней, у Командорских островов – с марта по декабрь. В зимнее время их намного меньше. Чаще всего туманы образуются при температуре воздуха $+4$ – $+9^{\circ}\text{C}$.

Температура прибрежных вод у восточной Камчатки и Командорских островов не имеет больших сезонных колебаний. В Авачинском заливе она обычно имеет положительные значения с апреля по октябрь и отрицательные – с ноября по март. Прогрев воды начинается с поверхностного слоя и достигает максимального среднемесячного значения ($+13,5^{\circ}\text{C}$) в июле-августе (Березовская, 1999). С сентября начинается охлаждение поверхностного слоя, которое в октябре охватывает всю толщу. Средняя температура воды в октябре достигает $+2^{\circ}\text{C}$. По данным УКГМС, минимальные среднемесячные значения температуры наблюдаются в феврале и составляют в поверхностном слое $1,9^{\circ}\text{C}$ ниже нуля, в придонном слое – $0,7^{\circ}\text{C}$ ниже нуля. У Командорских островов температура воды имеет четко выраженный летний максимум в августе-сентябре и зимний минимум в январе-феврале.

Ледовый режим у юго-восточных берегов Камчатского полуострова менее суровый, чем на севере, однако с декабря по март здесь наблюдается ледовый припай. Сплошной ледовый покров образуется лишь местами. В апреле нижние слои льда размываются приливными течениями с возрастающей амплитудой колебаний, а верхние тают и крошатся. В мае ледовый припай полностью исчезает. Таким образом, в холодную половину года литоральная зона 4–5 месяцев бывает покрыта ледовым панцирем.

Тихоокеанские воды, омывающие Командорские острова, не замерзают. Бухты на островах покрываются льдом на небольшой промежуток времени. Штормами и волнениями непрочный ледовый припай разрушается, и лед выносится в море. Сильные снежные бури и обильные снегопады зимой вызывают образование у берегов шуги.

Существенной особенностью климата описываемых районов являются сильные ветры, ураганы и штормы. В Авачинском заливе летом преобладают ветры южных направлений, а в остальные сезоны – северных. Средняя скорость ветра в этом районе составляет 5–8 м/с. В зимние месяцы почти каждый день дуют ветры со скоростью 10–12 м/с. Максимальные скорости ветра при циклонах превышают 40 м/с.

В районе Командорских островов ветры дуют непрерывно, постоянно меняя свое направление и вызывая волнение прибрежных вод (Ионин, 1959). Вследствие своеобразного строения рельефа на о. Медном и в южной половине о. Беринга формируются местные ветры. В районе о. Беринга зимой и весной преобладают северо-восточные и восточные ветры, а летом – юго-западные и южные. На Командорах практически нет защищенных от волнения участков побережья, поэтому водоросли, произрастающие в этом районе, практически постоянно испытывают высокую гидродинамическую нагрузку.

Гидродинамический режим прибрежных вод юго-восточного побережья Камчатки формируется под действием муссонов. В течение года в Авачинском заливе наблюдается ветровое волнение со средней высотой волн около 0,25 м, максимальная высота волн – 3,6 м. Летом за счет преобладания относительно слабых морских ветров муссонного характера волны и прибой невелики. В Авачинской губе сезонные изме-

нения высоты волн, а так же число случаев волнений в каждом месяце имеют свои особенности. В холодную половину года частота волнений меньше, чем в теплую, однако высота волн летом гораздо меньше, чем зимой. Эти особенности волнения в значительной степени определяют стратегию развития и формообразования у изучаемых нами видов водорослей.

Соленость воды является важной характеристикой, влияющей на развитие багрянок (Hong et al., 1998; Bjaerke, Rueness, 2004), особенно сублиторальных. В камчатско-командорском районе соленость составляет 33,2–33,9‰ (Шунтов, 2001). Ее изменения в прибрежных водах обсуждаемых районов обусловлены большим количеством осадков в виде дождя и снега, стоком рек и талых вод. Поскольку на берегу в районе юго-восточной Камчатки образуется мощный снежный покров, его таяние в прибрежных районах иногда затягивается вплоть до конца лета.

У Командорских островов, благодаря свободному водообмену с Тихим океаном, воды относительно соленые. Однако в прибрежной зоне происходит их распреснение за счет обильного берегового стока. Кроме небольших многочисленных речек к морю с береговых обрывов ниспадает множество ручьев и водопадов, понижающих не только соленость прибрежных поверхностных вод, но и их прозрачность.

Основные гидрохимические характеристики вод, влияющие на развитие водорослей, складываются из значений pH, содержания в воде растворенного кислорода, фосфатов, нитратов, силикатов. Как известно, по концентрациям биогенов воды Берингова моря и северо-западной части Тихого океана являются одними из самых богатейших в Мировом океане (Шунтов, 2001). У берегов юго-восточной Камчатки (в Авачинском заливе) pH поверхностного слоя воды колеблется в пределах 8,3–8,4. С глубиной pH уменьшается, снижаясь в холодном промежуточном слое до 8,0, а в теплом промежуточном слое – до 7,7. Минимум значений pH наблюдается в придонных слоях (Меньшиков, 1970). Сезонные колебания значений pH наблюдаются только в поверхностном слое воды. Они достигают наибольших значений весной и летом в период максимального развития фитопланктона и снижаются до минимума зимой.

К биогенным веществам в природных водах относят соединения азота, фосфора и кремния. Важнейшими среди них являются нитратный азот и минеральный фосфор. Максимальные концентрации нитратов в Авачинском заливе в течение всего года наблюдаются у дна, а в верхнем фотосинтетическом слое их содержание понижено. С увеличением речного стока в начале лета концентрация нитратного азота несколько возрастает как на поверхности, так и на 10-метровой глубине. На вертикальное распределение фосфора в водах Авачинского залива существенно влияют процессы развития автотрофов и поступление фосфора из глубинных слоев за счет конвективного перемешивания. Незначительное воздействие оказывает речной сток.

Сезонные изменения содержания кислорода в Авачинском заливе отличаются рядом особенностей. Процессы фотосинтеза более интенсивно протекают на глубинах 5–20 м, где и наблюдается максимальная концентрация кислорода (Березовская, 1999). Максимальное его содержание в воде залива на всех горизонтах наблюдается в апреле-мае. В это время из-за отсутствия температурного скачка кислород в результате интенсивного перемешивания проникает на большую глубину и его содержание на больших глубинах составляет в мае в среднем 7,68–6,91 мл/л. На поверхности воды концентрация кислорода может достигать 12,55 мл/л. В летние месяцы содержание кислорода в заливе по всем глубинам уменьшается, хотя и остается достаточно высоким. В конце осени содержание кислорода по всем глубинам выравнивается, лишь в поверхностном слое кислорода несколько меньше (Березовская, 1999).

Таким образом, гидрологические, гидрохимические и климатические условия в районе проведения основных исследований достаточно своеобразны и в целом благоприятны для развития водорослей. Особенности, характерные для Командорских островов, такие, как небольшие перепады зимних и летних температур в верхних отделах шельфа, постоянная облачность и высокая влажность воздуха способствуют поднятию сублиторальной флоры багрянок в литоральную зону и сублиторальную кайму. У юго-восточной Камчатки приглубость берега, более резкие колебания температуры воды и воздуха, высокий среднегодовой уровень солнечной радиации, напротив, препятствует развитию многих видов багряных водорослей в самых верхних отделах шельфа, и, с другой стороны, способствует их распространению на большие глубины.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования для настоящей работы послужили представители 14 видов красных водорослей прикамчатских вод, в основном, имеющих пластинчатое строение. Для их изучения автором обработаны собственные сборы багрянок, проведенные в период 2003–2013 гг. у берегов юго-восточной Камчатки и Командорских островов. Основные наблюдения за сезонным и популяционным развитием красных пластинчатых водорослей были выполнены автором в центральной части Авачинского залива. В 2004 и 2008 гг. багрянки собирались в литоральной и сублиторальной зонах шельфа с мая по ноябрь каждые 10–15 дней. Изучение этих сборов позволило проследить динамику созревания органов размножения у некоторых видов. В остальные годы автором



проводился достаточно регулярный сбор материала с июня по сентябрь-октябрь включительно. В 2004 г. автор провела самостоятельные сборы и наблюдения за состоянием и экологической изменчивостью водорослей у побережья Командорских островов: в июле у о. Медный и в августе – у о. Беринга. Тогда же была выполнена фотосъемка с целью изучения распределения водорослей на литорали. Карты-схемы районов сбора материала автором диссертации показаны на рисунках 3.1 и 3.2.

Рисунок 3.1 – Карта-схема района сбора основной части материала; ● – места проведения сезонных сборов

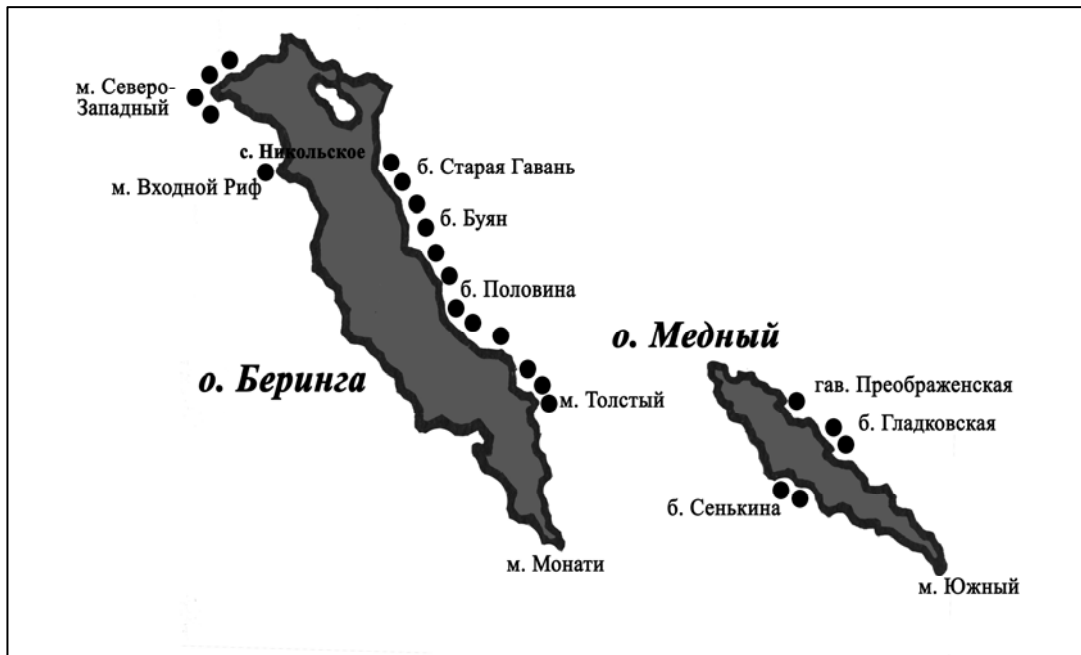


Рисунок 3.2 – Карта-схема Командорских островов
 ● – места проведения наблюдений и сбора материала автором

В зимнее и ранневесеннее время из-за ледового припая и мощного снежного покрова навигация маломерного флота не осуществлялась, в связи с этим сбор материала в сублиторальной зоне Авачинского залива в этот период не производили. Некоторые особенности развития видов пластинчатых багрянок в холодную половину года мы выявляли на основе изучения отдельных образцов, собранных сотрудниками лаборатории альгологии КФ ТИГ ДВО РАН с 2001 по 2008 гг. и сотрудниками научной лаборатории КамчатГТУ с 2009 по 2012 гг. в центральной части Авачинского залива и других районах прикамчатских вод.

Помимо указанных выше материалов к исследованию привлекался обширный гербарный и фиксированный материал, собранный в разные годы разными исследователями в отдельных районах российского Дальнего Востока. Так, были изучены образцы из коллекций красных водорослей, собранные в Кроноцком и Авачинском заливах (1991–1994 гг.), у о. Карагинский (1997 г.) и в зал. Корфа (1999 г.) д.б.н. Н.Г. Ключковой, у Северных Курильских островов (2000–2001 гг.) к.б.н. Т.Н. Королевой и к.б.н. А.Э. Кусиди, у Командорских островов (2002–2003 гг.) к.б.н. А.Э. Кусиди, у Курильских островов и о. Сахалин (1993–2004 гг.) к.б.н. В.С. Огородниковым, в Тауйской губе Охотского моря (2008 г.) к.б.н. М.Н. Белым и д.б.н. Н.Г. Ключковой. Помимо этого было проведено повторное сравнительное изучение любезно предоставленных нам материалов из Японского моря, собранных в 1971–1988 гг.

д.б.н. Н.Г. Ключковой и использованных ею для инвентаризации флоры Татарского пролива (Ключкова, 1994, 1996).

В литоральной зоне шельфа и в сублиторальной кайме сбор водорослей проводили во время сизигийных отливов вручную. В сублиторали, на глубинах 2–25 м водоросли собирали с помощью легководолазного снаряжения работники ООО «Подводремсервис» и сотрудница лаборатории гидробиологии КФ ТИГ ДВО РАН к.б.н. Н.П. Санамян. Она в течение многих лет доставала с разных глубин большое количество глубоководных растений багрянок, в том числе ювенильные образцы. В последние два года сублиторальные сборы проводились собственноручно автором. Сведения по распределению водорослей в сублиторальной зоне шельфа и их количественному развитию были получены от сборщиков, а также на основе собственных наблюдений автора во время погружений с аквалангом в Авачинском заливе в 2012–2013 гг. Часть материала отбирали в районе, подверженном хроническому антропогенному загрязнению: горле и во внутренней части Авачинской губы.

Дополнительно для диссертации использован материал, собранный автором в сублиторальных выбросах. При этом особую ценность представляли образцы редких видов. Изучение количественного состава штормовых выбросов давало нам дополнительную информацию о частоте встречаемости видов, половой структуре их популяций. Особенно много таких образцов было отобрано у Командорских островов, где выбросы формируют многокилометровые скопления вдоль побережья. В течение всего периода исследований в ходе полевых наблюдений определяли температуру воды и воздуха, часто проводили фото- и иногда видеосъемку сообществ водорослей.

Наиболее полный материал по биологии развития был получен для вида *Turnerella mertensiana* Schmitz. Этот вид является массовым во всех районах исследования. Для изучения индивидуальной и экологической изменчивости других видов широко использовались разовые сборы водорослей.

В ходе сбора образцов, особенно глубоководных видов, для удлинения сохранения естественного состояния их упаковывали в ёмкости с морской водой или закрывающиеся полиэтиленовые пакеты. Каждая проба при этом снабжалась этикеткой, на которой указывалось место и время сбора, глубина произрастания растений, тип грунта и температура воды. Далее их как можно быстрее доставляли в лабораторию или полевой стационар.

Камеральную обработку водорослей, во избежание изменения внутренней структуры тканей, производили в течение 1–3 суток. Хранение проб с момента доставки в лабораторию до начала обработки осуществляли в морской воде в холодильной камере при температуре от 0 до +4°C. При таком хранении большинство видов сохраняли свою жизнеспособность в течение 2–3 суток, что позволяло использовать для изготовления препаратов свежий материал и гарантировало отсутствие артефактов.

Материал, отобранный для изучения, предварительно разбирали по видам, родам или хотя бы морфологическим группам. Растения, имеющие наиболее типичную для видов морфологию, измеряли, фотографировали с помощью цифровых фотокамер Sony и Nikon, либо сканировали. При этом им присваивали номера. Участки слоевища, отобранные для микроскопирования и позже изготовленные из них гистологические препараты, получали те же номера. Образец с тем же номером закладывали в гербарий. В экспедиционных условиях гербарий делали из всех экземпляров, или их подсушивали для того, чтобы позднее заложить в гербарий. Небольшую часть растений фиксировали 4% раствором формальдегида в морской воде.

Срезы слоевищ для временных водно-глицериновых и постоянных глицерино-желатиновых препаратов делали вручную из свежесобранных и гербарных образцов с помощью лезвия безопасной бритвы. Временные и постоянные препараты изготавливали по возможности из всех свежих растений. Для изучения внутреннего строения растений использовали микроскопы Olympus BX40 и Olympus CX31. Микрофотографии поперечных и продольных срезов делали с помощью микрофотонасадок Scope-Photo и Infinity. Полученные фотографии обрабатывались в программе Photoshop. Для иллюстрации внутреннего строения видов красных пластинчатых водорослей в настоящей работе использованы микрофотографии внутреннего строения растений, имеющих наиболее типичную морфологию. Вегетативные и генеративные структуры измеряли с помощью окуляр-микрометра и инструментария программы Infinity. Полученные размерные данные использовали для формирования электронной базы данных. Отметим, что в описаниях видов, приведенных в главе 5 в разделе «изученный материал», цитируются только те образцы, у которых было изучено внутреннее строение. Анатомическому исследованию было подвергнуто более 700 растений, всего было изучено 1,5 тыс. образцов, относящихся к 14 видам багрянок.

Известно, что в систематике красных водорослей большое значение имеют особенности их анатомического строения (Fitsch, 1945; Kylin, 1956; Зинова, 1955; Перестенко, 1994; Клочкова, 1996). Этот вопрос подробно обсуждается и в одной из наших работ (Писарева, 2009а). В связи с этим при дифференциации родов пластинчатых багрянок кроме морфологических признаков – формы, цвета, текстуры и толщины пластин, особое внимание уделялось изучению их внутреннего строения и его изменений, связанных с фазой развития растений. У изучаемых экземпляров обычно определяли толщину и строение медуллярной ткани, подкорки и коры. Поскольку багрянки, относящиеся к некоторым изучаемым нами родам, имеют светопреломляющие вегетативные клетки, большое внимание уделялось их расположению, форме и размерам. В главе 1 мы упоминали, что ведущая роль в традиционной классификации таксонов Rhodophyta принадлежит особенностям строения генеративных органов: ауксиллярных и карпогонных ветвей, гонимобластов, карпоспор, сперматангиев, тетраспорангиев. В связи с этим анатомическим исследованиям подвергались в первую очередь фертильные растения.

Для формирования представлений о фенологическом развитии, морфогенезе и экологии видов пластинчатых красных водорослей изучали выборки растений с такой же морфологией, как и у образцов, определенных до уровня вида на основе изучения внутреннего строения. Объем такой выборки при каждом сборе составлял от 5–8 до 25 растений. Все они подвергались биологическому анализу, фотографированию и частично гербаризировались. Особенности их развития и внешнего вида заносились в таблицы. Используя такую выборку, можно было выяснить среднестатистический внешний вид изученных растений, устойчивость и изменчивость анатомических признаков, особенности строения важных для систематики вегетативных и генеративных структур.

Поскольку представители разных видов пластинчатых багрянок имеют очень сходную морфологию, визуальный осмотр свежих растений без изучения их анатомии часто не дает возможности определить даже родовую принадлежность образцов. Так, молодые растения *T. mertensiana* из-за сильно выраженной индивидуальной морфологической изменчивости можно спутать с представителями родов *Neoabbottiella*, *Kalymeniopsis* и другими видами. Поэтому во время камеральной обработки старались гербаризировать как можно больше собранного материала для последующих исследований с целью выявления морфологических особенностей, связанных с возрастом,

полом, фенологической стадией развития. При работе с фиксированным материалом мы обычно сопоставляли фотографии одних и тех же свежих и сухих растений. После изучения множества растений одного и того же вида, как правило, приобретался опыт определения видовой принадлежности и состояния зрелости по специфическим морфологическим признакам.

Возрастное развитие легче всего было проследить у видов, имеющих регистрирующие структуры. К таким видам из изученных нами, относятся представители рода *Constantinea*. Наши исследования показали, что приблизительный возраст у пластинчатых багрянок, не имеющих регистрирующих структур, можно установить весной или в начале лета, когда растения находятся в стадии линейного роста. Для этого наиболее подходящими являются такие признаки, как размеры, окраска, текстура, часто толщина пластин, вид подошвы. При обработке больших по количеству выборок растения делили на возрастные группы для последующего сравнительного изучения.

Морфогенез у разных видов красных водорослей устанавливался на основании изучения последовательных сезонных изменений внешнего вида пластин: главным образом, их формы, степени рассеченности и перфорирования, окраски различных частей слоевища. Особенности морфогенеза легче всего было установить у зрелых растений пластинчатых багрянок.

Представления о генеративной структуре популяций некоторых видов были получены на основе определения количественных соотношений в обработанных выборках растений с карпогонными и ауксиллярными ветвями, гонимобластами, сперматангиями, однодомных и тетраспоровых растений. Сроки закладки генеративных органов и их созревания в отдельных районах у отдельных видов багряных водорослей, так же, как и особенности их индивидуальной и экологической изменчивости, устанавливались при анализе полевых дневников и электронной базы данных.

Основная часть использованного в диссертации материала хранится в гербариях Камчатского государственного технического университета и Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. В работе использованы образцы отдельных видов Rhodophyta, с которыми автор работала во время командировок в Ботанический институт им. Комарова (БИН) РАН. Голотипы описанных нами новых для науки видов, в соответствии с правилами ботанической номенклатуры, отправлены на хранение в зарегистрированный в международной базе данных гербарий института БИН.

ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРАСНЫХ ПЛАСТИНЧАТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

4.1. Морфолого-анатомическая характеристика, размножение и жизненные циклы

В настоящее время существует достаточно большое количество обзоров, содержащих развернутую характеристику представителей Rhodophyta (Kylin, 1956; Dixon, 1977; Gabrielson, Garbary, 1986; Саут, Уиттик, 1990; Cole, Sheath, 1990; Womersley, 1994; Graham, Wilcox, 2000; Lee, 2008; и др.). В русскоязычной литературе общую информацию по багрянкам можно найти у К.Л. Виноградовой (1977) и А.Д. Зиновой (1955). Не будем повторяться, т.к. в главе 1 мы уже упоминали многочисленные работы, посвященные описанию морфолого-анатомического строения багрянок, в том числе пластинчатых.

При описании морфолого-анатомического строения родов и видов красных водорослей, морфо- и спорогенеза, циклов развития используют многочисленные признаки и специальную терминологию. Для того, чтобы далее предметно говорить о различиях между родами и видами описываемой нами группы багрянок, их возрастных и сезонных изменениях и других особенностях биологии, мы решили, что необходимо дать общую характеристику пластинчатых багрянок и проиллюстрировать особенности их строения. Для составления данного обзора были использованы сведения из научной литературы, перечисленные выше, и собственные данные, в том числе фотографии внешнего и внутреннего строения камчатских и командорских видов водорослей.

Представители красных пластинчатых водорослей, как уже говорилось выше, это многоклеточные организмы сложного морфологического и анатомического строения. Большинство из них являются крупными растениями, достигающими в длину десятков сантиметров и даже, как показали наши наблюдения, 1 м. Внешний вид пластинчатых багрянок очень разнообразен. Их цвет изменяется от розового до темно-красного, почти черного, иногда с фиолетовым оттенком. У некоторых представителей пластинчатых Rhodophyta растения желтоватые, каштановые или

коричневатые. Такая разница в цвете обусловлена преобладанием у них различных пигментов: хлорофилла, каротина, красного фикоэритрина или голубого фикоцианина.

Слоевища пластинчатых красных водорослей имеют разную форму (рисунок 4.1) и могут быть округлыми, овальными, широко или узкоклинновидными и т.д., цельными или сложно рассеченными. Иногда они имеют дополнительные выросты по краю и по поверхности. С одной стороны форма пластины является родо- или видоспецифичным признаком, однако часто под влиянием разных условий обитания и в зависимости от возраста растений, сезона сбора у одного и того же вида она может сильно изменяться.

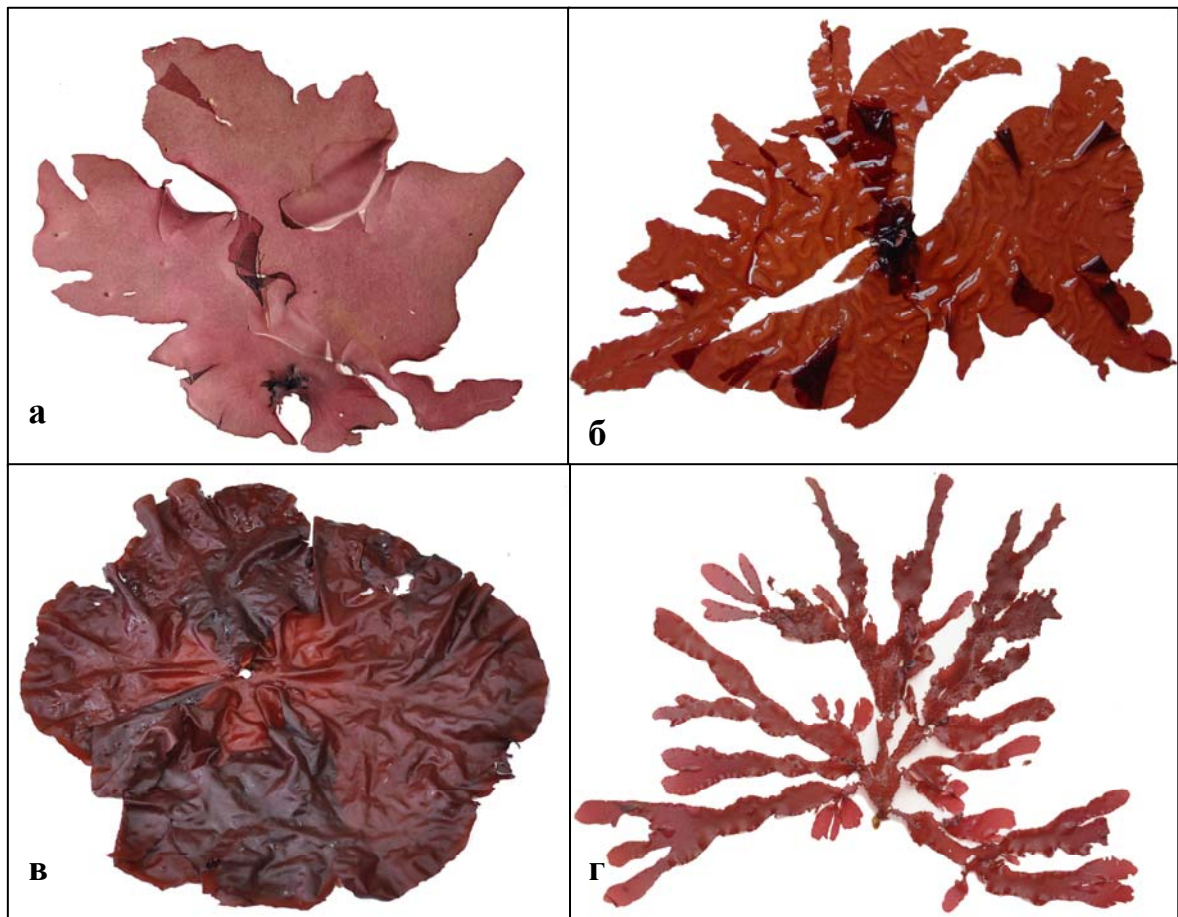


Рисунок 4.1 – Внешний вид красных пластинчатых водорослей: **а** – *Neoabbottiella valentinae*, Авачинский зал., б. Спасения, май 2004 г.; **б** – *Kallymeniopsis lacera*, о. Беринга, м. Толстый, август 2004 г.; **в** – *Turnerella mertensiana*, Авачинский зал., о. Старичков, август 2012 г.; **г** – *Hommersandia palmatifolia*, Авачинский зал., м. Раздельный, июль 2012

Молодые пластины у некоторых видов багрянок часто цельные, но с возрастом они чаще всего рассекаются на лопасти. Вместе с тем среди

пластинчатых багрянок имеются виды, у которых лопасти образуются уже у ювенильных растений (рисунок 4.1 г), а есть такие, которые и в зрелом возрасте остаются слабо рассеченными (рисунок 4.1 в). На поверхности пластин отдельных видов могут возникать перфорации, нередко их наличие считается видоспецифическим признаком. Иногда перфорации образуются после спороношения в местах активного формирования и высвобождения спор.

Поверхность слоевищ пластинчатых багрянок может быть гладкой или морщинистой, похожей на гофрированную бумагу, обладать легким блеском или быть матовой. Их текстура меняется от мягкой до хрящеватой. Зрелые многолетние растения некоторых видов пластинчатых Rhodophyta имеют грубую кожистую поверхность, в то время как молодые бывают обычно слизистыми.

Некоторые представители багрянок, родственные пластинчатым красным водорослям, имеют кустистое строение, и в строгом смысле их нельзя отнести к описываемой нами группе. Однако у них на вершине стволика и округлых вальковатых ветвях развиваются округлые пластинки, с характерным для гигартиновых и халимениевых водорослей внутренним строением. Подобное строение имеют представители рода *Constantinea*. Типичные же пластинчатые слоевища багрянок имеют короткий, более или менее выраженный стволик и небольшую подошву.

Края пластин также могут являться видоспецифическим признаком. Они могут меняться от ровных до выщербленных по краю и от гладких до волнистых и складчатых. У некоторых видов происходит прорастание растений по краю и по поверхности, в результате которого на них образуются выросты. Мелкие выросты обычно называют папиллами, более крупные – пролификациями. Нередко на специальных выростах развиваются органы размножения. Отметим, что у пластинчатых багрянок все описанные выше признаки достаточно изменчивы и имеют большую перекрываемость. Поэтому наряду с морфологией для их идентификации широко используют более устойчивые и разнообразные признаки вегетативной и генеративной анатомии.

Самые примитивные представители этой группы, входящие в класс бангиевых, имеют одно- или двуслойные слоевища. Оно характерно для представителей родов *Smithora*, *Porphyra*, *Pyropia*, *Wildemanina* (Abbott, Hollenberg, 1976; Sutherland et al., 2011). Однослойная пластина паренхимного строения образуется у них в результате деления клеток в двух плоскостях – поперечной и продольной. Если одно деление происходит в третьей плоскости, образуется двуслойная пластина. Отметим, что далее, описывая размножение и циклы развития пластинчатых Rhodophyta, мы будем иметь в виду только высокоорганизованных представителей класса флоридиевых, о которых мы уже говорили в литературном обзоре.

Пластинчатые багрянки имеют достаточно сложное анатомическое строение. У них выделяют несколько внутренних слоев клеток: наружную кору, внутреннюю кору (или подкорку) и сердцевину (рисунок 4.2). Кора сложноорганизованных багрянок обычно многослойная, а сердцевина формируется из продольных и поперечных нитей, состоящих из удлиненных или округлых клеток.

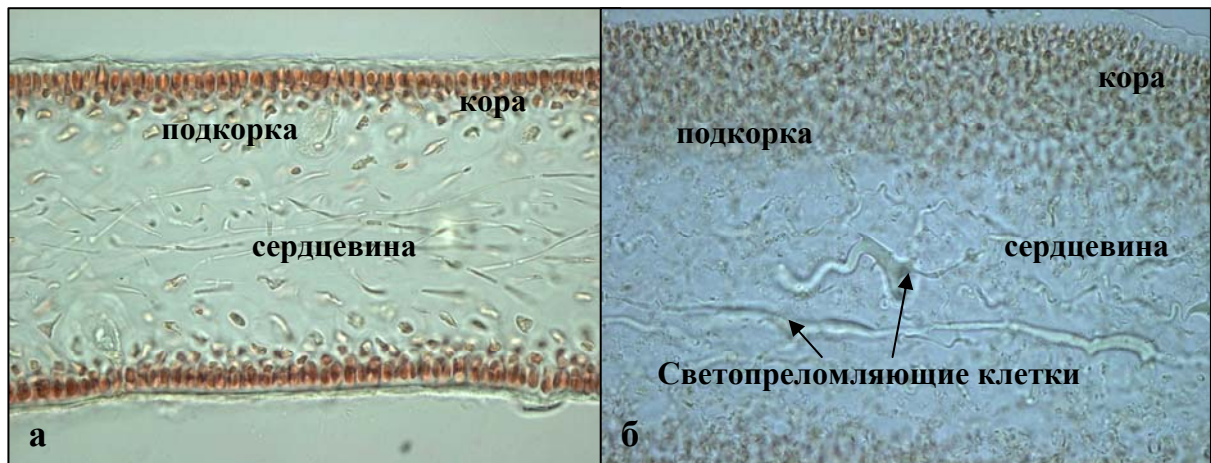


Рисунок 4.2 – Внутреннее строение на поперечных срезах красных пластинчатых водорослей: **а** – *Opuntiella ornata*, Авачинский зал., м. Маячный, август 2008 г.; **б** – *Kallymeniopsis lacera*, Командорские о-ва, о. Медный, б Гладковская, июль 2004 г.

Клетки наружной коры обычно образуют слои или вертикальные нити, имеют овальную, округло-прямоугольную или округло-треугольную форму и более мелкие размеры, чем клетки подкорки и сердцевины. Наружная кора чаще всего бывает покрыта кутикулой.

Подкорка пластинчатых багрянок образована одним или несколькими слоями клеток различной формы. Клетки подкорки по сравнению с клетками наружной коры располагаются более рыхло. Сердцевина состоит из нескольких слоев соединенных друг с другом клеток, более крупных, чем клетки других слоев. Их форма, размеры, пигментация являются важными таксономическими признаками у этой группы водорослей. Так, в сердцевине у разных видов пластинчатых багрянок могут присутствовать светопреломляющие игловидные, звездчатые, дендровидные, изогнутые (рисунок 4.2 б), палочковидные, нитевидные, округлые и овальные клетки.

Внутреннее строение пластинчатых красных водорослей, как и внешнее, подвержено возрастной, сезонной и экологической изменчивости. С возрастом происходит утолщение всех клеточных слоев, изменяются размеры и пигментация клеток. У некоторых пластинчатых багрянок есть особые клетки с бесцветным содержимым, сильно преломляющим свет (рисунок 4.3). Эти так называемые железистые клетки (их

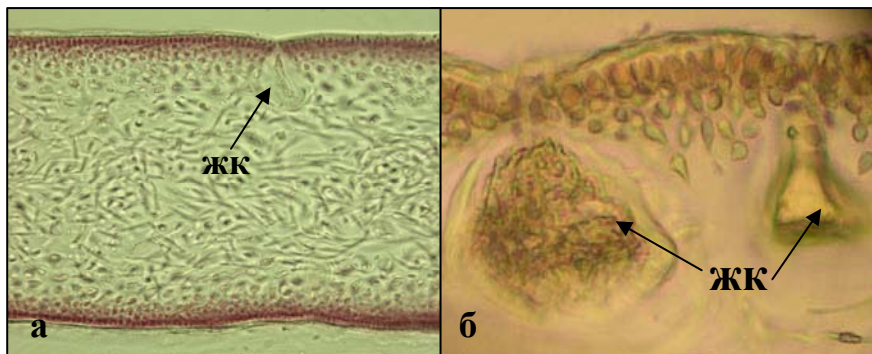


Рисунок 4.3 – Железистые клетки на поперечных срезах пластинчатых багрянок: а – *Opuntiella ornata*, Авачинский зал., б. Спасения, октябрь 2008 г.; б – *Turnerella mertensiana*, Командорские о-ва, о. Медный, б. Сенькина, июль 2004 г.

называют также glandулярными или пузырьковыми) обладают специальными секреторными функциями. Железистые клетки могут содержать галогенированные бром- или йодосодержащие вещества, которые, как

полагают, имеют антимикробные функции или защищают растения от поедания травоядными животными (Graham, Wilcox, 2000).

Багрянки, в том числе и пластинчатые, обладают сложным, не свойственным для других водорослей циклом развития, своеобразным строением женского органа размножения – оогония и сложными процессами оплодотворения и развития зиготы.

Бесполое размножение у флоридиевых, к которым относятся изучаемые нами виды, осуществляется, как правило, тетраспорами. Обычно они намного крупнее соседних вегетативных клеток и образуются по четыре, реже – по две или по одной в тетраспорангии (рисунок 4.4).

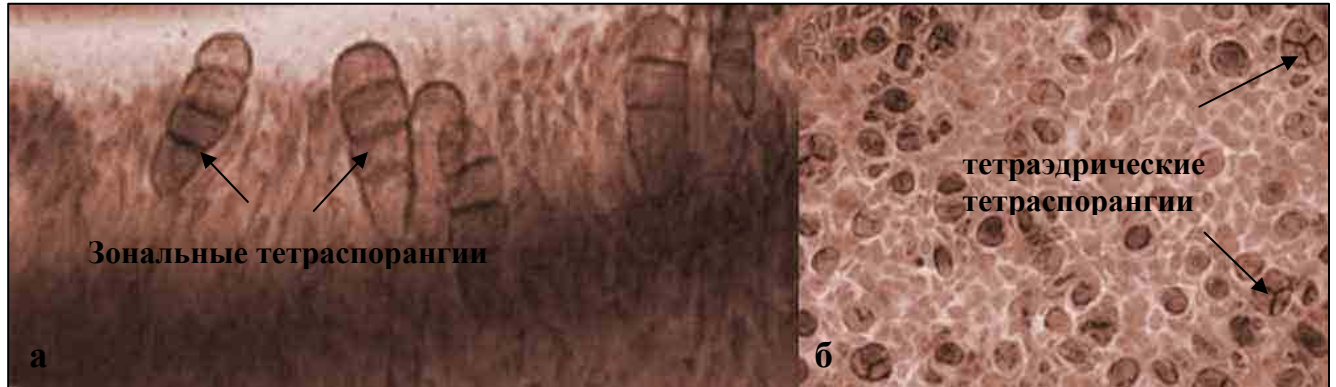


Рисунок 4.4 – Разные типы деления тетраспорангиев у багрянок: **а** – зонально разделенные у *Constantinea rosa-marina*, Командорские о-ва, о. Беринга, **б**. Усовая, август 2004 г.; **б** – тетраэдрически разделенные у *Polyneura latissima*, Авачинский зал., о. Старицков, август 2008 г.

Для всех красных водорослей свойственна спорическая редукция хромосом. Перед образованием тетраспор в тетраспорангиях происходит мейоз. Разные типы мейотического деления репродуктивных клеток приводят к образованию зональных, крестообразных и тетраэдрических тетраспорангиев. У изученных нами видов пластинчатых багрянок встречаются зонально разделенные тетраспорангии (рисунок 4.4 а), которые наблюдается у *Constantinea* (Lindstrom, Scagel, 1987; собственные наблюдения) и *Turnerella* (Kasahara, 1980).

Как правило, тетраспорангии у пластинчатых багрянок образуются на вершинах коровых нитей. У некоторых видов они развиваются в специальных образованиях на поверхности слоевища или под корой – в нематециях, возникающих на поверхности слоевища или под корой и имеющих многочисленные окружающие тетраспорангии вегетативные нити. У представителей рода *Constantinea* тетраспорангии окружены защищающими их парафизами и развиваются в сорусах на поверхности покрывающих их вегетативных пластинок.

Все бесполое споры багрянок покрыты плазмомембраной и не имеют клеточных стенок, некоторые способны к амебоидному движению. После выхода из спорангия они формируют клеточную стенку, оседают и прорастают, как

правило, в гаплоидные растения – гаметофиты, формирующие органы полового размножения. Гаметофиты при этом имеют ту же или иную, нежели тетраспорофиты, морфологию (Виноградова, 1977; Саут, Уиттик, 1990; и др.).

Половое размножение у пластинчатых, как и у других красных водорослей, оогамное. Их мужские и женские гаметы лишены жгутиков. При оплодотворении женские гаметы не выходят в окружающую среду, а остаются на растении – гаметофите, а мужские гаметы выбрасываются наружу и пассивно переносятся токами воды. Женский репродуктивный орган, в расширенной брюшной части которого развивается яйцеклетка, называется карпогоном. Отходящий от него удлинненный отросток – трихогина – служит для улавливания сперматозоидов. По наличию трихогины карпогон можно отличить от остальных клеток слоевища. Трихогина бывает кеглевидной или удлинненной формы, узкой и спирально закрученной.

Карпогон развивается на короткой карпогонной ветви, состоящей из 3-4, реже – 7-9 клеток. У пластинчатых багрянок, как и почти у всех флоридиевых, она образуется как специальная боковая веточка во внутренней части корового слоя. У багрянок с плотным внутренним строением карпогон бывает погруженным, и на поверхность слоевища выходит только трихогина.

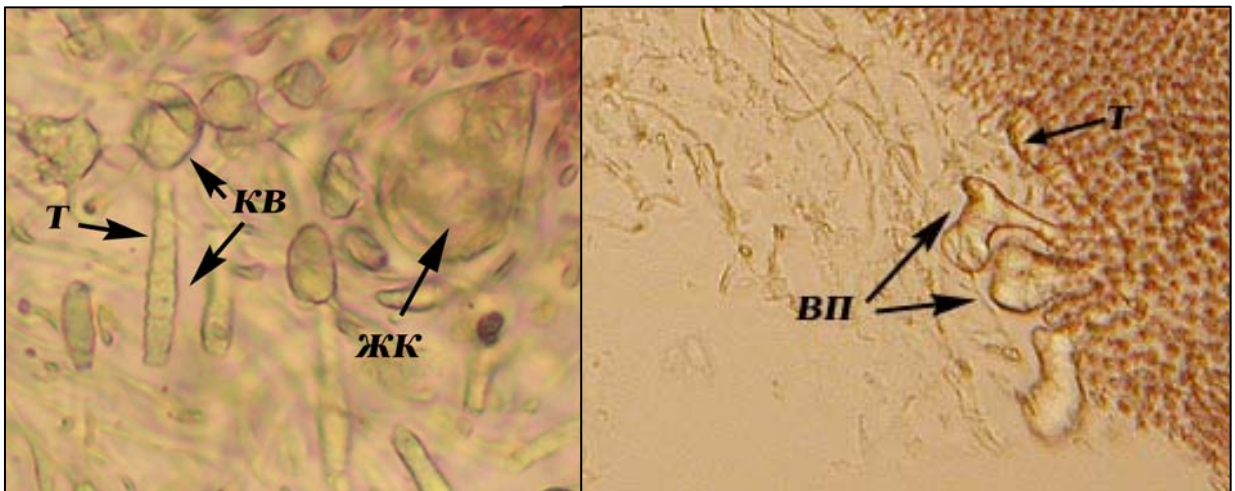


Рис. 4.5 Карпогонная система пластинчатых багрянок: **а** – *Turnerella mertensiana*, Авачинская губа, Бабушкин камень, май 2004 г.; **б** – *Kallymeniopsis lacera*, Авачинский зал., б. Спасения, май 2005 г. (**кв** – клетки карпогонной ветви; **т** – трихогина; **вп** – вспомогательная клетка; **жк** – железистая клетка)

Строение карпогонной ветви и характер ее образования широко используются в систематике багрянок. Так, например, у *C. rosa-marina* и у *K. lacera* клетки

карпогонной ветви имеют лопастную форму (рисунок 4.5 б), а у *T. mertensiana* эта ветвь вытянутая и образует цепочку из овальных клеток (рисунок 4.5 а).

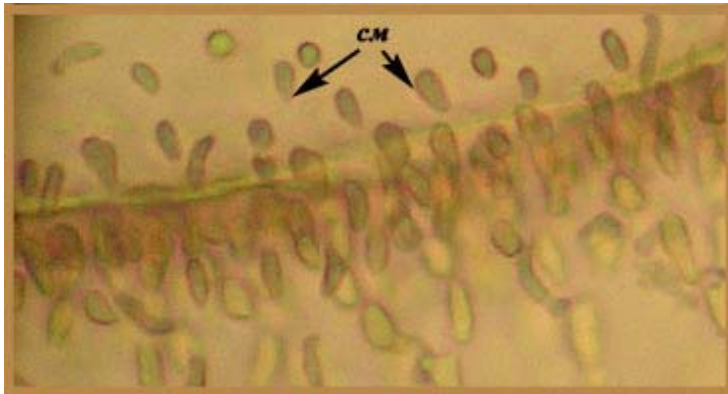


Рисунок 4.6 – Спермации (с.м.) у *Turnerella mertensiana*, Авачинский зал., о. Старичков, июль 2004 г.

Мужские репродуктивные органы у красных водорослей развиваются в сперматангиях. Они представляют собой мелкие бесцветные клетки, содержимое которых освобождается в виде мелких, лишенных клеточной стенки и жгутиков мужских гамет – спермациев (рисунок 4.6).

В настоящее время известно, что в ходе оплодотворения в трихогину проникают два спермация. Один из них движется к яйцеклетке. После оплодотворения базальная часть карпогона отделяется перегородкой от трихогины, которая отмирает и претерпевает дальнейшее развитие, приводящее к образованию карпоспор у пластинчатых багрянок.

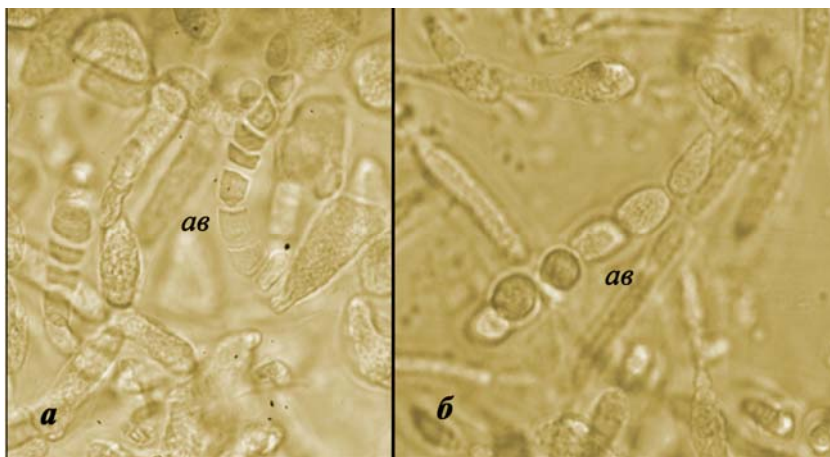


Рисунок 4.7 – Ауксиллярные ветви сложноорганизованных багрянок: а – *Constantinea simplex*, о. Медный, б. Тополевская, июль 2004 г.; б – *Turnerella mertensiana*, Авачинский зал., б. Тихирка, июль 2006 г. (ав - ауксиллярная ветвь)

Детали полового размножения, как уже упоминалось в главе 1, имеют важное систематическое значение. У пластинчатых гигартиновых и халимениевых водорослей из оплодотворенного карпогона вырастают многоклеточные ветвящиеся нити – гонимобласты, клетки

которых превращаются в карпоспорангии, производящие карпоспоры.

При этом гонимобласты развиваются не от брюшка оплодотворенного карпогона, а от особых вспомогательных – ауксиллярных клеток или ауксил

лярных ветвей (рисунок 4.7). Ауксиллярные клетки характеризуются богатым содержанием и крупными размерами. Ауксиллярные ветви могут содержать разное количество клеток, развиваться от нитей корового слоя и от внутренних клеток слоевища, до оплодотворения или после него. По наблюдениям С. Линдстром (Lindstrom, 1981) у *C. rosa-marina* они возникают от внутренних коровых клеток вместе с карпогонными ветвями и содержат в зрелом состоянии от 8 до 15 клеток.

Гонимобласты, в которых развиваются карпоспоры, являются, как полагали ранее (Виноградова, 1977), особой генерацией – карпоспорофитом. Совокупность ауксиллярной клетки (или клеток) с карпогоном называется прокарпом. При этом не образуются длинные нити, связывающие карпогон и ауксиллярные клетки, а ауксиллярная клетка просто сливается с брюшком оплодотворенного карпогона, после чего из нее развиваются гонимобласты с карпоспорами. Гонимобласт может быть голым, но может иметь защитный слой вегетативных клеток – перикарп. Погруженный в перикарп гонимобласт называют цистокарпом (рисунок 4.8 а).

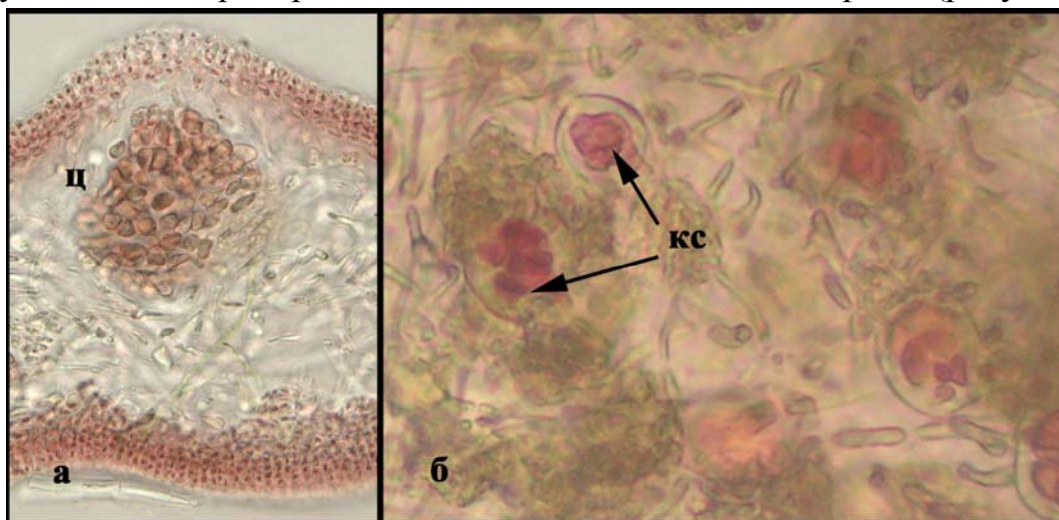


Рисунок 4.8 – Цистокарпы и карпоспорангии у пластинчатых багрянок: **а** – *Neoabbottiella araneosa*, цистокарп на поперечном срезе, Авачинский зал., о. Старичков, август 2008 г.; **б** – *Turnerella mertensiana*, карпоспорангии, Авачинский зал., б. Спасения, октябрь 2003 г.

Используя ресурсы материнского растения, цистокарп образует спорогенные нити, которые, в свою очередь, продуцируют карпоспоры. Место возникновения цистокарпов, их форма, характер перикарпа, способ выхода карпоспор у разных родов пластинчатых багрянок имеют важное таксономическое значение. Их цистокарпы бывают погруженными,

полупогруженными или выступающими, иметь или не иметь отверстия для выхода карпоспор.

У описываемых нами видов существенно различается стратегия развития генеративных структур после оплодотворения. Например, у *C. rosa-marina* из Британской Колумбии, по наблюдениям С. Линдстром (Lindstrom, 1981), после весеннего оплодотворения и соединения оплодотворенной клетки с т.н. питающей клеткой карпогонной ветви, женская репродуктивная система остается в состоянии покоя до осени, когда оплодотворенное ядро в конце концов посредством связующей нити передается в ауксиллярную клетку, от которой в свою очередь развивается гонимобласт. У представителей камчатской популяции *C. rosa-marina*, возможно, из-за более низкой температуры карпоспоры начинают формироваться в июле, однако, созревают они, согласно нашим наблюдениям, лишь к осени (Клочкова, Писарева, 2009).

Жизненные циклы красных водорослей очень сложны и не всегда четко вписываются в определенные рамки. Тем не менее, подавляющее их большинство относят к трем основным типам. Ниже описываются только два типа (*Polysiphonia* и *Bonnemaisonia*), имеющие отношение к изученным нами видам.

Основным признаком, используемым для отнесения жизненного цикла к тому или иному типу, является морфология разных генераций. Изоморфный цикл развития принято относить к *Polysiphonia*-типу, поскольку в лабораторной культуре он впервые был изучен у полисифонии. Он присущ большинству красных водорослей, в том числе представителям гигартиновых. Среди пластинчатых багрянок такой цикл, по наблюдениям Л.П. Перестенко (1975, 1994), присутствует у представителей родов *Kallymeniopsis* и *Beringia*, тетраспорофиты которых имеют тот же внешний облик, что и женские гаметофиты. Изоморфны между собой мужские, женские гаметофиты и тетраспорофиты *Constantinea* (Клочкова, Писарева, 2009).

Другой тип жизненного цикла, характеризующийся гетероморфной сменой поколений, называется *Bonnemaisonia hamifera*-тип. В настоящее время он обнаружен не только у многих представителей порядка немалиальных, но и у

криптонемиевых и гигартиновых водорослей. В гетероморфном жизненном цикле багрянок тетраспорофит по строению сильно отличается от гаметофита и часто представляет собой стелющиеся или корковидные растения. Среди изучаемых нами видов такой цикл имеет *Turnerella*. В нем чередуются между собой крупные пластинчатые гаметофиты и небольшие коркообразные спорофиты. Это показали культуральные исследования для тихоокеанского вида *T. mertensiana* (Kasahara, 1980) и североатлантического вида *T. pennyi* (South, Hooper, 1972). При этом выяснилось, что коркообразный спорофит *Turnerella* ранее был известен как представитель считавшегося ранее самостоятельным рода *Cruoria*.

Гетероморфный жизненный цикл был обнаружен также у представителей североамериканского вида *Opuntiella californica* (DeCew et al., 1992a). При изучении этого вида в культуре было установлено, что его карпоспоры, как и у *Turnerella*, прорастают в корковидные растения, имеющие glandулярные клетки и зональные тетраспорангии. Было показано, что и представители рода *Schizymenia* (DeCew et al., 1992b) имеют гетероморфный цикл, хотя ранее его считали изоморфным (Abbott, 1967).

Как уже упоминалось, для каждого из типов жизненного цикла характерна смена тетраспорофитной и гаметофитной форм развития. При этом на гаплоидных гаметофитных растениях, как было сказано выше, развиваются диплоидные образования, называемые карпоспорофитами. До настоящего времени не существует однозначного мнения о природе этого явления. Большинство специалистов относят карпоспорофиты к третьему, редуцированному поколению, ведущему паразитический образ жизни на женском гаметофите, а жизненные циклы багрянок в связи с этим называются тригенетическими. Другие, как Л.П. Перестенко, о точке зрения которой мы уже упоминали в главе 1, считают, что карпоспорофит является не самостоятельным поколением, а всего лишь структурой, обеспечивающей увеличение количества продуктов полового размножения.

На рисунке 4.9 в общем виде показан цикл развития багрянок. Из представленного рисунка видно, что споры у них образуются на спорофитах, а

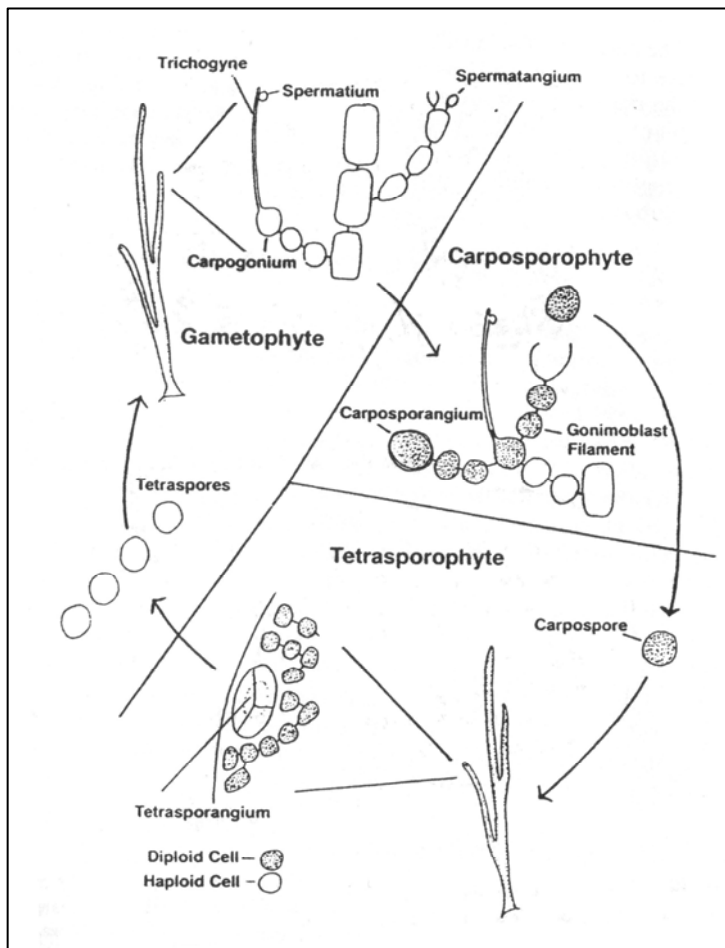


Рисунок 4.9 – Упрощенная схема жизненного цикла красной водоросли (по Lee, 2008)

гонимобласт может формировать нематении с тетраспорами (Schotter, 1968; Ardré, 1977). Проанализировав это явление на материале у водорослей из дальневосточных морей России, Л.П. Перестенко (1988) высказала предположение, что оно может иметь место и в их жизненном цикле. Наши исследования, которые будут описаны в главе 6, подтвердили ее предположение.

Еще одно необычное явление наблюдалось в жизненном цикле у *Gigartina*, *Mastocarpus*, а затем и у представителей других родов. У них были найдены женские гаметофиты, которые воспроизводятся карпоспорами, образовавшимися бесполом путем (West, 1972; DeCew, West, 1977; Masuda, Kurogi, 1981; и др.).

оогонии и сперматангии – на гаметофитах. Однако этот вопрос до конца не исследован у многих родов и видов и в процессе изучения жизненных циклов водорослей все чаще отмечаются случаи, когда одна форма развития возникает на другой, и тогда на одном и том же растении можно найти и тетраспоры, и органы полового размножения. Так, в 1960–1970-е гг. у гигартиновых водорослей, в том числе у представителей рода *Schizymenia*, было обнаружено явление тетраспоробластии. Это явление характеризуется тем, что

4.2. Диагностическая ценность анатомо-морфологических признаков и проблемы идентификации красных пластинчатых водорослей

Родовой состав красных водорослей весьма разнообразен, и их родовые признаки очерчены достаточно хорошо. Определение багрянок до родового уровня у специалистов обычно не вызывает больших затруднений, чего нельзя сказать о пластинчатых водорослях (Перестенко, 1975). Они относятся к наиболее сложной для родовой дифференциации группе, в которой до сих пор до конца не определены не только объем видов, но и родов.

Если для идентификации кустистых сложно расчлененных Rhodophyta выбор устойчивых морфологических признаков достаточно широк, то у пластинчатых их круг весьма узок. Это размеры, форма, цвет, толщина, характер рассеченности пластин. Но даже эти признаки, как мы упоминалось выше, подвержены изменчивости в зависимости от возраста растений, сезона их сбора, географического района, факторов среды. Пластинчатые багрянки интересны тем, что являются наименее изученными в дальневосточной флоре не только с точки зрения систематики, но также биологии развития и популяционной биологии. Это уже обсуждалось в наших публикациях (Клочкова, Писарева, 2008; Писарева, 2004, 2006, 2009а; Писарева, Клочкова, 2008).

Обобщим основные причины, определяющие сложность таксономической обработки красных пластинчатых водорослей.

Одна из них состоит в том, что представители этой группы относятся к высокоорганизованным багрянкам и при простой морфологии имеют сложное анатомическое строение. Судя по описаниям красных пластинчатых водорослей, приведенным в работе Л.П. Перестенко (1994), представители всех видов имеют неповторимые морфологические особенности. Например, у *Neoabbottiella araneosa* пластина должна быть всегда округлой или широкоовальной, у *Neodilsea crispata* она линейно-ланцетовидная с волнистым краем, *Beringia castanea* имеет радиальные лопасти-секторы, виды рода *Velatocarpus* имеют клиновидные лопасти, *Schizymenia pacifica* в свежем состоянии мягкая и слизистая, пластины

Turnerella mertensiana очень жесткие, у представителей родов *Opuntiella* и *Crossocarpus* должны встречаться характерные краевые пролиферации.

Однако в ходе проведенного нами исследования при изучении большого количества образцов, оказалось, что морфологические признаки пластинчатых красных водорослей чрезвычайно расплывчаты (Писарева, 2009а). В силу возрастной и географической изменчивости представители разных видов могут иметь очень сходную, практически неразличимую форму слоевищ, одинаковые размеры и почти одинаковый цвет пластин. Характер рассечения слоевищ на лопасти у одного и того же вида может сильно варьировать, а пролификации могут появляться не только у представителей *Opuntiella* и *Crossocarpus*, но и у большинства пластинчатых багрянок.

Другая причина сложности определения таксономической принадлежности красных пластинчатых водорослей состоит в том, что их систематика базируется в основном на анатомических различиях, при этом наиболее значимыми признаками являются различия в строении и развитии генеративных структур. Последние у изучаемых образцов встречаются далеко не всегда. Если нахождение у зрелых спорофитов органов бесполого размножения обычно не вызывает большого затруднения, то поиск генеративных мужских и особенно женских структур требует времени и определенного умения. Учитывая, что у многих из изученных нами видов только гаметофиты имеют макроскопические размеры, для разграничения родов приходится, в основном, искать у них женские репродуктивные структуры, что требует определенных навыков.

Еще раз отметим, что большой географической и индивидуальной изменчивости подвержены не только внешний вид растений, но и их анатомическое строение. Так, у широко распространенного в российских дальневосточных морях вида *T. mertensiana* строение карпогонной ветви и даже количество клеток в ней может меняться в различных точках ареала (Перестенко, 1976).

Третья причина сложности изучения и таксономической дифференциации пластинчатых багрянок состоит в том, что большинство из них являются

глубоководными и обитают в основном в сублиторальной зоне шельфа, проникая до самой нижней границы фитали. Из-за ограниченных возможностей сбора материала на больших глубинах описания многих видов были основаны на результатах изучения небольшого, порой единичного, количества образцов, собранных в одно и то же время. Они, естественно, не дают представления об особенностях сезонного и возрастного развития видов, времени появления у них генеративных органов.

Следует также учитывать, что описания некоторых видов были сделаны на основе изучения небольшого количества образцов только в одной части их ареала, поэтому они не отражают всего спектра географической изменчивости видов, которая, безусловно, накладывает отпечаток на внутреннее и внешнее строение растений (Gabrielson, Garbary, 1986; Graham, Wilcox, 2000; и др.). Сравнение описаний таких широко распространенных видов, как *H. palmatifolia*, *T. mertensiana*, *S. pacifica*, выполненных для растений, произрастающих в российской и зарубежной частях ареала показывает, как сильно в силу их географической изменчивости в этих описаниях отличаются морфометрические характеристики.

Признаки вегетативной анатомии изученных нами видов пластинчатых багрянок, важные для их идентификации, приведены в таблице 4.1. Анализ этой таблицы, составленной на основе литературных данных, показывает, что многие виды имеют перекрывающиеся признаки, что затрудняет их идентификацию. Используемые в систематике анатомические признаки скорее позволяют очертить группу видов, для которых свойственны те или иные признаки, а потом находить между ними различия, используя комплекс признаков. Так, к примеру, железистые клетки, о которых говорилось выше (рисунок 4.3), свойственные *T. mertensiana*, можно встретить также у *Opuntiella* и *Schizymenia*. Отметим, что в таблицу 4.1 мы не включили виды рода *Constantinea*, т.к. они и без этого хорошо отличаются от типичных пластинчатых багрянок по внешнему виду растений.

Таблица 4.1 – Характеристики вегетативной анатомии обсуждаемых в работе красных пластинчатых водорослей
(по: А. Зинова, 1972; А. Зинова, Гусарова, 1977; Клочкова, 1985, 1996б; Перестенко, 1975, 1976, 1986, 1988, 1994; Hansen, Lindstrom, 1984)

Вид	Кора		Подкорка			Сердцевина	
	количество слоев	размеры клеток, мкм	форма клеток	размеры клеток, мкм	светопреломляющие клетки (форма, размер)	размеры клеток и нитей, мкм	форма клеток и нитей
<i>Neoabbottiella araneosa</i>	2-4	14-22×14-31	овальная, округлая	5,5-8,5× ×8,5-11; длина до 30	узкие и длинные, до 670	8,5-12,5×20-70	палочковидная, звездчатая; узкая и широкая, рыхлые нити
<i>Hommersandia palmatifolia</i>	1-3	4-10×6-13	эллипсоидная	до 200×50	удлиненные	нити 8,5-11× ×125-210	2 слоя крупных клеток
<i>Kallymeniopsis lacera</i>	1-3	5,5-14×4,2-8,5; 4-8 в поперечнике	округлая, периклинально удлиненная	36-42× ×77-84; 15-20	игловидные, длинные, извилистые, 4,2- 14×30-470	длинные нити 4-5×75-200, короткие 4-14×30-80	длинная и широкая; узкоцилиндрическая с раздутыми концами
<i>Kallymeniopsis verrucosa</i>	—	9×3-6	—	—	древовидные, гигантские, разветвленные	ширина нитей 2-4, толщина клеток 5-30	—
<i>Velatocarpus kurilensis</i>	1-2	5,6×11-14; до 15 мкм в поперечнике	вытянутая, овальная	19,5-31,5× ×25-54	отсутствуют	11-28×12-78 11-14×28-78	палочковидная, длинная, цилиндрическая
<i>Velatocarpus pustulosus</i>	2-5; 1-2	мелкие	овальная	40-67×67; длина 40-60	отсутствуют	23-31×45-310; 20-30×40-260 и 22-40×27-36	палочковидная, узкоовальная, нитевидная, мелкая
<i>Opuntiella ornata</i>	5-6	6-14×8,5-17	округлая, яйцевидная	крупные	19-56×42-90, звездчатые 19- 28×19-56	5-14×15-225	палочковидная, нитевидная, изодиаметрическая
<i>Turnerella mertensiana</i>	1-3; много	4-8×8-22	округлая, яйцевидная	11-42× ×11-84	звездчатые, грушевидные 18-70×40-130	3-7(14)×19-125	изодиаметрическая, цилиндрическая, нитевидная, палочковидная

Главными таксономическими признаками родового и видового уровня для красных водорослей служат те, которые отражают особенности организации генеративных структур, особенно строение женской репродуктивной системы. Это, прежде всего, количество клеток в карпогонных ветвях, размеры питающих клеток, наличие ответвлений в ауксиллярных ветвях, форма, размер, способ формирования и местоположение гонимобластов. Так, в частности, представители родов *Neoabbottiella* и *Neodilsea* имеют по сравнению с другими видами наиболее многоклеточные карпогонные и ауксиллярные ветви. Сравнительная характеристика генеративных структур пластинчатых багрянок приведена в ранее опубликованной нами работе (Писарева, 2004а).

В систематике пластинчатых багрянок важное значение имеют также размеры и местонахождение гонимобластов, карпоспор, тетраспорангиев. Но в литературе описания генеративных структур у некоторых видов часто не совпадают. Это видно, например, при сравнении описаний образцов *Kallymeniopsis lacera*, собранных в разных точках ареала (Перестенко, 1975, 1994; А. Зинова, Гусарова, 1977; Ключкова, 1985, 1996б). Так, судя по данным А.Д. Зиновой и И.С. Гусаровой (1977), у берегов островов Уруп и Симушир представители этого вида имеют более крупные размеры карпоспор и карпогонных ветви из 8-9 клеток. Л.П. Перестенко (1994) указывает, что их карпогонные ветви более длинные и состоит из 8-12 клеток, а карпоспоры и тетраспорангии, наоборот, имеют более мелкие размеры.

Тетраспорангии без труда можно обнаружить далеко не у всех из пластинчатых багрянок. Это может быть связано с тем, что в разных частях ареала количественные соотношения между гаметофитной и спорофитной генерациями могут меняться, и поэтому бесполое поколение в определенном районе может быть весьма редким. Кроме того, это может быть связано с наличием у вида гетероморфного жизненного цикла, которым обладает большинство из представителей гигартиновых, в том числе пластинчатых (Саут, Уиттик, 1990). Тетраспорофит в этом случае представляет собой небольшую корочку, и для изучения его строения не обойтись без лабораторных культур. По этим причинам в следующей главе диссертации у изученных видов мы приводим в основном описания только структур полового размножения.

4.3. Экология красных пластинчатых водорослей и их адаптация к условиям загрязнения в прикамчатских водах

Большинство пластинчатых красных водорослей дальневосточных морей России обитают в нижнем горизонте литорали и в сублиторали, опускаясь иногда до нижней границы фитали. Как и для других морских растений, глубина их произрастания является важной экологической характеристикой. Так, одни виды пластинчатых багрянок произрастают в узком, другие – в широком диапазоне глубин. Например, виды *N. natashae* и *O. ornata* у Камчатки и особенно у Командорских островов растут в основном от нижнего горизонта литорали до глубин 5–10 м и довольно редко встречаются глубже. *H. palmatifolia*, напротив, является глубоководным видом и встречается чаще всего в диапазоне глубин 11–25 м (Перестенко, 1994; собственные наблюдения). Массовый вид *T. mertensiana*, согласно многочисленным литературным данным и нашим исследованиям, в дальневосточных морях России растет в очень широком диапазоне глубин – от 2 до 40 м (Гусарова, 1972, 1975; Суховеева, Паймеева, 1974; Перестенко, 1976, 1994; Ключкова, Березовская, 2001). Вопросы, касающиеся глубины произрастания пластинчатых багрянок и их вертикального распределения в исследуемом районе, будут рассмотрены подробнее в главе 6.

Как уже упоминалось, свет, прибойность и соленость воды также являются важными экологическими факторами для жизни пластинчатых багрянок. Благодаря своему пигментному составу последние более терпимы к отсутствию света, и, в отличие от других групп водорослей, хорошо приспособлены к условиям малой освещенности. Представители описываемой группы предпочитают хорошо аэрируемые прибойные местообитания с постоянной соленостью. Они произрастают в основном у мысов, открытых или полузащищенных участках побережья. Отдельные виды, такие как, *S. pacifica*, *O. ornata* и *N. natashae*, которые часто, особенно у Командорских островов, выходят на литораль, могут выдерживать кратковременное опреснение и иссушение, высокое прогревание и застой воды в литоральных ваннах во время отлива.

Как и другие водоросли, пластинчатые багрянки в основном растут на скалистом, валунном и валунно-каменистом, реже – галечном грунтах. Иногда они встречаются на песчаном или илистом грунте, что характерно, например, для видов рода *Neodilsea* (Виноградова, 1996) или вида *Opuntiella parva* (Перестенко, 1980). Они также могут расти на других водорослях, особенно ламинариевых, и беспозвоночных совместно с другими водорослями, например, на губках (рисунок 4.10) или раковинах мидий (Суховеева, Паймеева, 1974). Так, *H. palmatifolia* была обнаружена нами в Авачинской губе на стволике бурой водоросли из рода *Agarum*, а виды рода *Constantinea* – на губках, мшанках, ракообразных.



Рисунок 4.10 – Растения *Constantinea simplex* с побережья о. Беринга, август 2004 г., растущие на губке совместно с другими водорослями

Сами пластинчатые багрянки тоже часто обрастают эпифитами и населяются эндофитами. Среди микроэпифитов пластинчатых багрянок чаще всего встречаются диатомовые, зеленые и красные водоросли (рисунок 4.11 а, в). Иногда их обрастателями являются микроскопические грибы (рисунок 4.11 б). На подошвах пластинчатых багрянок любят расти макроэпифиты, особенно кустистые красные водоросли – представители церамиевых и делессериевых, иногда кораллиновых.

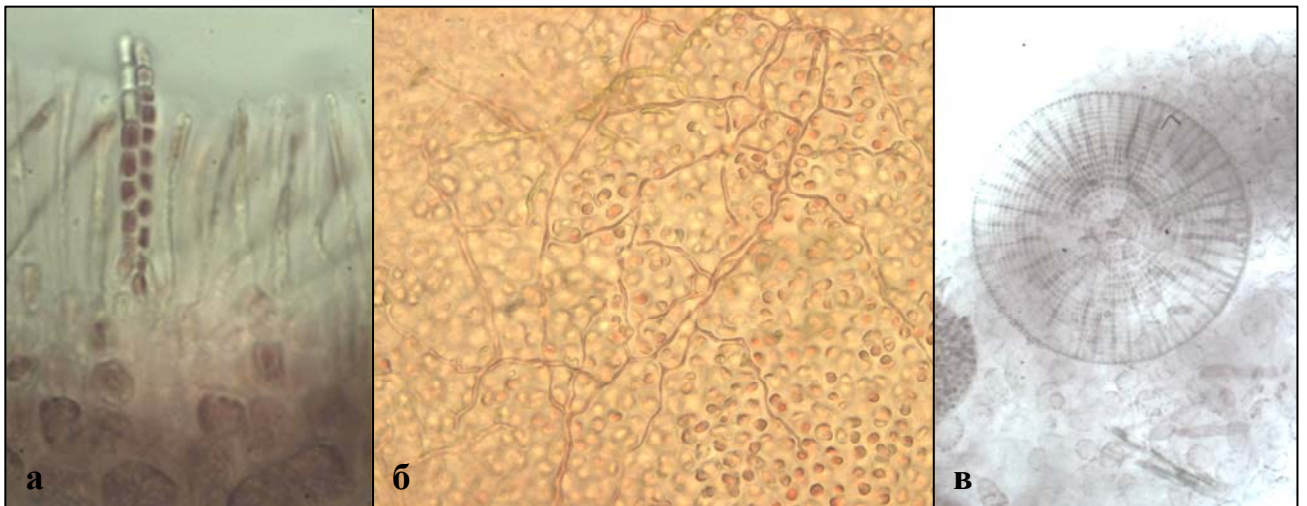


Рисунок 4.11 – Микроэпифиты, растущие на красных водорослях: **а** – акрохетиевые красные водоросли на *Constantinea rosa-marina*; **б** – гифы грибов на поверхности *Kallymeniopsis lacera*; **в** – центрическая диатомея на поверхности *Turnerella mertensiana*

Пластинчатые Rhodophyta являются удобным субстратом и для беспозвоночных – губок, ракообразных и мшанок (рисунок 4.12 а). Отметим, что разные виды животных предпочитают поселяться на разных багрянках и что представители разных родов пластинчатых красных водорослей в разной степени подвержены обрастанию. Так, на глубоководных растениях *N. decipiens* откладывают свои кладки моллюски (рисунок 4.12 б). У представителей других родов мы их никогда не встречали.

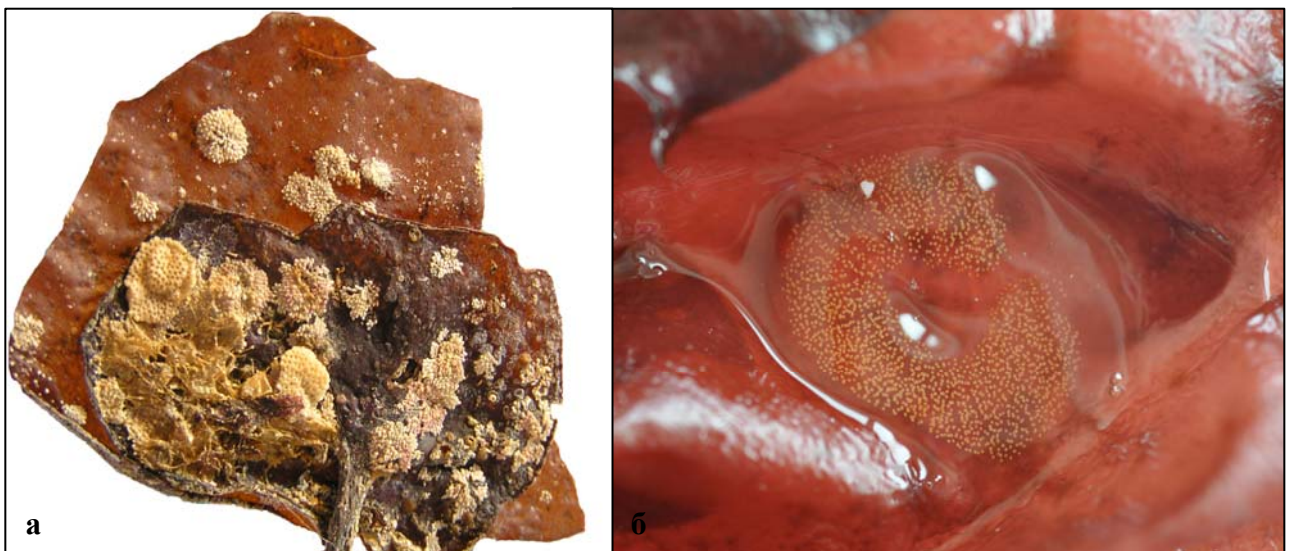


Рисунок 4.12 – Пластинчатые багрянки как субстрат для других морских организмов:
а – фрагмент *Constantinea sitchensis* (о. Кетой) с обрастателями на поверхности;
б – икра моллюска на поверхности *Neoabbottiella decipiens* с глубины 16 м

Среди микроорганизмов-эпибионтов красных водорослей большую роль играют диатомовые водоросли. Они активно заселяют их поверхность и являются пищей для живущих на них инфузорий и некоторых беспозвоночных. Исследования, проведенные Л.И. Рябушко в Чёрном, Эгейском и Японском морях, показывают, что основная роль в формировании эпифитона макрофитов принадлежит диатомовым (Рябушко, 2009; Ryabushko, 1996). Так, при изучении эпифитона 46 видов массовых водорослей-макрофитов и 2 видов морских трав указанным выше автором было зарегистрировано 254 таксона микроводорослей, в том числе 237 диатомовых.

Слоевища макрофитов осевого типа обрастают эпифитными диатомовыми водорослями на 1–2 порядка обильнее пластинчатых, однако в высокоэвтрофных портовых водах бухт Золотой Рог, Находка и Славянка значительному обрастанию подвержены талломы обоих типов (Левченко, Бегун, 2008).

Эпифитирование диатомовых водорослей на макрофитах, в том числе на багрянках, характерно и для прикамчатских вод, особенно для районов, испытывающих биогенное загрязнение. Наиболее обильный и разнообразный эпифитон встречается у растений, представляющих собой сложно разветвленные кустики. Присутствуют эпифиты и на багрянках, имеющих целиком или частично пластинчатые слоевища. Мы наблюдали это в ходе изучения представителей родов *Constantinea* и *Neoabbottiella* (Клочкова, Писарева, 2009б; Писарева, Клочкова, 2013б).

У багрянок есть и эндофиты, но они встречаются реже, чем эпифиты (Жигадлова, 2009). В основном внутри их слоевищ находили зеленые или другие красные водоросли, особенно акрохетиевые (Gracham, Wilcox, 2000; и др.). Литературный поиск по вопросу существования диатомовых водорослей внутри багрянок не дал никаких результатов. Однако нами в ходе ревизии рода *Neoabbottiella* была обнаружена диатомовая водоросль в слоевище у *Neoabbottiella araneosa*, а также у недавно описанного нами вида *N. decipiens* (Писарева, Клочкова, 2013б). На основании морфологического исследования и секвенирования (Klochkova et al., in press) эта диатомовая была отнесена к виду *Pseudogomphonema kamtschaticum* (Grunow) Medli. Оказалось, что она была

впервые описана в качестве эпифита рода *Neoptilota* с Камчатки (Grunow, 1878). Прежде нигде не отмечалось, что *Pseudogomphonema* или другие диатомовые могут быть эндофитами красных пластинчатых водорослей (рисунок 4.13).

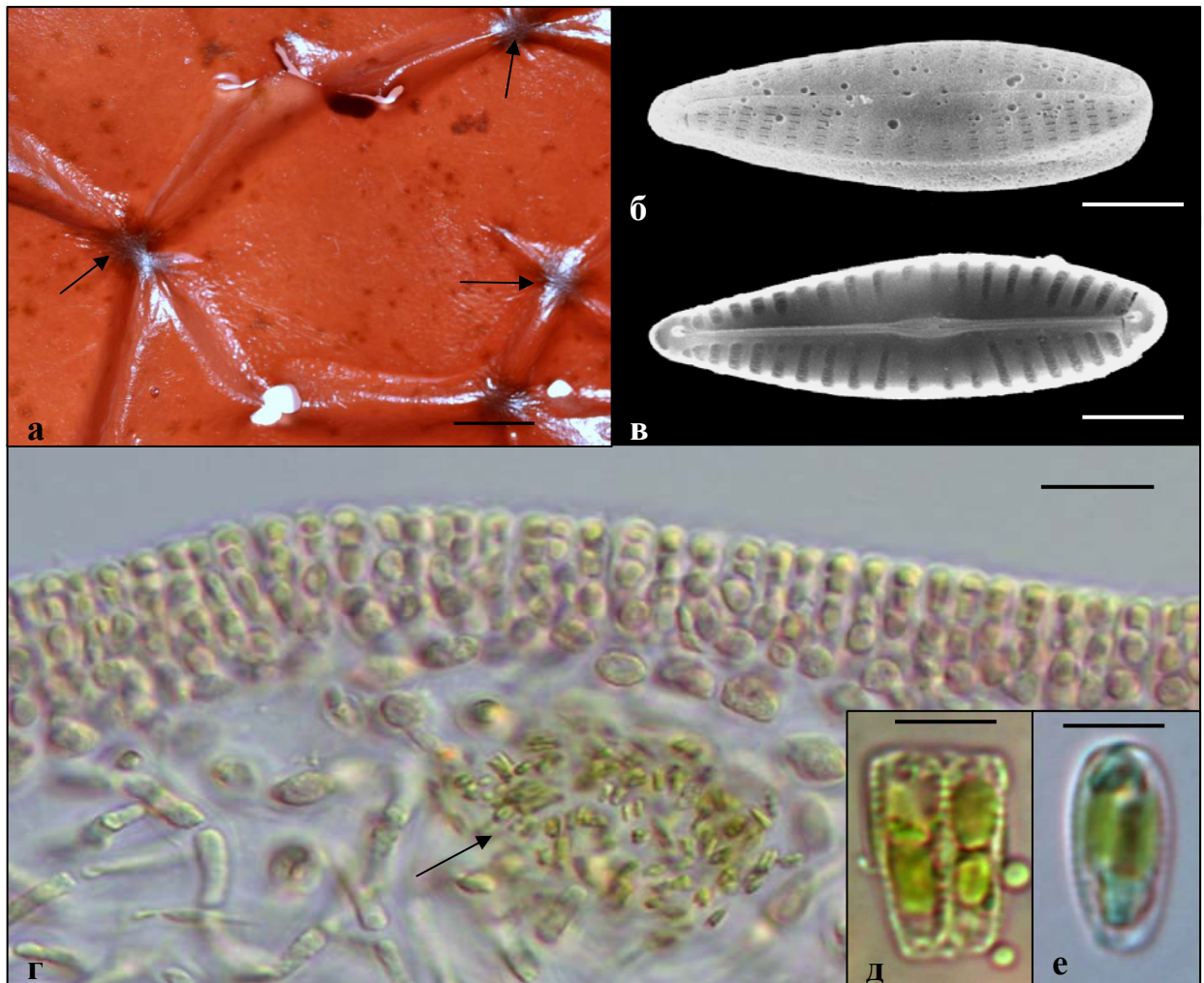


Рисунок 4.13 – Эндофитная диатомовая водоросль *Pseudogomphonema kamtschaticum* в пластинчатой красной водоросли *Neobabbottiella*: **а** – стяжки на пластине *Neobabbottiella* (показаны стрелками), вызванные большим количеством диатомовых (масштаб 1 см); **б, в** – сканированные фотографии *Pseudogomphonema kamtschaticum* (**б** – вид наружной створки, **в** – вид внутренней створки, масштаб 2 мкм); **г** – фрагмент поперечного среза пластины с колонией диатомовых (показана стрелкой, масштаб 20 мкм); **д, е** – *Pseudogomphonema kamtschaticum*: делящиеся внутри хозяина клетки диатомовых (**д**), наружная поверхность створки (**е**) (масштаб 5 мкм)

О природе отношений между пластинчатой и диатомовой водорослями судить пока рано, невооруженным глазом видно лишь то, что множественные диатомовые стягивают пластину, отчего поверхность последней приобретает вид гофрированной бумаги (рисунок 4.13 а). Также известно, что клетки *Pseudogomphonema* делятся внутри растений *Neobabbottiella* (рисунок 4.13 д).

Эндофитных представителей *P. kamtschaticum* мы находили у образцов рода *Neoabbottiella*, собранных Авачинском заливе в разные годы и разных экологических условиях. В таблицу 4.2 мы включили только те образцы, которые представлены в нашей публикации (Klochkova et al., in press). С большой вероятностью, диатомовые эндофиты этого же или других видов присутствуют и у других пластинчатых красных водорослей, таких как, *Kallymeniopsis* и *Hommersandia*, что требует дальнейших детальных исследований.

Таблица 4.2 – Образцы *Neoabbottiella* с диатомовыми эндофитами *Pseudogomphonema kamtschaticum*

Вид багрянки	Образец	Данные о сборе	Примечания
<i>Neoabbottiella araneosa</i> (Perstenko) Lindstrom	3 растения с цистокарпами и карпоспорами 1 ювенильное стерильное растение	о. Старичков, Авачинский зал., 52°46'38" N, 158°36'55" E, гл. 18 м, камни, 19.08.2008, сб. Н. Санамян t воды=2°C	В женских растениях диатомовые сконцентрированы внутри цистокарпов и между карпоспорами Внутри ювенильного растения множественные диатомовые рассеяны по пластине; больше всего их найдено в коре
<i>Neoabbottiella decipiens</i> Klochkova et Pisareva	1 взрослое стерильное растение	о. Старичков, Авачинский зал., 52°46'916" N, 158°36'935" E, гл. 15-16 м, камни, 7.11.2008, t воды=0°C сб. Н. Санамян	Множественные диатомовые рассеяны по всей пластине, больше всего их в сердцевине
<i>N. decipiens</i>	1 взрослое стерильное растение	о. Старичков, Авачинский зал., 52°46'38" N, 158°36'55" E, гл. 15 м, камни, , t воды=2°C 17.07.2012, сб. А. Рябец	Также, как и у предыдущего образца
<i>N. decipiens</i>	1 взрослое стерильное растение	м. Раздельный, Авачинский зал., 52°36'742" N, 158°27'301" E гл 6-7 м, камни, t воды=7-8°C, 17.07.2012, сб. А. Рябец	Также, как и у предыдущего образца

Стоит отметить, что и среди самих красных водорослей доля паразитических и полупаразитических растений по сравнению с другими группами макрофитов

очень высока. Так, Л. Гофф считает, что около 50 родов багрянок – облигатные паразиты других красных водорослей (Goff, 1982). В отношении хозяев они, по-видимому, высокоспецифичны и большинство их них, около 80% – адельфопаразиты, родственные своим хозяевам, представители тех же семейств или даже триб; остальные – аллопаразиты, не родственные своим хозяевам (Nonomura, West, 1981; Goff, 1982; и др.).

Отметим, что взаимоотношения багрянок с другими гидробионтами всегда были предметом пристального внимания, особенно у культивируемых водорослей. В последние годы активно развивается морская фитопатология и изучаются заболевания водорослей, связанные с вирусной, бактериальной, грибковой инвазией, поскольку эти агенты наносят большой вред плантациям марикультуры важных для промышленного культивирования багрянок, таких, к примеру, как *Porphyra*, снижая объем выращиваемой продукции и ее качество (Gachon et al., 2010; Klochkova et al., 2012; и др.).

Изучение влияния на пластинчатые красные водоросли антропогенного загрязнения было проведено автором в Авачинской губе. Она, как известно, подвержена значительному антропогенному загрязнению нефтепродуктами, фенолами, СПАВ и другими опасными веществами (Березовская, 1999; Журавель и др., 2004). Наши исследования (Березовская и др., 2002, 2004, 2006), показывают, что представители разных отделов водорослей-макрофитов по-разному адаптируются к загрязнению. Красные водоросли при этом демонстрируют наименьшую адаптационную способность по сравнению с представителями других отделов (Березовская, Писарева, 2002). Это неоднократно подтверждали российские и зарубежные исследования (Калугина-Гутник, 1975; Исмаил, 1991; Клочкова, Березовская, 2001; Березовская, 2002; и др.) Адаптационная способность водорослей-макрофитов зависит от биохимического состава, морфологии, физиологии, биологии развития видов и других факторов. Поэтому, в частности, виды с пластинчатой морфологией имеют больше возможностей адаптироваться к повреждающим факторам среды, чем виды с кустистой морфологией.

В задачи нашего исследования не входило изучение воздействия загрязнения на все пластинчатые багрянки, главным образом потому, что многие из изучаемых нами видов являются редкими даже в чистых участках побережья, а во внутренней части Авачинской губы вообще практически не встречаются. Все исследования по этому вопросу мы провели для *Turnerella mertensiana*, которая является, пожалуй, самым распространенным и самым устойчивым к загрязнению среди изученных нами видов.

Вид *T. mertensiana* встречается в Авачинской губе практически повсеместно. Высокое содержание биогенной органики, поступающей в этот водоем, по-видимому, в некоторых районах, способствует проявлению у него неограниченного роста. Так, в западной части Авачинской губы мы находили растения этого вида, поперечник которых был около 90 см. В среднем это в 3-4 раза больше, чем у представителей *T. mertensiana* из районов с ненарушенной природной средой. Такую же способность к гигантизму демонстрировал другой вид пластинчатых водорослей – *Velatocarpus pustulosus* (рисунок 4.14).

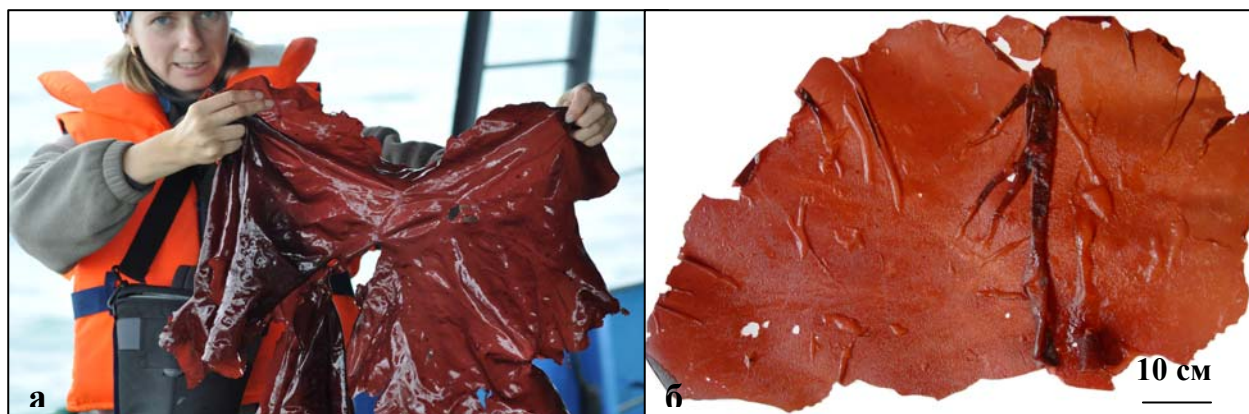


Рисунок 4.14 – Гигантские растения из загрязненных и опресненных участков Авачинской губы: **а** – *Turnerella mertensiana*, м. Казак, июль 2012 г.; **б** – *Velatocarpus pustulosus*, м. Казак, июнь 2008 г.

Способность к неограниченному росту у турнереллы сопровождается значительными изменениями внутреннего строения. Это видно при сравнении срезов пластин, сделанных у растений, собранных в умеренно загрязненном районе Авачинской губы и в соседнем чистом районе Авачинского залива в одно и то же время (рисунок 4.15).

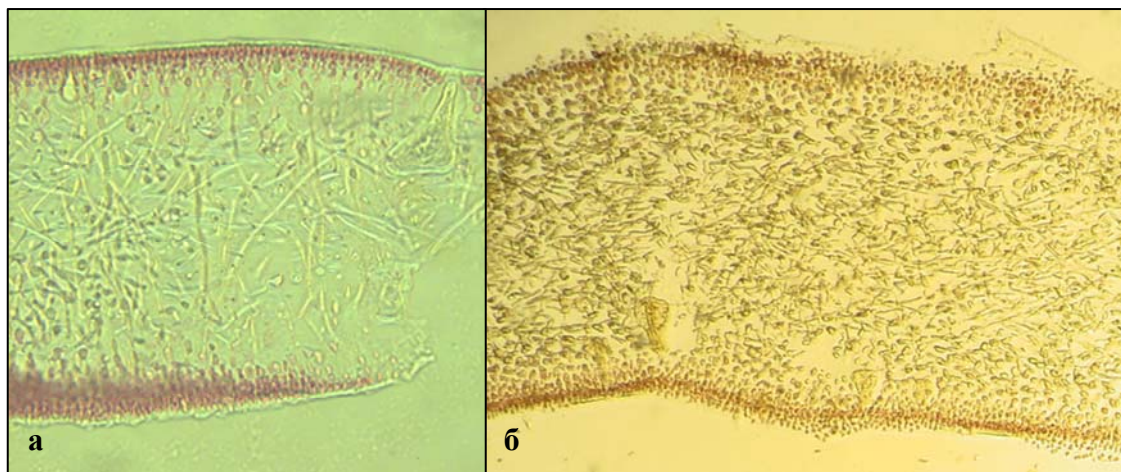


Рисунок 4.15 – Поперечный срез слоевища *Turnerella mertensiana*: **а** – в ненарушенных условиях обитания, Авачинский зал., о. Старичков, июнь 2003 г.; **б** – в повреждающих условиях обитания, Авачинская губа, б. Большая Лагерная, июнь 2003 г.

Из представленного рисунка 4.15 а видно, что, у растения, собранного у о. Старичков, пластина не имеет перепадов толщины, покрыта с обеих сторон кутикулой, клетки коры отчетливо пигментированы, собраны в один-два слоя, подкорка слабо развита и почти всю внутреннюю часть занимает сердцевина, а железистые клетки имеют характерную для этого вида грушевидную форму, полупрозрачные. У растений *T. mertensiana*, произрастающих в б. Большая Лагерная (рисунок 4.15 б) в условиях умеренного загрязнения, толщина пластины непостоянна, кутикула отсутствует, железистые клетки в основном вытянутые, непрозрачные. Клетки коры и сердцевины у этих растений слабо связаны между собой, отчего слоевище буквально расползается на части при недолгом хранении и размачивании после высушивания.

Отметим также, что растения *T. mertensiana* из загрязненных участков Авачинской губы уже в конце июня имели сформированные сперматии и карпогоны. В эти сроки у них уже встречались в разной степени развитые гонимобласты, что свидетельствовало о более ранних сроках развития и высвобождения генеративных структур, чем у растений этого вида из соседних чистых районов.

Более раннее наступление размножения и высокие темпы роста в начальный период развития при воздействии повреждающих факторов среды на красные водоросли отмечала и В.А. Березовская (2002). Увеличение относительной скорости роста таллома и усиление дыхания было также обнаружено в ходе экспериментов, направленных на изучение влияния нефтяной эмульсии на *Pamaria palmata* в Баренцевом море (Степаньян, 2003), когда ее растения помещали в условия, аналогичные воздействию хронического нефтяного загрязнения.

4.4. Химический состав красных пластинчатых водорослей и возможности их практического использования

Сведения о химическом составе и возможностях использования красных водорослей, произрастающих у Камчатки и Командорских островов, представлены нами (Писарева, 2009б) и в разделе второго тома «Атласа водорослей-макрофитов прикамчатских вод» Н.Г. Ключковой с соавторами (2009). В данном подразделе диссертации мы приводим в основном сведения, касающиеся пластинчатых багрянок.

Химический состав багрянок имеет много общего с таковым у представителей других групп растений, но в то же время они содержат специфические соединения, участвующие в образовании их клеточных стенок (Саут, Уиттик, 1990; Graham, Wilcox, 2000; и др.). В первую очередь к ним относятся полисахариды. У большинства растений клеточные стенки состоят из целлюлозы, погруженной в плотный пектиновый гель или в альгиновые кислоты и их соли, как, например, у бурых водорослей. Красные водоросли в качестве гелеобразного матрикса клеточных стенок синтезируют в основном водорастворимые сульфатированные галактаны – агар или каррагинан. Эти вещества, подобно пектину, способны образовывать вязкие гели высокой прочности.

Гигартиновые водоросли – одна из наиболее крупных по количеству таксонов групп. Входящие в нее виды могут использоваться в самых различных направлениях. Запасы многих из них в прикамчатских водах не столь велики. Несмотря на это, некоторые содержащиеся в них вещества могут быть крайне востребованными и дорогостоящими, и потому марикультура этих видов может оказаться высоко рентабельной. Так, в Чили виды родов *Callophyllis*, *Iridaea* (*Mazzaella*), *Mastocarpus*, родственные нашим представителям тех же родов, являются основными в экономике водорослей уже с 1950-х гг. (Alveal, 1998). Из них изготавливают пищевые добавки, добавляют в корм животных. Они являются ценным сырьем для экстракции фикоколлоидов.

Общеизвестно, что источниками каррагинана являются гигартиновые багрянки *Mastocarpus* и *Chondrus*. Однако и среди пластинчатых водорослей прикамчатских вод есть каррагинофиты. Это, например, представители родов *Turnerella* и *Kallymeniopsis* (Усов, 1977). Учитывая массовую встречаемость *T. mertensiana* у берегов Камчатки, ее можно рекомендовать к использованию как возможный источник каррагинана.

Согласно экспертным оценкам, запасы каррагинофитов в дальневосточных морях России составляют не менее 100 тыс. т. (Черников и др., 2007). К началу XXI века мировое производство каррагинана достигало уже 27 тыс. т в год (Sailling, 2001). В настоящее время потребление каррагинанов в мире составляет более 14 тыс. т в год и ежегодно увеличивается на 1–3%. Добыча водорослей как источников каррагинана развита в основном в США, Франции, Канаде, Англии, Швеции, Норвегии, Ирландии, Португалии и на Филиппинах. К сожалению, в нашей стране каррагинан в промышленных масштабах пока не производится.

Хотя каррагинан продают несколько дешевле, чем агар, но его так же широко, как и последний, используют в пищевой промышленности. Без него не обходится изготовление большинства видов мороженого и шоколадной продукции. Кроме пищевой отрасли каррагинан применяется для фармацевтических целей, при лечении болезней желудка и двенадцатиперстной кишки, для профилактики атеросклероза, некоторых болезней сердца (Норре, 1982; Усов, 1990).

Обсуждается возможность использовать каррагинаны в качестве аналогов антикоагулянтов крови. В медицине один из типов этого полисахарида – каппа-каррагинан – используют как заменитель агара при проведении вирусологических, иммунологических исследований, в качестве противоопухолевого и противовоспалительного средства, иммуномодулятора и ингибитора некоторых вирусов (Усов, 1990). В биотехнологии каппа-каррагинан применяют для инкапсулирования и иммобилизации живых клеток, клеточных органелл, ферментов (Подкорытова, 2002).

Кроме полисахаридов красные пластинчатые водоросли содержат липиды, белки, минеральные вещества, в том числе редкие, а также необходимые для

здоровья человека микроэлементы, витамины, гормоноподобные и другие вещества, характеризующиеся высокой биологической активностью.

Традиционно гигартиновые используются как пищевые растения. Пожалуй, самым известным съедобным видом этого порядка является атлантический вид *Dilsea edulis*. Об этом говорит само его название, которое переводится как дилсея съедобная. В прежние времена слоевища этой водоросли зажимались между двумя разогретыми металлическими пластинками, обычно утюгами, и после подсушивания растений хрустящее лакомство было готово. В камчатской альгофлоре встречаются родственники этой пластинчатой багрянки, относящиеся к родам *Dilsea* и *Neodilsea* и не уступающие ей по вкусовым качествам.

Высокая калорийность некоторых пластинчатых багрянок является одной из причин их активного поедания растительноядными рыбами и беспозвоночными. Поэтому их, безусловно, было бы полезно добавлять к кормам сельскохозяйственных животных. Среди камчатских видов пластинчатых багрянок, обладающих высокой калорийностью, можно указать на багрянки рода *Neodilsea*. Но и у других представителей гигартиновых она выше 3 кал./г. (Кизеветтер и др., 1981).

Красные пластинчатые багрянки, произрастающие в прибрежных водах Камчатки, помимо пищевой промышленности можно использовать в других областях практического применения. Многие из них обладают различными лечебными свойствами. Некоторые представители семейства Dumontiaceae, например, содержат в клеточных стенках необычные типы полисахаридов, из которых можно изготавливать противовирусные и антибактериальные препараты, обладающие иммуномодулирующими свойствами (Gupta, 2012). *Constantinea simplex*, а также представители упомянутого выше рода *Neodilsea*, содержат полисахарид, ингибирующий развитие разных вирусов, например, вируса герпеса (Neushul, 1990). *C. rosa-marina* является источником веществ, активно уничтожающих бактерию *Aeromonas salmonicida* (O'Clair, Lindstrom, 2000), которая, как известно, вызывает у рыб болезнь, называемую «рыбный фурункулез». Это заболевание мальков наблюдается на рыбозаводных заводах при переполнении инкубаторов. Возможно, в будущем данный вид можно будет

использовать в качестве источника для получения лечебных препаратов, используемых в аквакультуре.

Изучение камчатских образцов *C. rosa-marina* показало, что в ее клеточных стенках содержатся галактаны группы агара, а также большее по сравнению с другими видами камчатских багрянок количество глюкозы (Usov, Klochkova, 1992). Этот и другие представители рода *Constantinea* являются, кроме того, богатейшим источником флоридиевого крахмала (Meeuse et al, 1960).

В составе соединений других камчатских представителей гигартиновых водорослей, таких как *Schizimenia pacifica* и *Callophyllis flabelata*, обнаружены вещества, демонстрирующие высокую активность против ретровирусов (Nakashima et al, 1987; Neushul, 1990). Ретровирус является рудиментарной формой вируса, в которой заложена генетическая информация в виде рибонуклеиновой кислоты. При неблагоприятных условиях эта информация может быть скопирована в ДНК здоровой клетки и вновь трансформироваться в опасный вирус. К ретровирусам относится вирус СПИДа, ими также вызываются некоторые виды рака.

В Японии из гигартиновых красных водорослей, например из *Gloiopeltis* и *Neodilsea yendoana*, производят технические пасты, которые используются при изготовлении тканей и алебаstra. Технические пасты, изготовленные с использованием багрянок, находят широкое применение благодаря их высокой растворимости, проницаемости, вязкости и клейкости (O'Clair, Lindstrom, 2000).

К сожалению, у многих видов багрянок прикамчатских вод, особенно у эндемиков морей российского Дальнего Востока, которыми являются некоторые из изучаемых нами видов, химический состав изучен пока достаточно слабо или вообще не изучен. В этой связи стоит сказать о том, что в будущем любой из произрастающих в этом районе видов может стать незаменимым источником уникальных соединений.

Подробные сведения по химическому составу пластинчатых багрянок в настоящее время имеются только для вида *T. mertensiana*. Согласно данным И.В. Кизеветтера с соавторами, (1981) в зависимости от сезона в сухой массе *T.*

mertensiana содержание азотистых веществ может изменяться от 29,5 до 35,6%, липидов от 1,1 до 1,7%, полисахаридов – от 34,6 до 47,8%. Среди полисахаридов турнереллы целлюлоза составляет 2,6-11,2%, пентозана, метилпентозана – 2,3-3,0%, агароподобные вещества – 10,6-15%. По сравнению с другими видами красных водорослей этот вид содержит большое количество небелкового азота. Среди жирных кислот у турнереллы преобладают пальмитиновая (31,2%) и эйкозапентаеновая (42%) (Хотимченко, 2003). Известно, что эти кислоты обладают высокой биологической активностью, поэтому турнереллу можно рекомендовать в качестве их источника. В ней содержится большое количество йода, хотя и меньшее, чем у ламинариевых водорослей.

На состав химических веществ, содержащихся у водорослей, большое влияние оказывает морфофизиологическое состояние растений, их возраст, состояние зрелости, условия обитания (Титлянов и др., 1993; Попова, 2000; Чербаджи, Сабитова, 2011). Об этом свидетельствуют многочисленные альгохимические и физиолого-биохимические исследования. Знание сезонной, возрастной и экологической изменчивости химического состава багрянок, безусловно, необходимы для оценки возможностей рациональной эксплуатации их природных сообществ.

ГЛАВА 5. РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД

В данной главе приводятся описания багрянок прикамчатских вод, выполненные нами на основе изучения собственных сборов и гербарного материала, указанного в главе 3 «Материалы и методы исследования». Непосредственно перед описаниями видов мы приводим историю изучения родов, к которым они относятся, и даем видовые определительные ключи, если в описание включено более одного вида. Диагнозы новых для науки видов рода *Neoabbottiella* на английском языке приведены в нашей статье (Писарева, Ключкова, 2013б), а в тексте диссертации их первоописания даются только на русском языке.

Приведенные ниже описания включают сведения о морфологии и морфологической изменчивости, особенностях внутреннего строения и встреченных нами фертильных структур изученных видов. После описаний по литературным данным указывается географическое распространение видов в пределах всего Мирового океана. При этом цитируются только основные публикации, в которых упоминался данный вид. Экологические характеристики видов, особенности вертикального распределения, сроки размножения, сезонные и возрастные изменения морфолого-анатомического строения будут обсуждаться в главе 6.

После описания видов цитируются изученные образцы, в их число мы включили только те, для которых проводили изучение анатомического строения. Образцы, отнесенные к определенному виду по явно выраженным морфологическим признакам и сходству с подверженными анатомическому исследованию образцами, в диссертации не цитируются. Хотя стоит отметить, что этот материал использовался нами для изучения морфогенеза пластин красных водорослей. Строго говоря, в данной главе цитируются не образцы, а гербарные листы, к которым относятся одно или несколько растений, собранных в одно время в одном месте.

В примечаниях к некоторым видам мы приводим дифференцированные диагнозы, в которых указаны самые существенные признаки, отличающие описываемый

вид от других видов этого или близких родов. Систематическое положение описываемых пластинчатых багрянок на уровне порядков и семейств в основном приводится в соответствии с принятой в настоящее время классификацией, приведенной в международной базе данных по водорослям (Guiry, Guiry, 2013).

Отметим также, что наше исследование охватывает не все известные для российских вод Дальнего востока виды пластинчатых багрянок. Некоторые из них, такие как *Schizymenia pacifica* и *Beringia castanea*, являются настолько редкими в прикамчатских водах или имеют локальное распространение, что не были обнаружены нами в количестве, достаточном для понимания биологии их развития и для подготовки рисунков, иллюстрирующих внутреннее строение вегетативных и генеративных структур. По этой же причине мы не включили в свое исследование достаточно многочисленный на российском Дальнем Востоке род *Neodilsea*, хотя и обнаружили *N. natashae* на о. Медном, а *N. yendoana* – как у Командорских островов, так и у Камчатки; и вид *Crossocarpus lamuticus*, распространенный в Охотском море. В этой связи отметим, что изучение пластинчатых водорослей прикамчатских вод не является завершенным и будет продолжено в дальнейшем.

Порядок Gigartinales Schmitz **Семейство Crossocarpaceae**

В 1975 г. Л.П. Перестенко из семейства Kallymeniaceae, созданного Норрисом (Norris, 1957), выделила новое семейство Crossocarpaceae на основании различий в клетке слияния. С выделением этого семейства не согласились зарубежные исследователи (Hansen, Lindstrom, 1984), которые посчитали этот признак недостаточным для образования нового семейства и продолжали считать роды *Beringia*, *Kallymeniopsis*, *Velatocarpus*, *Crossocarpus* и *Hommersandia* принадлежащими семейству Kallymeniaceae. Мы, однако, как и многие наши русские и зарубежные коллеги (Селиванова, Жигадлова, 1997; Ключкова и др., 2009; Schneider, Wynne, 2007), придерживаемся точки зрения Л.П. Перестенко и считаем самостоятельным выделенное ею семейство Crossocarpaceae.

Род *Hommersandia* Hansen et Lindstrom

История изучения и объем рода. Род *Hommersandia* был описан Г. Хэнсен и С. Линдстром в 1984 г. и назван в честь известного американского фиколога М. Хоммерсэнда, изучавшего красные водоросли. Единственным видом нового рода стала *Hommersandia maximicarpa* (Hansen, Lindstrom, 1984). Два года спустя Л.П. Перестенко (1986) перевела в этот род вид *Pugetia palmatifolia* Tokida, описанный Ю. Токидой (Tokida, 1948) по материалам из Охотского моря. На основании сравнения дальневосточных образцов *P. palmatifolia* с описанием *Hommersandia maximicarpa*, Л.П. Перестенко сделала заключение о конспецифичности двух названных видов. Следуя правилам приоритета, она предложила новую номенклатурную комбинацию: *Hommersandia palmatifolia* (Tokida) Perestenko. Однако при ее оформлении Л.П. Перестенко не были до конца соблюдены правила Ботанической номенклатуры и впоследствии комбинация была валидизирована О.Н. Селивановой и Г.Г. Жигадловой (Selivanova, Zhigadlova, 1997).

Позднее П. Габриэлсон с соавторами (Gabrielson et al., 2006) высказали мысль о том, что до проведения повторных детальных исследований типовых образцов *Pugetia palmatifolia*, хранящихся в музее Хоккайдского университета (Tokida, 1948), нельзя достоверно судить о конспецифичности *H. maxicarpa* и *H. palmatifolia*. К такому же мнению пришли другие исследователи, недавно изучавшие представителей рода *Pugetia* и *Hommersandia* (Clarkston, Saunders, 2012), следовательно и об объеме этого рода судить пока рано.

Hommersandia palmatifolia (Tokida) Perestenko

Перестенко, 1986 : 95, рис. 5. – *Pugetia palmatifolia* Tokida, 1948 : 37. – *Hommersandia maxicarpa* Hansen et Lindstrom, 1984 : 476, fig. 1-35. – *Calymenia lateriae* auct. non Holmes : Е. Зинова, 1940 : 209, рг. р.

Зрелые пластины 9–36 см высотой, 5–34 см шириной, толщиной по краю 160–450 мкм, в основании до 500 мкм и до 650 мкм в местах развития гонимобластов. Цвет пластин коричнево-красноватый или темно-коричневый, неравномерный, в старых частях растений почти черный. Неравномерность

окраски слоевища, которая хорошо видна у высушенных растений, является устойчивым видоспецифическим признаком. Поверхность сухих растений гладкая, матовая или с легким блеском. Форма пластин клиновидная, они всегда рассечены почти до самого основания на множество узких клиновидных лопастей с округлыми или рваными краями. Рассечение на лопасти возникает как результат щелевидных перфораций пластины, лопасти пролиферируют по верхнему краю. Прикрепляются к субстрату небольшой подошвой на стволике до 1 см длиной.



Рис. 5.1 Внешний вид зрелого растения *Hommersandia palmatifolia*

Сердцевина образована крупными овальными клетками $10\text{--}70 \times 15\text{--}105$ мкм, иногда имеющими прозрачные оболочки, между которыми располагаются удлиненные клетки $1\text{--}10 \times 35\text{--}175$ мкм, формирующие периклинальные нити. Подкорка состоит из 1–3 слоев овальных или округлых клеток $11\text{--}30 \times 17\text{--}46$ мкм, Кора из 1–2 слоев густо пигментированных клеток $5\text{--}10 \times 5\text{--}10$ мкм, которые часто не образуют цепочки.

Карпогонная ветвь состоит из трех клеток клиновидно-лопастной формы; несущая клетка $30\text{--}40 \times 40\text{--}67$ мкм, вспомогательные – $20\text{--}23 \times 23\text{--}25$ мкм. Ауксиллярные клетки слегка удлинённые, пигментированные, располагаются группами по 3–4 клетки, размером как клетки подкорки. Гонимобласты овальные, до $400\text{--}500$ мкм, сильно утолщают пластину (рисунок 5.2 д), формируются из многочисленных аксессуарных веточек и соединительных нитей. Карпоспорангии $11\text{--}13 \times 12\text{--}15$ мкм, видны с поверхности пластины, собраны в цепочки. Тетраспорангии и спермации не обнаружены.

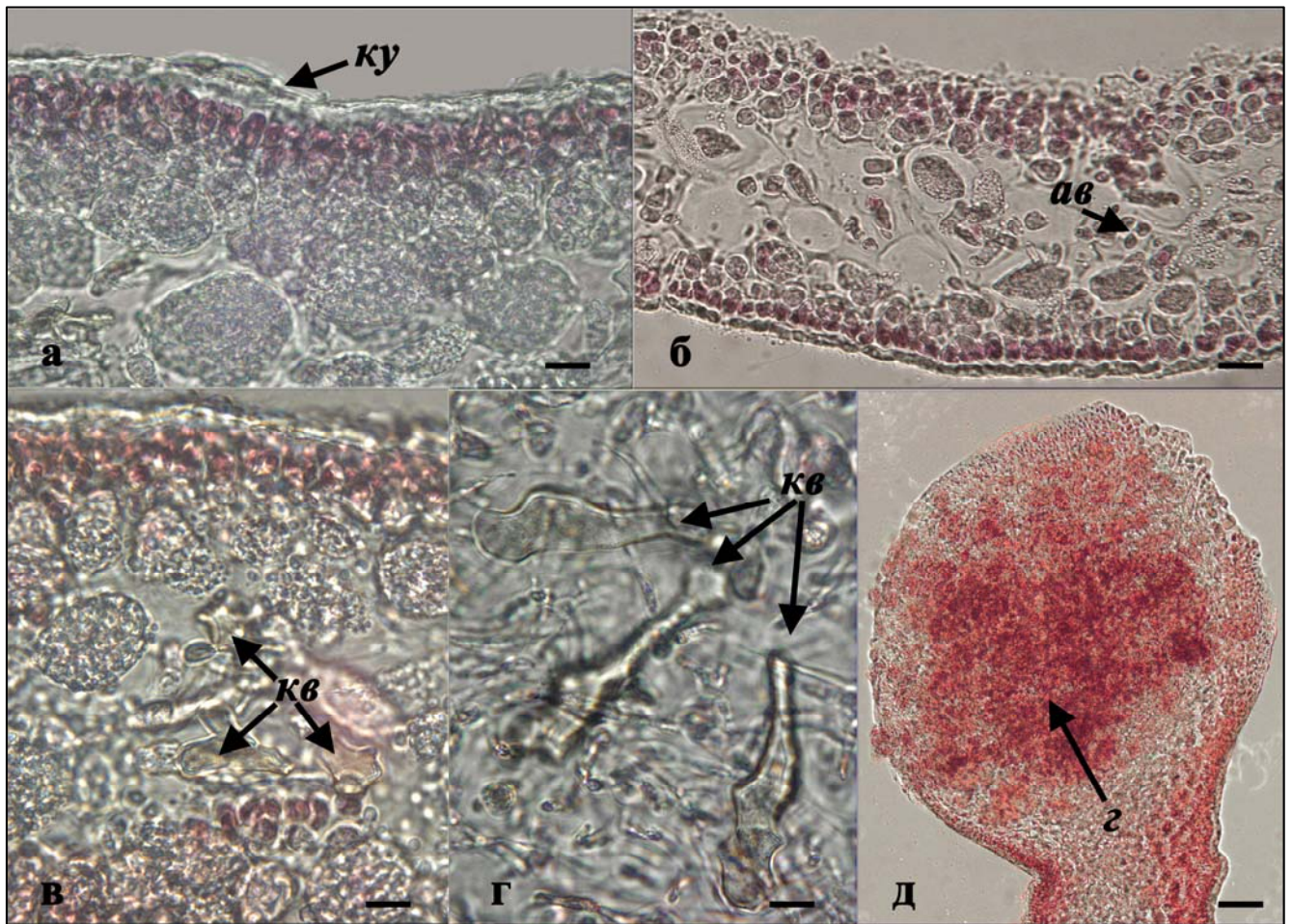


Рисунок 5.2 – Внутреннее строение *Hommersandia palmatifolia*: а – фрагмент поперечного среза стерильной пластины (масштаб 20 мкм); б, в, г – поперечные срезы зрелых пластин (масштаб 30, 20 и 10 мкм); д – поперечный срез растения с гонимобластом (масштаб 50 мкм). Условные обозначения: ав – ауксиллярная ветвь, г – гонимобласт, ку – кутикулярный слой, кв – карпогонная ветвь

Вид имеет широкий азиатско-американский ареал. У берегов Азии он распространен в Беринговом море (зал. Олюторский – губа Мечигменская, о. Карагинский: Перестенко, 1994, Ключкова, Березовская, 1997), у восточной

Камчатки (Клочкова, Березовская, 1997), Охотском море (Шантарские о-ва, Тугурский зал.: Перестенко, 1986, 1994), у о. Сахалин (Tokida, 1948; А. Зинова, 1959), Курильских (Огородников, 2007) и Командорских островов (Selivanova, Zhigadlova, 1997) а у берегов Америки – от Аляски (Wynne, Heine, 1992) до Британской Колумбии, а на запад – до о. Амчитка (Алеутские о-ва) (Hansen, Lindstrom, 1984).

Изученные образцы. **Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинский залив:** о. Старичков, выбросы, 3.06.2004, Н. Писарева, 1 ст. – м. Раздельный, м/у бухтами Жирова и Вилучинская, 20 м, камни, раковины, 9.07.2012, Н. Санамян, 3 ♀, 10 ст. – Горло Авачинской губы, выбросы, на черешке *Agarum*, 16.07.1991, Н. Клочкова, 2 ♀. – б. Спасения, выбросы, 2.08.2004, Н. Писарева, 1 ст. – Горло Авачинской губы, б. Шлюпочная, на черешке *Agarum*, 11.09.1992, Е. Халиман, Н. Клочкова, 3 ст. – б. Спасения, выбросы, 14.09.2004, Н. Писарева, 2 ст. – б. Спасения, выбросы, 15.10.2008, Н. Писарева, 2 ♀. – б. Спасения, выбросы, 20.10.2004, Т. Королева, А. Кусиди, 1 ст.

О. Карагинский: восточный берег, сев. м. Ура, 14-15 м, скала, 2.08.1975, А. Голиков, 1 ♀.

Командорские острова: о. Беринга, восточное побережье, б. Прямая, 16.08.2004, выбросы, Н. Писарева, 6 ст. – о. Беринга, северо-западное побережье, б. Южная и Мелкая Чебоха, выбросы, 17.08.2004, Н. Писарева, 1 ст. – о. Беринга, м. Северо-Западный, 8-12 м, скала, 13.08.1975, А. Голиков, 1 ♀.

Курильские острова: о. Кунашир, прол. Кунаширский, 22-25 м, камни, 17.07.2002, В. Огородников, 1 ♀. – о. Парамушир, пролив м/у Парамуширом и Шумшу, выбросы, 5.09.2000, Н. Клочкова, 4 ст. – Южно-Курильский пролив, 132 м, крабовая ловушка, 27.11.1996, В. Огородников, 2 ст.

Охотское море: Тауйская губа, 6-7 м, 17.07.2008, М. Белый, 3 ♀, 4 ст. – О. Малый Шантар, южнее м. Успения, 13 м, камни, 20.08.1987, А. Жмакин, 2 ♀.

П р и м е ч а н и е. *H. palmatifolia* имеет наибольшее морфологическое сходство с *Crossocarpus lamuticus*, отличаясь от него анатомией, прежде всего, расположением по пластине органов размножения, а также размерами клеток карпогонных ветвей (Перестенко, 1986). Кроме того, данный вид не имеет множественных краевых пролификаций, свойственных *C. lamuticus*.

По нашим наблюдениям, у *H. palmatifolia* в зависимости от условий обитания сильно меняется форма пластины. В слабо прибойных местах она имеет округлую форму лопастей с ровными краями, а в местах с повышенной прибойностью – ее форма угловатая, лопасти разорванные. Отметим также, что образцы с Курильских островов имеют более темный цвет, чем камчатские. У Командорских островов они наиболее толстые и мясистые.

Род *Kallymeniopsis* Perestenko

История изучения и объем рода. Род *Kallymeniopsis* был описан Л.П. Перестенко в 1975 г. От известного ранее и близкого к нему рода *Kallymenia* он отличался характером клетки слияния. К этому роду она отнесла образцы, описанные А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом (1840) под названиями *Iridaea lacera* Postels et Ruprecht и *Iridaea affinis* Postels et Ruprecht. Также к роду *Kallymeniopsis*, по ее заключению, относились образцы, которые Е.С. Зинова (1940) определяла как *Kallymenia reniformis* (Перестенко, 1975). Первоначально к этому же роду автор отнесла и представителей *Iridaea pustulosa* Postels et Ruprecht, однако позднее она выделила их в самостоятельный род *Velatocarpus* (Перестенко, 1986, 1988).

В настоящее время внутри рода *Kallymeniopsis* известны три валидных вида – *K. lacera* (Postels et Ruprecht) Perestenko, описанный А.Д. Зиновой и И.С. Гусаровой (1977) вид *K. verrucosa* A. Zinova et Gussarova и описанный в 1997 г. Г. Хэнсен из Орегона *K. oblongifructa* (Setchell) Hansen (Hansen, 1997). К последнему виду она отнесла представителей *Iridaea oblongifructa* Setchell и *Kallymenia oblongifructa* (Setchell) Setchell (Guiry, Guiry, 2013). Первые два вида обсуждаемого рода являются эндемиками дальневосточных морей России, а последний, судя по всему, обитает только у берегов Северной Америки (Scagel et al., 1989; Abbott, Holenberg, 1976; Clarkston, Saunders, 2010).

В статье, содержащей первоописание вида *K. lacera* (Перестенко, 1975), описывается еще один вид рода *Kallymeniopsis* – *K. circinnata* Perestenko, который позднее самой же Л.П. Перестенко (1994) был сведен в синонимы до уровня формы *K. lacera* f. *circinnata*. От типовой формы вида он отличается морфогенезом пластины, когда краевая ее часть активно растет в ширину и, разрастаясь, закручивается, образуя своеобразную форму, превышающую по размерам длину окружности. Л.П. Перестенко находила *K. lacera* f. *circinnata* в Охотском море, а мы обнаружили ее у Командорских островов в июле-августе 2004 г. (рисунок 5.3).



Рисунок 5.3 – *K. lacera* f. *circinnata* – зрелое растение, о. Беринга, август 2004 г.

При ознакомлении с красными водорослями из гербария БИН мы изучили типовой образец *K. lacera* f. *circinnata* из Охотского моря. Он оказался стерильным, и его вегетативная анатомия не имела отличий от таковой у типовой формы вида. Поэтому до изучения генеративных структур *K. lacera* f. *circinnata* мы считаем, что *K. circinnata* не является самостоятельным видом. Ниже дан ключ для определения дальневосточных видов рода *Kallymeniopsis* и их описания.

Ключ для определения дальневосточных видов рода *Kallymeniopsis*

I. Поверхность зрелой пластины гладкая. Светопреломляющие клетки до 15 мкм толщиной, игловидно-червевидные, с короткими отростками. Карпогонная ветвь на границе подкорки и сердцевины..... ***K. lacera***

II. Поверхность пластины с гонимобластами шершавая, с бугорчатыми выростами. Светопреломляющие клетки до 35 мкм толщиной, древовидные, с длинными отростками. Карпогонная ветвь в сердцевине..... ***K. verrucosa***

***Kallymeniopsis lacera* (Postels et Ruprecht) Perestenko**

Перестенко, 1975 : 1679. – Перестенко, 1977 : 398. – *Iridaea lacera* Postels et Ruprecht, Постельс, Рупрехт, 1840 : 17. – *Iridaea affinis* Postels et Ruprecht, 1840 : 18, tab. 40, fig. 95. – *C. reniformis* f. *cuneata* auct. non J. Arardh, Е. Зинова, 1940 : 209; 1954 : 386, pr. p. – *Kallymeniopsis circinnata* Perestenko, 1975 : 1680, рис. 4. – Ключкова, 1996 : 159.

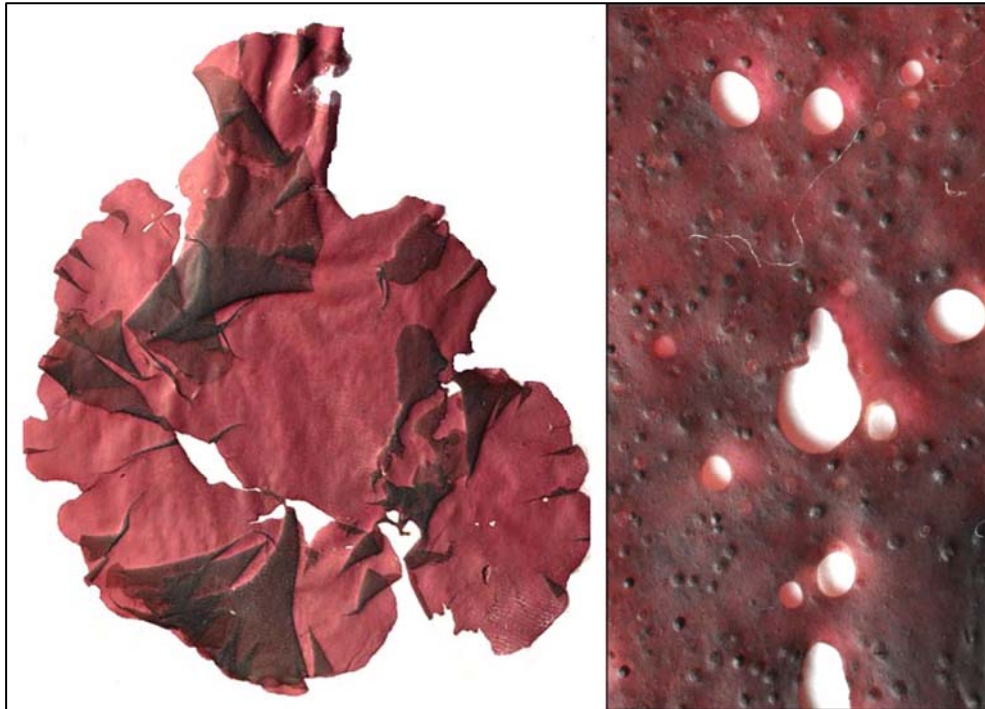


Рисунок 5.4 – Внешний вид *Kallymeniopsis lacera*: а – молодое растение; б – увеличенный фрагмент растения со зрелыми гонимобластами

Зрелые пластины каштаново-красного, светло-каштанового или коричневого цвета, иногда выцветающие, в сухом состоянии темно-коричневые или почти черные, 4–27 см высотой, 6–30,5 см шириной,

толщиной в основании 175–1000 мкм, по краю 120–860 мкм в стерильных участках и 170–900 мкм в фертильных. Форма пластин клиновидная или веерообразная, края округлые, ровные или складчатые, часто разорванные, что отражает видовое название. С возрастом пластины иногда до самого основания распадаются на узоклиновидные лопасти. Пластина часто растет неравномерно, поэтому изгибается в одну сторону, закручивается, отчего лопасти приобретают спиральную форму.

Прикрепляются к субстрату небольшой подошвой 0,2–0,5 см, имеют стволик 0,5–1 см длиной. Свежие растения обычно тонкие, морщинистые, с легким блеском. При высушивании их поверхность становится гладкой, матовой, прочно прилипает к бумаге. В зрелом состоянии они часто имеют грубую кожистую, иногда перфорированную поверхность (рисунок 5.4 б).

Сердцевина образована периклиральными нитями из палочковидных клеток $1-12 \times 10-62$ мкм, между которыми располагаются длинные желтые или прозрачные, игловидно-червевидные или древовидные светопреломляющие клетки $1-15 \times 22-320(450)$ мкм с короткими отростками. Подкорка состоит из 1–3(4) слоев овальных или треугольных клеток $6-15 \times 7-35$ мкм. Кора из 1–3(5) слоев клеток $2-5 \times 4-10$ мкм, кутикула плотная, толщиной до 15–20 мкм. Кора и подкорка с разных сторон пластины часто разной толщины и имеют разное количество слоев клеток (дорсавентральное строение).

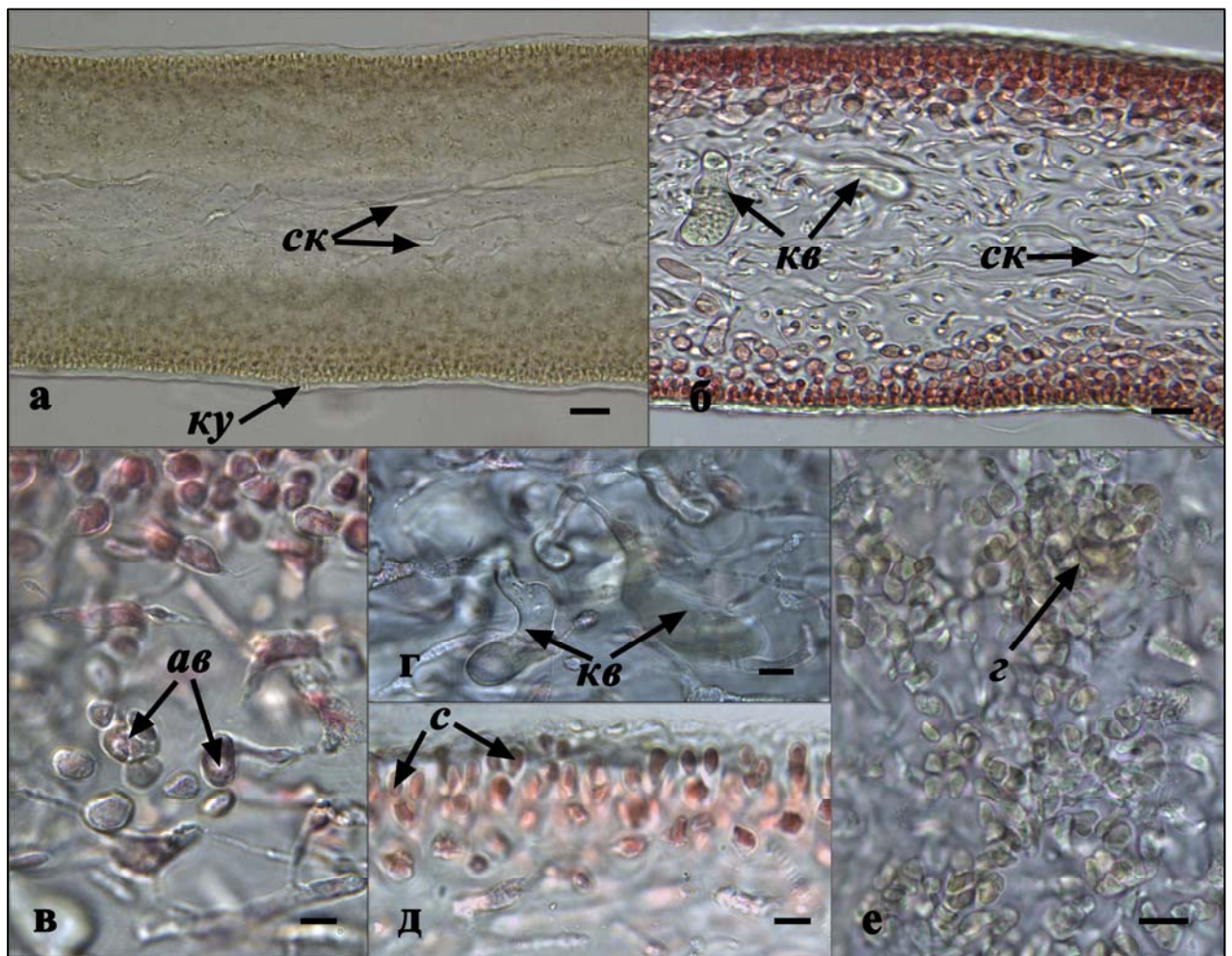


Рисунок 5.5 – Внутреннее строение *Kallymeniopsis lacera*: а – поперечный срез стерильной пластины (масштаб 30 мкм); б, г – поперечные срезы пластин с карпогонными ветвями (масштаб 10 и 15 мкм); в – фрагмент поперечного среза с ауксиллярной ветвью (масштаб 5 мкм); д – поперечный срез мужского растения (масштаб 15 мкм); е – формирование гонимобласта (масштаб 20 мкм). Условные обозначения: ав – ауксиллярные ветви, г – гонимобласт, ку – кутикулярный слой, кв – карпогонные ветви, с – сперматии, ск – светопреломляющая клетка

Карпогонная ветвь извилистая, из 5–8 клеток, формируется с двух сторон пластины на границе подкорки и сердцевины. Карпогон овальный, 12×15 – 30 мкм, трихогина вытянутая, 9×30 мкм, другие клетки карпогонной ветви 5 – $42(50) \times 10$ – $81(116)$ мкм, имеют лопастную или кеглевидную форму, видны с поверхности пластины в виде точек. Ауксиллярная система из 6–11 клеток: овальных $8,5$ – $10,5 \times 13,5$ – $15,5$ мкм и округлых 3 – $6,5 \times 3$ – $8,5$ мкм. Сперматии вытянутые, 2 – 5×5 – 10 мкм, развиваются с двух сторон пластины, по 2 на инициальной клетке размером $3,5$ – 4×4 – 6 мкм, обнаружены только у растений с о. Беринга. Гонимобласты до 250 мкм в диаметре, видны на поверхности пластины (рисунок 5.4 б). Карпоспоры 15 – 20×20 мкм, пигментированные, развиваются группами. Тетраспорангии 10 – 12×14 – 16 мкм, крестообразно разделенные, развиваются в коровом слое, обнаружены у растений с о. Большой Шантар.

Вид имеет широкий ареал. Помимо авторов, цитируемых в начале описания, указывался Т. Арвидсоном (Arwidsson, 1932) у Камчатки как *Iridaea affinis*; в Охотском (Суховеева, 1976; Гусарова, Семкин, 1986) и Японском морях (Клочкова, 1996), в северо-западной части Тихого океана: у юго-восточной Камчатки (Селиванова, 1988; Клочкова, Березовская, 1997; Клочкова и др., 2009), у Командорских (Виноградова и др., 1978; Гусарова, Семкин, 1986; и др.) и Курильских островов (А. Зинова, Гусарова, 1977; Клочкова, Трофимова, 2003), у о-вов Сахалин (Клочкова, 1985), о. Монерон (Перестенко, 1975, 1994).

Изученные образцы. **Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинский залив:** Авачинская губа, б. Лагерная, выбросы, 6.05.1991, Е. Винникова, 3 ст., 1 ♀. – м/у м. Маячный и м. Жукова, 7-10 м, 21.05.2004, Н. Санамян, 1 ♀. – б. Спасения, выбросы, 18.06.2008, Н. Писарева, 1 ст. – м. Маячный, выбросы, 5.07.2004, Н. Клочкова, 1 ♀. – горло Авачинской губы, выбросы, 22.07.1991, Н. Клочкова, 3 ст. – б. Спасения, выбросы, 2.08.2004, Н. Писарева, 3 ст. – б. Безымянная, 4-5 м, 2.08.2012, Н. Писарева, 2 ст. – Авачинская губа, м. Казак, 13.08.2013, 7 м, Н. Писарева, 3 ст. – б. Саранная, выбросы, 10.09.1993, Н. Клочкова, 1 ст. – б. Спасения, выбросы, 14.09.2004, Н. Писарева, 1 ст. – Авачинская губа, м. Казак, 5 м, 20.09.1994, Н. Клочкова, 1 ст. – о. Старичков, выбросы, 20.09.2007, Н. Писарева, 1 ст. – б. Малая Лагерная, выбросы, 30.09.2008, Н. Писарева, 1 ст. – песчаная коса у оз. Вилуйское, выбросы, 9.10.2003, Н. Клочкова, Т. Королева, 2 ст. – б. Спасения, выбросы, 15.10.2008, Н. Писарева, 1 ст. – б. Спасения, выбросы, 20.10.2004, Н. Писарева, 2 ♀, 2 ст.

Зал. Корфа: Песчаная коса, выбросы, 16.05.1999, Н. Клочкова, 6 ст.

Командорские острова: о. Медный, б. Гладковская, выбросы, 2.07.2004, Н. Писарева, 4 ст. – о. Беринга, Орлов Камень, близ п. Никольское, выбросы, 11.08.2004, Н. Писарева, 1 ст. – о. Беринга, м. Толстый, выбросы, 13.08.2004, Н. Писарева, 1 ♀. – о. Беринга, от м. Половинного до м. Пасенюк, выбросы, 15.08.2004, Н. Писарева, 3 ♀, 2 ст. – о. Беринга, вост. побер., б. Прямая,

выбросы, 16.08.2004, Н. Писарева, 2 ♂, 2 ст. – о. Беринга, б. Старая Гавань, выбросы, 16.08.2004, Н. Писарева, 1 ♀, 2 ♂. – о. Беринга, северо-западное побереж., б. Мелкая Чебоха, выбросы, 17.08.2004, Н. Писарева, 4 ♀, 4 ст.

Курильские острова: о. Парамушир, возле ск. Тур, литораль, 8.08.2000, Т. Трофимова, А. Вялых, 1 ст. – о. Уруп, у р. Беловодной, 7,5 м, скала, 12.08.1967, И. Гусарова, 2 ♀.

Охотское море: Тауйская губа, 6-7 м, 17.07.2008, М. Белый, 1 ♀, 1 ст. – Гижигинская губа, выбросы, июль 1973, Л. Перестенко, (из гербария БИН), 1 ст. – Шантарские острова, Н. Ключкова, 1 ♀. – о. Большой Шантар, 15.08.1966, Л. Перестенко, 1 тетр., 1 ст. – о. Феклистова, выбросы, авг. 1965, сб. неизвестен, 1 ♀, 1 ст.

Японское море: Сев. Приморье, м. Зеленый, 3 м, камни, 20.06.1985, сб. неизвестен, 3 ст. – Сев. Приморье, м. Зеленый, на ризоидах ламинариевых, 7.07.1987, И. Левенец, 2 ст.

П р и м е ч а н и е. *K. lacera* отличается от *K. verrucosa* гладкой поверхностью стерильной пластины и формой светопреломляющих клеток. У *K. lacera* они большей частью длинные игловидные или червевидные, а у *K. verrucosa* – толстые древовидные с многочисленными ответвлениями. От молодых растений *Turnerella mertensiana* отличается, помимо признаков генеративной анатомии, периклинальными нитями в сердцевине и более крупными подкоровыми клетками.

Анатомия *K. lacera* подвержена значительной географической изменчивости. По нашим наблюдениям, наиболее длинные светопреломляющие клетки (до 450 мкм) встречаются у растений с Курильских островов. Кроме того, представители островных популяций этого вида (курильская и командорская) имеют более крупные клетки в карпогонной ветви. Растения из Охотского моря, собранные в разные годы, имеют более мелкие подкоровые клетки, чем растения из других районов.

***Kallymeniopsis verrucosa* A. Zinova et Gussarova**

А. Зинова, Гусарова, 1977 : 26, рис. 1, 2.

Зрелые пластины карминово-красного, красновато-фиолетового или каштанового цвета, иногда выцветающие, в сухом состоянии по краю почти черные, 7–19 см высотой, 5–25 см шириной, толщиной в основании 160–600 мкм, по краю 175–550 мкм. Форма пластин клиновидная, вееровидная или угловатая. Молодые пластины цельные или слегка рассеченные на вееровидные или ширококлиновидные



Рис. 5.6 Внешний вид зрелого растения
Kallymeniopsis verrucosa

лопасти, с округлыми ровными или волнистыми краями, с возрастом они становятся глубоко рассеченными, а лопасти — узкоклинновидными, иногда достигающими до самого основания, их края разрываются. Прикрепляются подошвой до 0,4 см на коротком стволике. Поверхность сухих пластин морщинистая, на ощупь

шершавая, т.к. покрыта многочисленными мелкими бугорчатыми выростами, иногда бугорки сохраняются только по краю пластины.

Сердцевина у стерильных растений рыхлая, в основании пластины и в фертильных участках — более плотная, образована периклинальными нитями из палочковидных или нитевидных, а также гигантских светопреломляющих древовидных клеток. Палочковидные клетки $5\text{--}20 \times 30\text{--}55$ мкм, нитевидные $1\text{--}5 \times 12\text{--}40$ мкм, древовидные $5\text{--}35 \times 90\text{--}300(460)$ мкм, встречаются часто, имеют многочисленные отростки (рисунок 5.7). Подкорка до 50 мкм толщиной, состоит из 2–5 слоев овальных или треугольных клеток $5\text{--}10 \times 8\text{--}16$ мкм. Кора из 1–3 слоев густо пигментированных клеток $5\text{--}8 \times 5\text{--}10$ мкм, кутикула плотная, толщиной до 35 мкм. Дорсавентральное строение пластины выражено слабее, чем у *K. lacera*. Начинаящая рост карпогонная ветвь состоит из 3 лопастных клеток $30\text{--}35 \times 45\text{--}87$ мкм, образуется в сердцевине. Ауксиллярная система из 5–7 клеток $6,5\text{--}9$ мкм. Цистокарпы достигают 175 мкм в диаметре. Спермации и тетраспорангии не обнаружены.

Узкоареальный вид, встречается у Курильских островов: о-ва Парамушир — Симушир (А. Зинова, Гусарова, 1977; Огородников, 2007; Ключкова и др., 2009), о. Сахалин, Монерон (Перестенко, 1994).

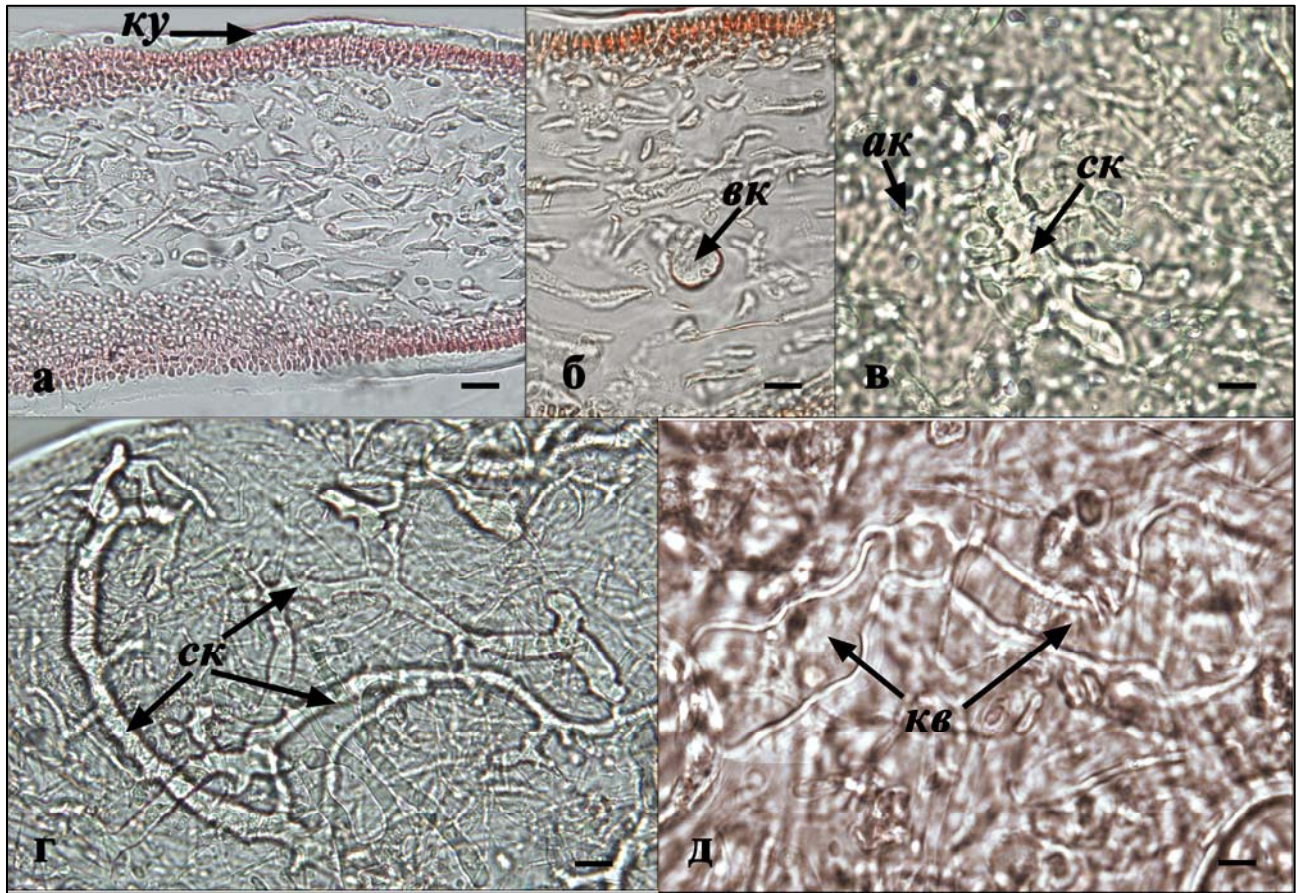


Рисунок 5.7 – Внутреннее строение *Kallymeniopsis verrucosa*: а – поперечный срез стерильного растения (масштаб 40 мкм); б, д – формирование карпогонной системы (масштаб 30 и 50 мкм); в, г – светопреломляющие клетки в сердцевине (масштаб 15 и 20 мкм)

Изученные образцы. **Курильские острова:** О. Симушир, р. 1, ст. 1, 14 м, 9.08.1968, И. Гусарова, 1 ♀, 2 ст. – О. Уруп, 25 м, 4.09.1968, И. Гусарова, 2 ст.

Японское море: пр. Лаперуза, 72 м, крабовая ловушка, 28.05.1996, В. Огородников, 2 ♀. – Южная часть о. Сахалин, лагуна Антоново, 6-7 м, 8.08.1986, Н. Клочкова, 2 ♀.

Род *Velatocarpus* Perestenko

История изучения и объем рода. Род *Velatocarpus* был описан Л.П. Перестенко относительно недавно – в 1986 г. По заключению автора рода, он отличался от близкого к нему рода *Kallymeniopsis* формой и длиной клеток сердцевины, величиной карпогона, а также строением зрелого гонимобласта, который пронизывают и окружают обильные вегетативные нити, формирующие обертку вокруг него. Именно по последнему признаку род был назван «обернутоплодным». При описании рода *Velatocarpus* Л.П. Перестенко описала два входящих в него вида по местам распространения – *V. ochotensis* и *V. kurilensis*. Однако два года спустя она обнаружила, что типовой вид рода *V. ochotensis* является синонимом

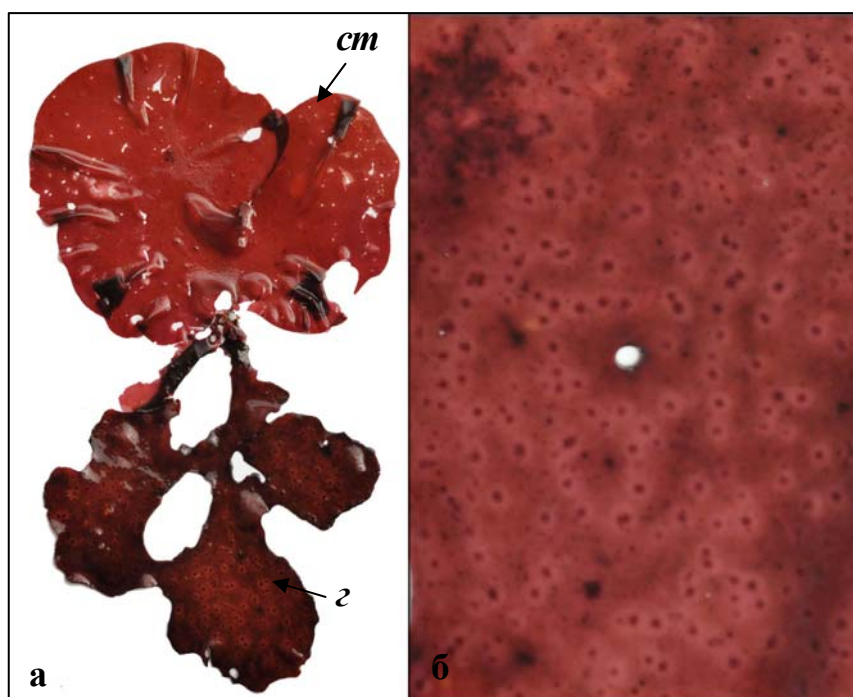
вида *Iridaea pustulosa* Postels et Ruprecht и должен называться *Velatocarpus pustulosus* (Перестенко, 1988). Автор рода отметила, что к *V. pustulosus* следует относить образцы водорослей из Берингова моря, определяемые ранее как *Callymenia schmitzii* (Schmitz) De Toni (Зинова, 1952). Таким образом, в настоящее время род *Velatocarpus* включает два валидных вида – *V. pustulosus* и *V. kurilensis*, которые известны только в дальневосточных морях России.

Ключ для определения видов рода *Velatocarpus*

- I. Форма пластины ближе к клиновидной. Пластина пролиферирует в основании и по краю, в зрелом возрасте имеет немногочисленные перфорации *V. pustulosus*
- II. Форма пластины ближе к сердцевидной. Пластина не пролиферирует в основании и по краю, в любом возрасте имеет множественные округлые перфорации по всей поверхности *V. kurilensis*

Velatocarpus pustulosus (Postels et Ruprecht) Perestenko

Перестенко, 1988 : 55. Ключкова, 1996 : 160, рис. 128. – *Iridaea pustulosa* Postels et Ruprecht, Постельс, Рупрехт, 1840 : 18, табл. 32, рис. 94, 95. – *Kallymeniopsis pustulosa* (Postels et Ruprecht) Perestenko, 1975 : 1680. – *Velatocarpus ochotensis* Perestenko, Перестенко, 1986 : 91, рис. 1, 2. – *Callymenia schmitzii* auct. non De Toni: Е. Зинова, 1952 : 92.



Зрелые пластины карминово-красного или красновато-фиолетового цвета, с каштановым оттенком, иногда выцветающие, с ровными или слегка волнистыми краями, 7,5–30 см высотой, 11–40 см шириной, толщиной в основании

Рис. 5.8 Внешний вид *Velatocarpus pustulosus*: а – зрелое растение; б – увеличенный фрагмент растения с гонимобластами. ст – стерильный участок растения; z – участок растения с гонимобластами

350–770 мкм, по краю 350–650 мкм и до 1700 мкм в местах развития гонимобластов. Пластины от самого основания рассечены на множество клиновидных лопастей, пролиферирующих по краю, причем размеры пролификаций часто превышают размеры материнских пластин. Прикрепляются подошвой до 0,5 см на коротком, иногда слабо выраженном стволике. Поверхность сухих пластин в стерильных участках гладкая, в фертильных – шершавая из-за крупных гонимобластов.

Сердцевина довольно плотная даже у стерильных растений, в основании пластины и в фертильных участках она еще более плотная, образована периклиральными нитями из палочковидных и узкоовальных клеток. Палочковидные клетки 10–25×20–140 мкм, узкоовальные – 15–30×12–40 мкм. Между ними редко встречаются удлиненные нитевидные клетки размером 5–10×175–215 мкм. Светопреломляющих клеток нет.

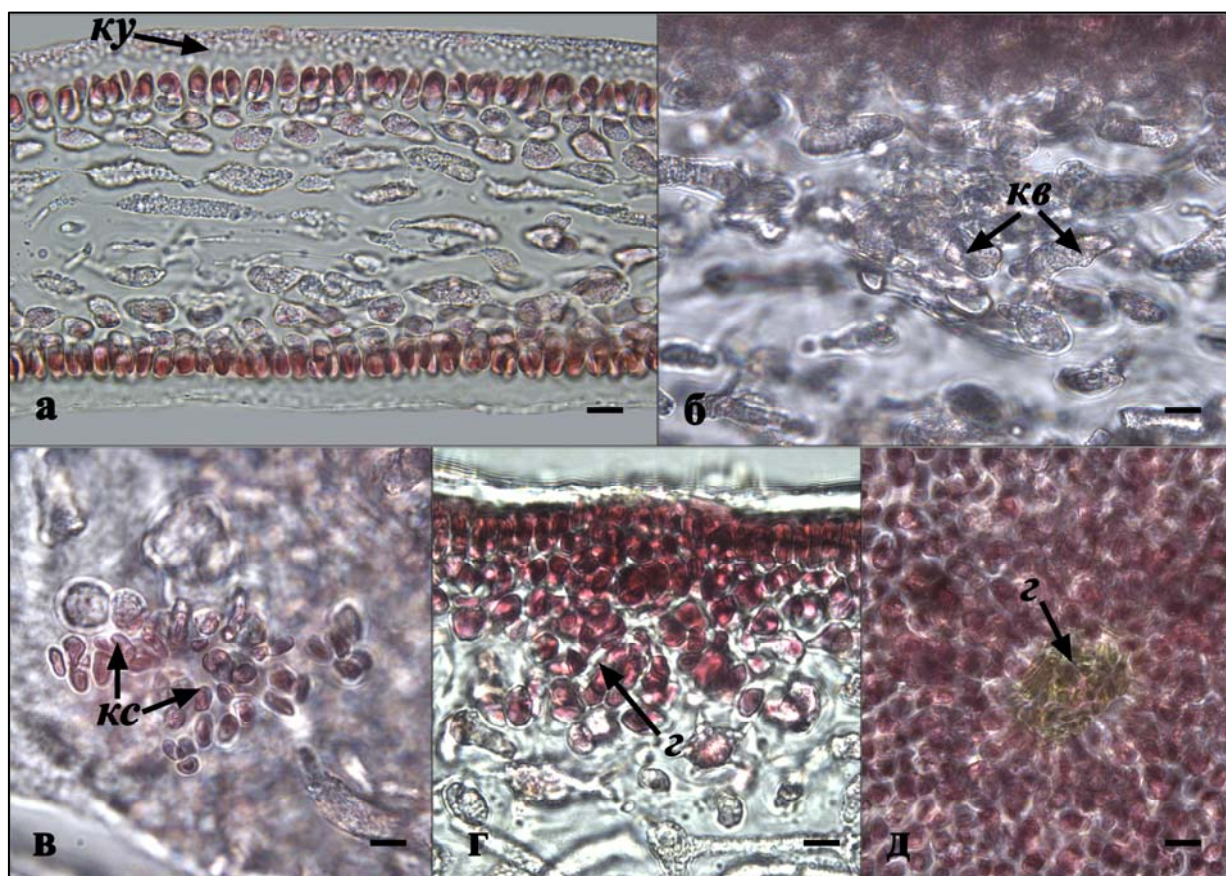


Рисунок 5.9 – Внутреннее строение *Velatocarpus pustulosus*: а – поперечный срез стерильного растения (масштаб 20 мкм); б – формирование карпогонной системы (масштаб 15 мкм); в, г – разные стадии формирования гонимобласта (масштаб 20 и 30 мкм); д – гонимобласт, вид с поверхности растения (масштаб 40 мкм). Условные обозначения: кс – карпоспорангии, остальные обозначения, как на предыдущих рисунках.

Подкорка состоит из 2–3 слоев овальных клеток $11\text{--}30 \times 15\text{--}35$ мкм, размеры клеток подкорки увеличиваются по направлению к сердцевине. Кора тонкая, из 1–2 слоев густо пигментированных клеток $4\text{--}7 \times 4\text{--}10$ мкм, хорошо заметная кутикула толщиной до 45 мкм.

Карпогонные ветви развиваются в сердцевине, состоят из 3–5 крупных лопастных клеток $20\text{--}60 \times 85\text{--}105$ мкм и нескольких более мелких овальных клеток $13\text{--}20 \times 18\text{--}26$ мкм. Зрелые гонимобласты размером до $1100\text{--}1550$ мкм, с многочисленными обертывающими их вегетативными нитями, закладываются на границе подкорки и сердцевины. Гонимобласты развиваются в пролификациях, при этом часть растения с органами полового размножения визуально отличается от молодой стерильной части более темным цветом и толщиной (см. рисунок 5.8 а). Карпоспоры вытянутые, $11\text{--}16 \times 17\text{--}25$ мкм. Ауксиллярные ветви, спермации и тетраспорангии не обнаружены.

Вид широко распространен в дальневосточных морях России. Встречается в Беринговом море – (Перестенко, 1994; Жигадлова, Селиванова, 2004), у юго-восточной Камчатки (Клочкова, Березовская, 1997), у Курильских островов (Перестенко, 1988; Клочкова, Трофимова, 2003), в Японском море – у о. Петрова, в зал. Ольги (Перестенко, 1988), у о. Сахалин (Клочкова, 1996), Охотском море (Гусарова, Семкин, 1986; Перестенко, 1994; Клочкова, Березовская, 1997).

Изученные образцы. Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинский залив. Авачинская губа, м. Маячный, 7-10 м, 21.05.2004, Н. Санамян, 2 ст. – б. Безымянная, 2-4 м, 6.06.2008, Н. Санамян, 3 ♀, 7 ст. – Авачинская губа, п-ов Завойко, выбросы, 30.06.1999, Н. Клочкова, 2 ст. – Авачинская губа, п-ов Завойко, выбросы, 22.07.1993, Н. Клочкова, 1 ♀. – Авачинская губа, м. Казак, 4-5 м, 24.07.2012, А. Рябец, 10 ♀, 2 ст. – Авачинская губа, м. Казак, 7-8 м, 13.08.2013, Н. Писарева, 3 ♀. – б. Спасенка, 4-6 м, 28.08.2012, Н. Писарева, 2 ст. – б. Вилучинская, м. Зеленый, 5-6 м, 28.08.2013, Н. Писарева, 2 ♀. – о. Старичков, 10 м, 18.10.2008, Н. Санамян, 1 ст.

Курильские острова: о. Парамушир, пролив м/у о. Парамушир и Шумшу, выбросы, 5.09.2000, Н. Клочкова, 1 ♀. – О. Симушир, б. Браутон, 5,5 м, 11.09.1967, Н. Клочкова, 1 ст.

Японское море: Татарский пролив, южнее м. Гладкого, 17 м, 5.06.1985, Л. Паймеева, 1 ст. – Сев. Приморье, б. Единка, сев. пос. Единка, 20 м, 3.06.1986, Л. Паймеева, 1 ♀. – Татарский пролив, ст. 898, 13 м, 19.07.1985, Л. Паймеева, 2 ст.

Охотское море: Тауйская губа, 6-7 м, 17.07.2008, М. Белый, 1 ♀, 2 ст. – Шантарские острова, у м. Северо-восточного, гравий, 18 м, 6.08.1986, А. Жмакин, 2 ♀.

Velatocarpus kurilensis Perestenko

Перестенко, 1986 : 93, рис. 3. – *Kallymenia reniformis* (Turner) J. Agardh f. *cuneata* auct. non. J. Agardh: Суховеева, 1972: 93, 95.



Рис. 5.10 Внешний вид зрелого растения *Velatocarpus kurilensis*

Зрелые пластины карминово-красного или вишневого цвета, с фиолетовым или каштановым оттенком, ровными или слегка волнистыми краями, 9,5–30 см высотой, 7–45 см шириной, толщиной в основании 300–750 мкм, по краю 190–520 мкм и до 1450 мкм в фертильных участках. Молодые пластины цельные,

округлые или сердцевидной формы, с возрастом они рассекаются на ширококлиновидные лопасти разной длины и покрываются многочисленными округлыми перфорациями. Прикрепляются подошвой до 0,4 см на коротком стволике. Поверхность сухих пластин гладкая, пленчатая или кожистая, матовая или с легким блеском, в местах развития гонимобластов – шершавая.

Сердцевина плотная, образована периклиальными нитями из палочковидных клеток 5–20×28–78 мкм и овальных клеток 15–35×25–40 мкм, между которыми редко встречаются удлиненные нитевидные клетки размером 2,5–10×80–97 мкм. Светопреломляющих клеток нет. Подкорка состоит из 2–3 слоев овальных клеток 10–25×14–30 мкм, размеры клеток подкорки увеличиваются по направлению к сердцевине. Кора толщиной 20–65 мкм, с хорошо развитой кутикулой, образована 1–2 слоями густо пигментированных вытянутых клеток 6–10×7–11 мкм.

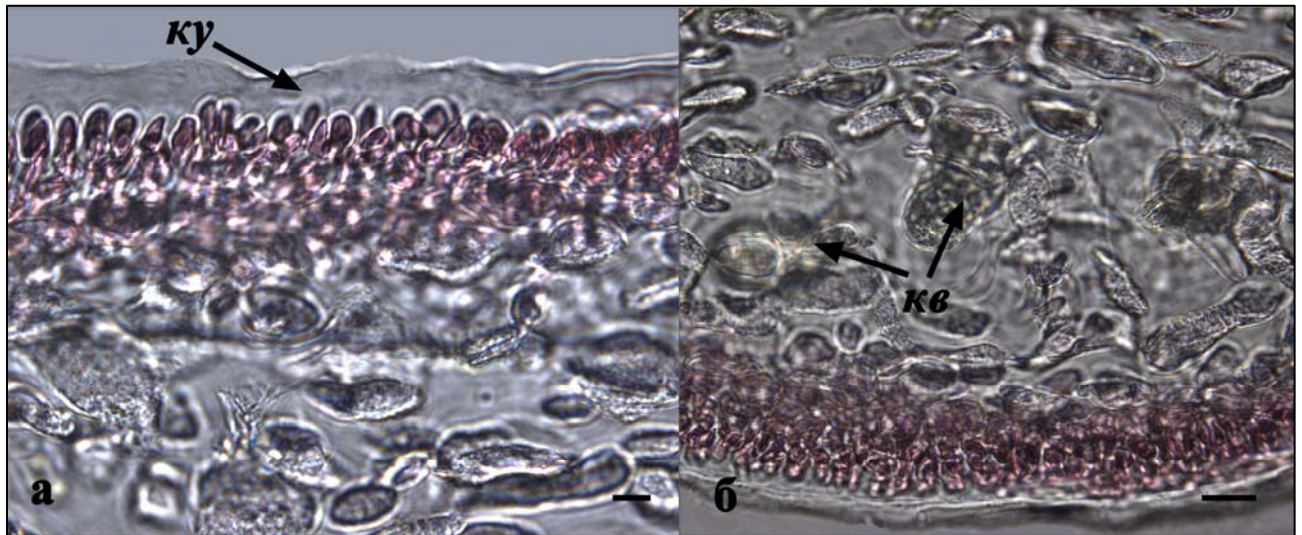


Рисунок 5.11 – Внутреннее строение *Velatocarpus kurilensis*: **а** – поперечный срез стерильного растения (масштаб 35 мкм); **б** – карпогонная ветвь (масштаб 45 мкм)

Обнаруженные нами карпогонные ветви состояли из 3-х лопастных клеток $15\text{--}22 \times 37\text{--}45$ мкм. Зрелые гонимобласты размером до $400\text{--}1000 \times 400\text{--}1050$ мкм, развиваются в сердцевине и раздувают пластину. Они покрывают всю ее поверхность, за исключением основания. Ауксиллярные ветви, спермации и тетраспорангии не обнаружены.

Вид имеет прерывистый ареал, встречается в Беринговом море – в зал. Карагинский и Олюторский (Перестенко, 1994), у Курильских островов (Перестенко, 1986; Ключкова, 1998), у материкового побережья Японского моря (Ключкова, 1996). Нами впервые обнаружен у юго-восточной Камчатки в Авачинской губе.

Изученные образцы. **Восточное побережье Камчатки.** Залив Корфа, выбросы, 16.05.1999, Н. Ключкова, 4 ст. – Авачинская губа, м. Казак, 4-5 м, камни, 24.07.12, Н. Писарева, 3 ст. – Авачинская губа, м. Казак, 8-9 м, камни, 13.08.13, Н. Писарева, 4 ст.

Курильские острова: о. Парамушир, пролив м/у о. Парамушир и Шумшу, выбросы, 5.09.2000, Н. Ключкова, 4 ст. – О. Зеленый, м. Глушневского, 9-11 м, скала, 14.12.2002, В. Огородников, 1 ♀.

Японское море: Сев. Приморье, б. Единка, сев. пос. Единка, 18 м, 5.07.1986, Л. Паймеева, 1 ♀.

Охотское море: Тауйская губа, 6-7 м, 17.07.2008, М. Белый, 2 ♀. – Шантарские острова, у м. Северо-восточного, р. 23, ст. 102, 18 м, гравий, 6.08.1986, А. Жмакин, 1 ♀.

Семейство Dumontiaceae Schmitz

Род *Constantinea* Postels et Ruprecht

История изучения и объем рода. Род *Constantinea* был описан А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом (1840) в середине XIX века. Типовым видом

рода стал *Fucus rosa-marina*, описанный С. Гмелиным (Gmelin, 1768) по материалам, собранным Г. Стеллером у побережья восточной Камчатки. Кроме *C. rosa-marina* авторы рода отнесли к нему еще два вида: *C. reniformis* Postels et Ruprecht, встречающийся в Средиземном море, и *C. sitchensis* Postels et Ruprecht, собранный у Алеутских островов. Позднее первый вид Г. Занардини отнес к роду *Neurocaulon* (Postels et Ruprecht) Zanardini (цит. по Lindstrom et Scagel, 1987), а второй В.А. Сетчелл в ходе предпринятой им ревизии рода *Constantinea* (Setchell, 1906) предложил считать синонимом *C. rosa-marina*. Кроме *C. rosa-marina* он включил в этот род еще два описанных им вида – *C. simplex* (Setchell, 1901) и *C. subulifera* (Setchell, 1906). В основу внутривидовой дифференциации *Constantinea* Сетчеллом были положены главным образом особенности роста стволика и образования терминальных пластинок. По этим признакам он отделил виды *C. rosa-marina* и *C. simplex* от *C. subulifera*.

Результаты проведенной В.А. Сетчеллом ревизии не были восприняты некоторыми исследователями. Так Е.С. Зинова (1940), имевшая возможность ознакомиться с типовыми образцами *C. sitchensis*, продолжала считать этот вид самостоятельным и указала его для альгофлоры о. Беринга. Однако, в последней сводке по красным водорослям российского Дальнего Востока (Перестенко, 1994) он уже не упоминался.

Проведенная нами ревизия рода *Constantinea* показала, что кроме *C. rosa-marina* и *C. subulifera* у побережья Азии встречается также *C. simplex*. Здесь ее ареал охватывает юго-восточную Камчатку и Командорские острова. Кроме того, мы обнаружили, что *C. subulifera* у азиатского побережья встречается не только у о. Сахалин, Курильских и Командорских островов (Перестенко, 1994; Klochkova, 1998), но и у восточной Камчатки.

При изучении курильских образцов *Constantinea* наше внимание привлекли растения, во внешнем облике которых сочетались признаки разных видов. Их совокупность, однако, не соответствовала ни одному из признанных видов. В то же время эти образцы хорошо подходили под описание *C. sitchensis* (Постельс, Рутрехт, 1840). Позднее растения с такими же признаками строения были найдены в камчатских и командорских сборах водорослей. Их всестороннее

изучение показало, что они отличаются от остальных видов рода и, прежде всего, от *C. rosa-marina*, к которой их относил В.А. Сетчелл (Setchell, 1906), не только морфологией, но и внутренним строением. На этом основании мы считаем *C. sitchensis* самостоятельным видом. Ниже приводятся ключ для определения видов рода *Constantinea* и их описания.

Ключ для определения дальневосточных видов рода *Constantinea*

I. Стволик многократно разветвленный. Узлы несут в разной степени сохранившиеся пластинки, длина междоузлия обычно 0,5 см и более.

1. Терминальные пластинки без центрального шипа, расщепляются на широкие клиновидные лопасти. Тетраспорангии $20-50 \times 100-164$ мкм, собраны в сорусы, покрытые кутикулой *C. rosa-marina*

2. Терминальные пластинки с центральным шипом, со временем расщепляются на узкие клиновидные лопасти. Тетраспорангии $16-36 \times 92-104$ мкм, собраны в сорусы, не покрытые кутикулой *C. subulifera*

II. Стволик неразветвленный или однократно разделен у самой подошвы. Узлы голые или с сильно разрушенными остатками пластинок. Междоузлия до 0,5–1 см. Тетраспорангии $24-40 \times 84-160$ мкм, сближенные; парафизы тонконитевидные, извилистые, с раздутой верхушкой *C. sitchensis*

III. Стволик всегда не разветвленный. Узлы несут хорошо сохраняющиеся пластинки. Междоузлия очень короткие, 0,1–0,2 см. Тетраспорангии $10-25 \times 48-88$ мкм, расставленные; парафизы узкоцилиндрические, с тупой верхушкой..... *C. simplex*

Constantinea rosa-marina (Gmelin) Postels et Ruprecht

Постельс, Рупрехт, 1840 : 17. – *Fucus rosa-marina* Gmelin, 1768 : 102.

Взрослые кустики до 20 см высотой, на подошве, с вальковатым центральным стволиком 4–5(7) мм толщиной и боковыми ветвями одного, редко нескольких порядков. Несколько соседних кустиков могут иметь общую лопастную корковидную подошву. Иногда от одного укороченного стволика отходит множество боковых одно-



Рис. 5.12 Внешний вид *Constantinea rosa-marina*

сторонних ветвей. Терминальные щитовидные пластинки часто разрываются на широкие клиновидные лопасти. В зависимости от возраста, сезона и места произрастания пластинки бывают 3–12(16) см в диаметре, 260–450 мкм толщиной в стерильных участках и 480–580(680) мкм в

фертильных. Пластины нижних ярусов из-за обтрепывания краев имеют меньший диаметр, более темный цвет. При их полном разрушении на стволике остается узел. Длина междоузлий варьирует от 0,3 до 1,5 см, обычно она составляет 0,5–0,7 см. У глубоководных растений она больше, чем у образцов, собранных на прибойной литорали. Сердцевина обычно состоит из редких продольных и отчетливо различимых поперечных нитей, образована вытянутыми пигментированными клетками 20–60(80)×20–60 мкм. У старых растений сердцевина плотная. Толщина подкорового слоя равна или больше толщины сердцевины. Клетки подкорки округло-многоугольные, пигментированные, 20–24×20–28 мкм. Толщина коры до 96 мкм, с перепадами. Нити коры разветвленные или неразветвленные, из 2–4 клеток 5–6×8–9 мкм. Тетраспорангии 20–50×100–164 мкм, собраны в сорусы, развиваются среди парафиз, длина которых всегда превышает длину тетраспорангиев и составляет 160–220 мкм.

Парафизы многоклеточные, иногда состоят из 4–5 вытянуто-прямоугольных пигментированных клеток. Деление краевых тетраспор иногда начинается в тетраспорангии. Тогда вместо 4-х он содержит 5 или 6 спор. Расположение тетраспорангиев среди парафиз к моменту их созревания достаточно рыхлое: по 1–11(18) шт. на 1000 мкм длины поперечного среза фертильного участка пластины. Сорусы образуют кольцо зеленовато-желтой окраски на нижней стороне терминальных

пластин, покрыты хорошо развитой волнистой кутикулой желтоватого цвета до 15 мкм толщиной.

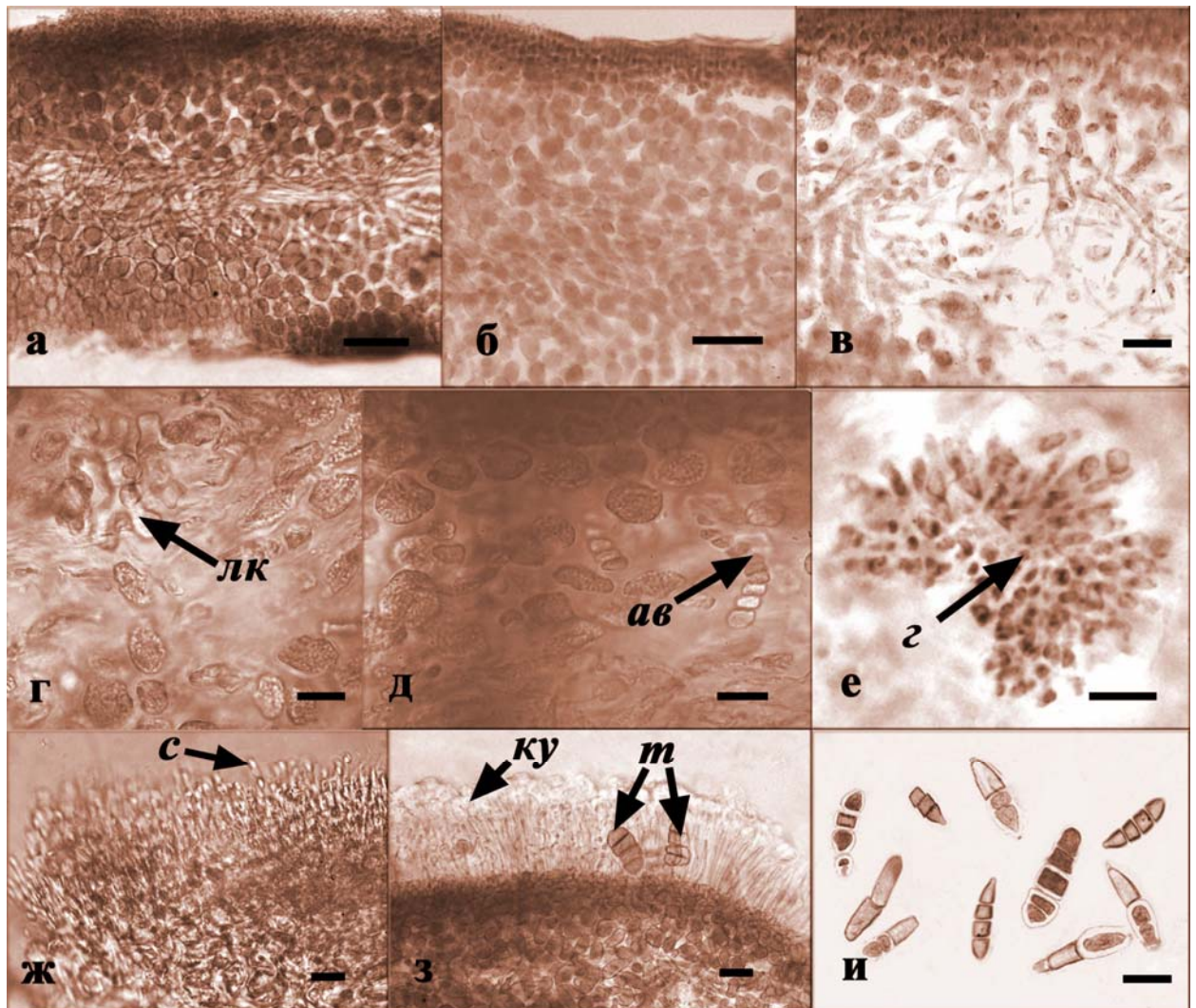


Рисунок 5.13 – Внутреннее строение *Constantinea rosa-marina*: а, б, в – поперечные срезы стерильных пластинок (масштаб 100 мкм); г, д – поперечные срезы пластинок женских растений (масштаб 30 мкм); е – гонимобласт с карпоспорами (масштаб 50 мкм); ж – сперматангии со спермациями (масштаб 60 мкм); з – поперечный срез через сорусы тетраспорангиев (масштаб 100 мкм); и – тетраспорангии (масштаб 150 мкм). Условные обозначения: *ав* – ауксиллярные ветви, *г* – гонимобласт, *ку* – кутикулярный слой, *лк* – лопастная клетка карпогонной ветви, *с* – спермации, *т* – тетраспорангии

Карпогонные ветви включают в себя лопастные клетки. Ауксиллярные нити из 7–12 клеток, как и карпогонные ветви, развиваются на границе подкорки и сердцевины. Гонимобласт до 200 мкм, занимает до 1/4 толщ. пластины, не раздувая ее, развивается в центральной части сердцевины. Карпоспоры до 16 мкм в диаметре. Спермации у растений, собранных в июне, до 16 мкм в диаметре.

Вид имеет широкий ареал, выходящий за пределы российского Дальнего Востока. Он встречается у о. Сахалин (Tokida, 1954), Хоккайдо (Nagai, 1935), Курильских (Nagai, 1941), Командорских островов (Кардакова-Преженцова, 1938; Е. Зинова, 1940), юго-восточного побережья Камчатки (Gmelin, 1768;), в Охотском море (Возжинская, 1967), у берегов Аляски и Алеутских островов (Lindstrom, 1977).

Изученные образцы. Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинский залив: м. Шипунский, 5-7 м, 15.05.1988, Н. Клочкова, 1 ст. – м. Казак, 6-7 м, 6.06.2008, Л. Матиевский, 12 ♂. – о. Старичков, 7-8 м, валуны, 10.06.2013, Н. Писарева, 2 тетр*, 2 ст. – б. Безымянная, 2 м, 26.06.2001, Н. Клочкова, 1 ст. – б. Спасения, выбросы, 5.07.2004, Н. Клочкова, 1 ст. – Авачинская губа, б. Малая Лагерная, литораль, 31.07.2001, Н. Клочкова, 1 тетр. – Авачинская губа, м. Маячный, 6 м, 12.09.2007, А. Бажин, 2 тетр. – б. Спасения, выбросы, 15.10.2008, Н. Писарева, 6 ♀, 1 ст. – б. Спасения, 3,5 м, 30.10.2007, Н. Санамян, 3 тетр., 1 ст.

Командорские острова: о. Медный, б. Гладковская, литораль, 2.07.2004, Н. Писарева, 3 ст., 1 тетр. – о. Медный, б. Тополевская, 3.07.2004, выбросы, Н. Писарева, 2 ст. – о. Медный, б. Сенькина, выбросы, 4.07.2004, Н. Писарева, 1 ст. – о. Медный, гав. Преображенская, литораль, 5.07.2004, Н. Писарева, 1 тетр. – о. Беринга, б. Кислая капуста, выбросы, 14.08.2004, Н. Писарева, 1 ст. – о. Беринга, б. Усовая, выбросы, 15.08.2004, Н. Писарева, 3 ♀, 2 тетр., 1 ст.

Курильские острова: о. Парамушир, охотоморская сторона, 8 м, В. Огородников, 12.07.1993, 1 ♀. – Южно-Курильский пролив, 159 м, крабовая ловушка, 4.12.1996, В. Огородников, 1 ст.

Здесь и далее: тетр.* – тетраспоровое растение.

Constantinea subulifera Setchell

Setchell, 1906 : 172.



Рис. 5.14 Внешний вид *Constantinea subulifera*

Кустики до 20 см высотой с вальковатым разветвленным стволиком 4–5(7) мм толщиной. Стволик пронзает щитовидную терминальную пластинку и образует в ее центре шиповидный вырост, размеры которого пропорциональны длине междоузлий. От одной подошвы отходит одно, иногда несколько слоевищ. Терминальные пластинки 4–16(25) см в

поперечнике, 160–420 мкм толщиной в стерильных участках и 350–460 мкм в

фертильных, по мере роста разрываются на узкоклинновидные лопасти. Нижние пластинки образуют несколько ярусов, имеют меньший диаметр и более темный цвет. После их разрушения на стволике остается узел. У одного и того же растения длина междоузлий относительно равномерная, изменяется от 0,5 до 2,5 см. Сердцевина зрелых пластинок более или менее развитая, состоит из рыхлых продольных и поперечных нитей, иногда включает густо пигментированные округлые или овальные клетки 20–60(80)×20–60 мкм. В сердцевине редко встречаются округлые glandулярные клетки до 30 мкм в поперечнике (рисунок 5.15 в).

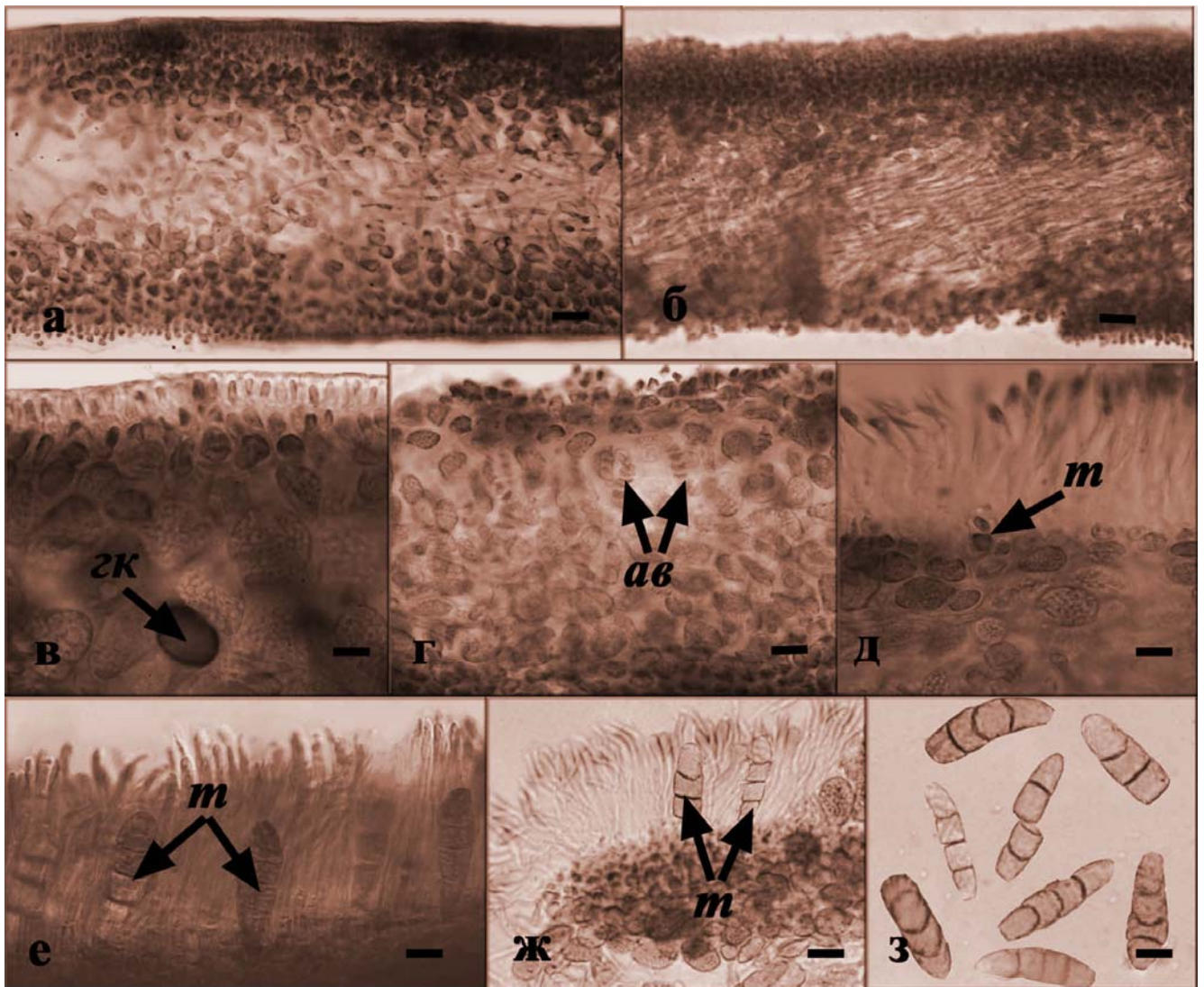


Рисунок 5.15 – Внутреннее строение *Constantinea subulifera*: а, б – поперечные срезы стерильных пластинок (масштаб 30 мкм); в – glandулярная клетка на поперечном срезе пластинки (масштаб 5 мкм); г – поперечный срез пластинки женского растения (масштаб 5 мкм); д, е – поперечные срезы через сорусы тетраспорангиев (масштаб 25 мкм); ж – тетраспорангии, окруженные парафизами (масштаб 20 мкм); з – тетраспорангии (масштаб 25 мкм). Условные обозначения: гк – glandулярная клетка, остальные условные обозначения, как на рисунке 5.3

Подкоровый слой образован округло-многоугольными клетками $8-16 \times 20-28$ мкм, его толщина равна или меньше толщины сердцевины. Коровой слой равномерно толстый, до 96 мкм толщ. Коровые нити разветвленные, из 3–4 клеток. Терминальные клетки коровых нитей вытянутые, $6-8 \times 10-15$ мкм, субтерминальные почти квадратные, $6-10 \times 8-10$ мкм. Тетраспорангии $16-36 \times 92-104$ мкм, собраны в сорусы, развиваются среди тонких, длинных, до $96-110$ мкм, прозрачных, изогнутых парафиз. Их расположение среди парафиз достаточно рыхлое, 1–7(10) шт. на 1000 мкм длины поперечного среза фертильного участка пластины. Зрелые сорусы без кутикулы, образуют периферическое кольцо на нижней поверхности пластинок, без отчетливой границы. Карпогонные ветви включают лопастные клетки. Ауксиллярные нити мелкоклеточные, содержат не более 12 клеток. Гонимобласты и сперматангии не обнаружены.

Вид имеет широкое азиатско-американское распространение. В прикамчатских водах он встречается у о. Сахалин, Курильских (Nagai, 1941; А. Зинова, Перестенко, 1974) и Командорских островов (Гусарова, Семкин, 1986; Ключкова, Березовская, 1997; Selivanova, Zhigadlova, 1997), у восточной Камчатки (Ключкова, Писарева, 2009; Ключкова и др., 2009). За пределами российских вод он распространен у о. Хоккайдо, у берегов Британской Колумбии до штата Вашингтон.

Изученные образцы. **Берингово море:** зал. Корфа, выбросы, 16.05.1999, Н. Ключкова, 5 ст.

Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинский залив: б. Саранная, выбросы, 21.09.1991, Н. Ключкова, 2 ст., 4 тетр. – б. Спасения, выбросы, 15.10.2008, Н. Писарева, 1 ♀.

Командорские острова: о. Медный, б. Гладковская, выбросы, 1.07.2004, Н. Писарева, 2 ст., 5 тетр. – о. Беринга, б. Буян, выбросы, 15.08.08, Н. Писарева, 7 тетр., 1 ♀.

Курильские острова: о. Парамушир, Второй Курильский пролив, выбросы, 2.08.2000, Т. Королева, А. Кусиди, 1 ♀, 2 тетр. – о. Итуруп, зал. Дозорный, 1.5 м, 11.08.1973, И. Гусарова, 1 тетр.

Охотское море: ср. часть о. Сахалин, выбросы, 3.08.1993, Н. Ключкова, 2 ♀ и 1 ст. – о. Сахалин, м. Делиль-Де-ля-Крайер, выбросы, 10.08.1978, Т. Бывалина, 1 ст.

П р и м е ч а н и е. У Камчатки и Командорских островов *C. subulifera* не более 12 см высотой, имеет пластинки с коротким шипом. Здесь этот вид легко спутать с *C. rosa-marina*, особенно когда у последнего начинается формирование новой пластины и верхушка прорастающего стволика имитирует шип или когда происходит разрушение терминальных пластинок у рассеявших спермации мужских растений. Все же на верхушке стволика у *C. rosa-marina* всегда имеется

уплощение при образовании зачаточной или разрушении старой терминальной пластинки, в то время как у *C. subulifera* прорастающий шип долго остается голым. У растений с Камчатки и Командор поперечник пластинок не превышает 10 см, у южных Курил он 14–16 см, у о. Сахалин – до 20 см, а у Северной Америки – даже до 35–65 см. В южной части ареала высота растений намного больше, до 30 см, шип хорошо выражен и достигает 0,5–0,7 см длины.

Constantinea simplex Setchell

Setchell, 1901 : 127.

Взрослые кустики до 1,8 см высотой, с вальковатым неразветвленным стволиком 3–5 мм толщиной. Междоузлия очень короткие, 0,1–0,2 см. От одной подошвы обычно отходит одно, редко несколько слоевищ. Диаметр терминальных пластинок составляет 1–7(10) см, их толщина в стерильных участках 320–480 мкм, в фертильных – до 640 мкм.



По мере роста пластинки разрываются почти до стволика на несколько широких клиновидных лопастей, после спороношения и появления новых пластинок они хорошо сохраняются еще в течение ряда лет. Голые узлы встречаются у самых старых образцов только у основания стволика. Сердцевина зрелых пластинок хорошо развита, образована продольными нитями, состоящими из прозрачных клеток. Самые крупные из них 30×36 мкм. Подкорový слой образован округло-многоугольными клетками с максимальным поперечником 32 мкм. Кора равномерной толщины, до 50 мкм, состоит из 4–7 слоев уменьшающихся клеток, образующих дихотомически разветвленные нити. У нижней поверхности пластины она более светлая и тонкая. Терминальные клетки коровых нитей субквадратные, 8–16 мкм

Рис. 5.16 Внешний вид *Constantinea simplex*

в поперечнике. Тетраспорангии $10-25(28) \times 48-88$ мкм, располагаются очень редко, по 1–2 тетраспорангия на 1000 мкм длины поперечного среза фертильного участка пластины. Они образуются с одной, реже – с обеих сторон пластины, окружены обильно развитыми парафизами, имеющими тупую раздутую верхушку. Длина парафиз 84–116 мкм, на $1/3-1/4$ больше, чем у тетраспорангиев. Поверхность зрелых соросов без кутикулы. Ауксиллярные нити из 8–15 крупных клеток. Карпогонные нити и гонимобласты не обнаружены. Спермации 12×16 мкм, собраны в сорусы.

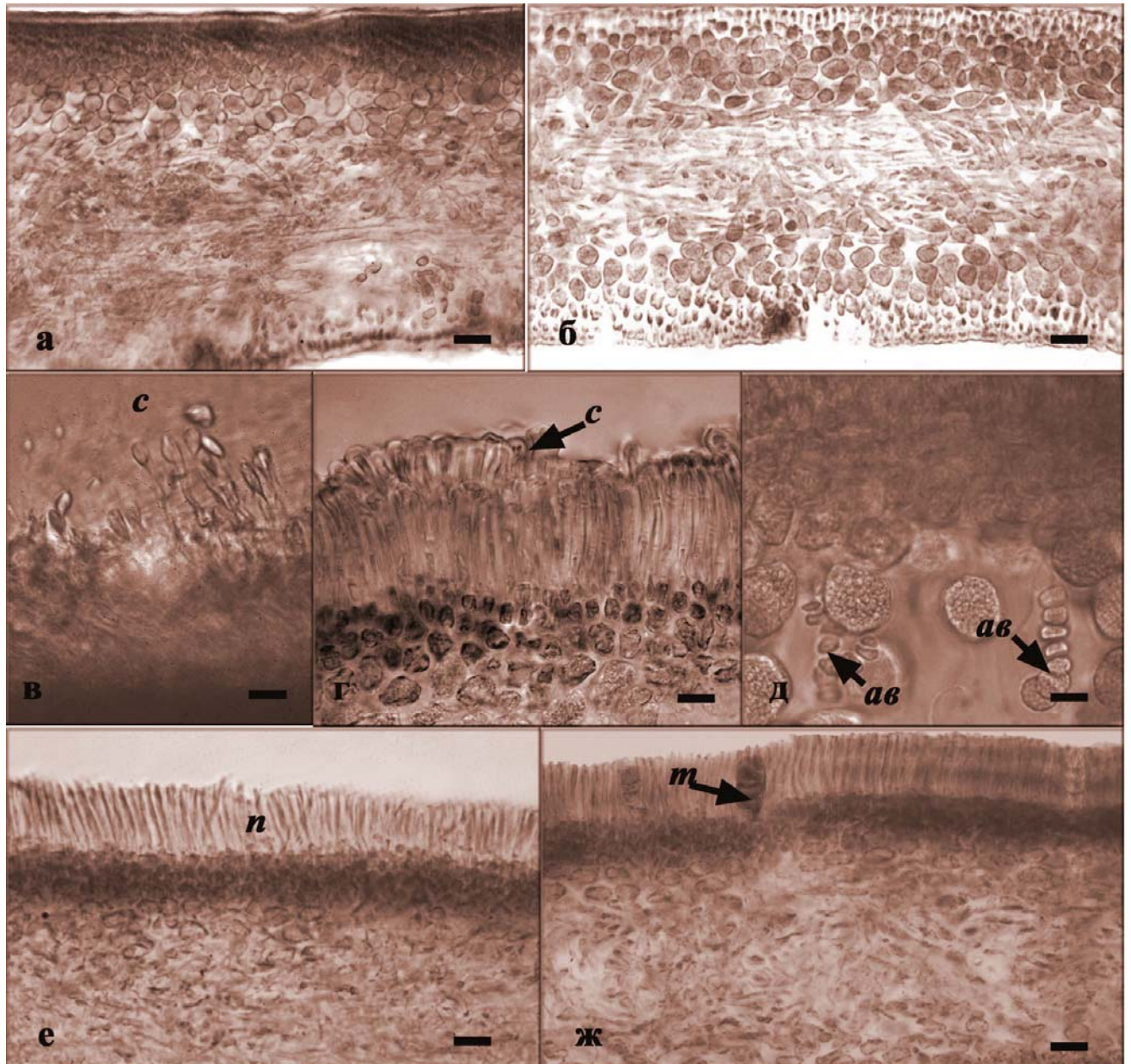


Рисунок 5.17 – Внутреннее строение *Constantinea simplex*: а, б – поперечные срезы стерильных пластинок (масштаб 40 мкм); в – сперматангии со спермациями (масштаб 30 мкм); г – поперечный срез через сорус сперматангиев (масштаб 25 мкм); д – фрагмент поперечного среза женского растения (масштаб 20 мкм); е, ж – поперечные срезы через сорусы тетраспорангиев (масштаб 50 мкм). Условные обозначения: *n* – парафизарный слой, остальные условные обозначения, как на предыдущих рисунках

В прикамчатских водах вид обнаружен нами у юго-восточного побережья Камчатки, где является редким, и у Командорских островов. За пределами российских вод он широко распространен у берегов Северной Америки: от Алеутских островов и Аляски до Калифорнии (Mondragon, Mondragon, 2003).

Изученные образцы. **Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинская губа:** Бабушкин камень, 5 м, 21.05.2004, Н. Санамян, 2 ♀. – кекуры Три Брата, 3-6 м, 25.07.1990, Н. Клочкова, 1 ♂, 4 ст.

Командорские острова: о. Медный, б. Гладковская, литораль, 02.07.2004, Н. Писарева, 1 ст. – о. Медный, б. Тополевская, 03.07.2004, литораль, Н. Писарева, 1 ♂. – о. Медный, б. Сенькина, выбросы, 04.07.2004, Н. Писарева, 1 ст., 1 тетр. – о. Беринга, м. Толстый, выбросы, 13.08.2004, Н. Писарева, 2 ст. – о. Беринга, б. Кислая капуста, выбросы, 14.08.2004, Н. Писарева, 2 тетр., 1 ♀. – о. Беринга, б. Усовая, выбросы, 15.08.2004, Н. Писарева, 2 ст.

Constantinea sitchensis Postels et Ruprecht

Постельс, Рупрехт, 1840 : 17. – *Constantinea rosa-marina* Post. et Rupr., Setchell, 1906 : 164 pr. par.



Рис. 5.18 Внешний вид *Constantinea sitchensis*

Взрослые кустики до 11 см высотой. Стволик вальковатый, 2–5 мм толщиной, с небольшой подошвой, неразветвленный или с одной боковой ветвью, отходящей почти от основания. Междоузлия стволика у литоральных образцов 0,3–0,5 см, у сублиторальных 0,7–1 см. Узлы, сформировавшиеся в течение последнего и предпоследнего годов жизни, сближенные, с остатками прошлогодних пластинок, ниже они вытянутые, голые, более раздутые, чем у остальных видов, до 0,8 см.

Терминальные щитовидные пластинки обычно цельные, округлые, в зависимости от возраста и условий произрастания растений 2–14 см в поперечнике, 192–450 мкм толщ. в стерильных участках, 320–600 мкм у зрелых образцов, до 650 мкм в местах развития сорусов тетраспорангиев. Сердцевина у зрелых растений хорошо развита, плотная, сформирована в основном пучком продольных нитей. Образующие их клетки тонкие, длинные, игольчатые.

Подкорка состоит в стерильных участках из 2–3, в фертильных – из 4–5 слоев вытянутых округло-многоугольных пигментированных клеток 8–12 мкм в поперечнике. Кора разная с обеих сторон пластины: на верхней поверхности – более плотная, образована неразветвленными нитями из 4–5 клеток, на нижней – однорядная. Терминальные клетки коры субквадратные или вытянутые, 3–6×8–12 мкм. Тетраспорангии (24)28–40×(84)112–160 мкм, развиваются во множестве, по 19–26 и более на 1000 мкм длины поперечного среза фертильного участка пластины.

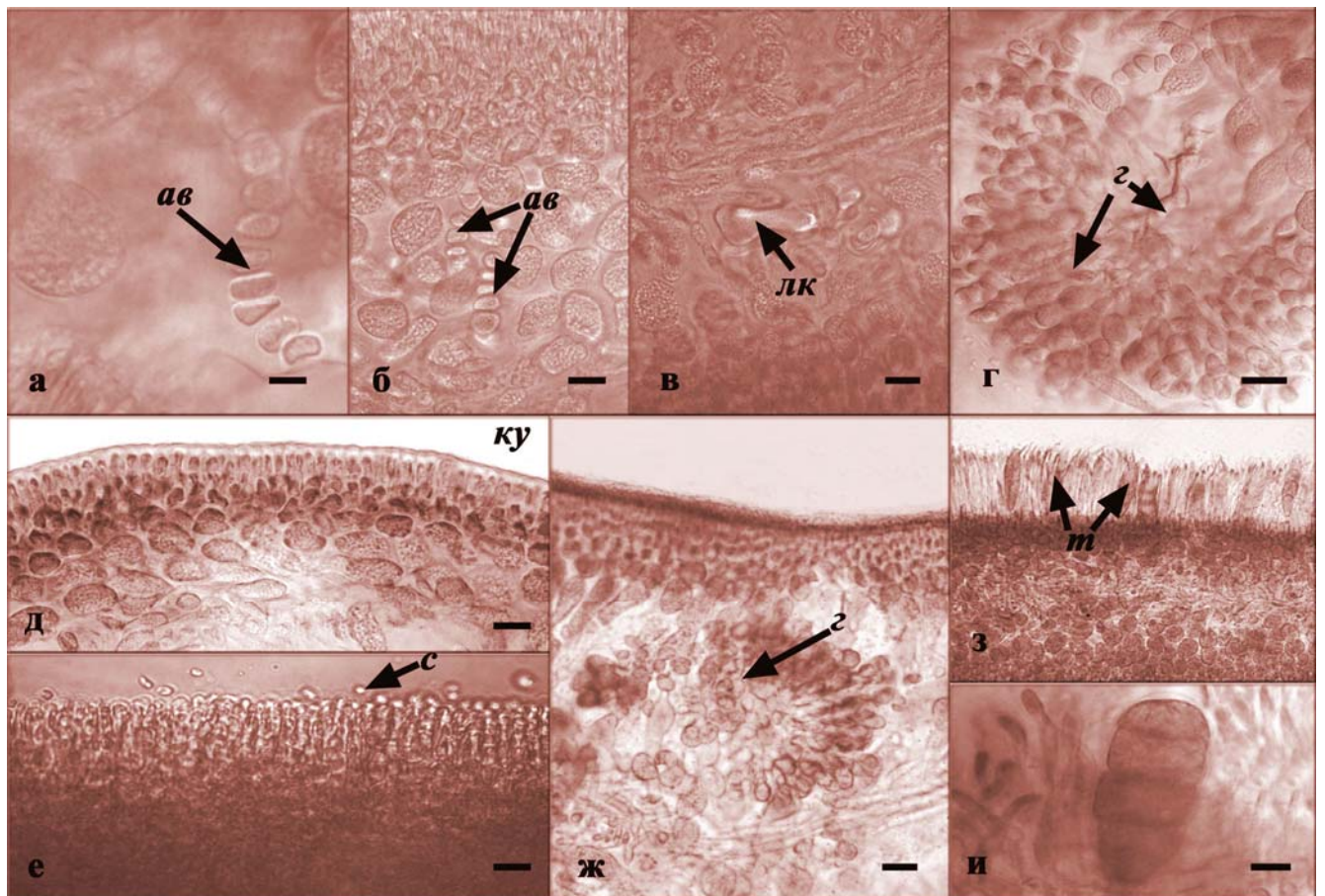


Рисунок 5.19 – Внутреннее строение *Constantinea sitchensis*: а, б, в – поперечные срезы пластинок женских растений (масштаб соответственно 25, 30 и 60 мкм); г, ж – гонимобласты (масштаб 30 и 40 мкм); д – поперечный срез пластинки в вегетативной части (масштаб 40 мкм); е – сперматангии со спермациями (масштаб 50 мкм); з – тетраспорангии, окруженные парафизами (масштаб 110 мкм); и – тетраспорангий (масштаб 15 мкм)

Парафизы 160–200 мкм высотой, равны или больше тетраспорангиев, образованы одной, редко двумя клетками, в нижней части они почти нитевидные и извилистые, в верхней – слабо раздуты и пигментированы. Сорусы спорангиев не покрыты кутикулой, формируются только на нижней поверхности пластинки, образуя широкое кольцо до 1/3 ее радиуса, которое из-за высокой плотности

тетраспорангиев имеет темно-красную окраску. Карпогонные ветви с крупными лопастными клетками до 100 мкм в поперечнике. Ауксиллярные нити из 6–12 клеток, развиваются на границе подкорки и сердцевины. Гонимобласт 160–240 мкм, образуется в подкоровом слое, занимает до 1/3 толщины пластины. Незрелые карпоспоры до 24×28 мкм. Зрелые спермации обнаружены в начале июня, собраны в сорусы, до 20 мкм в диаметре.

Вид найден у юго-восточной Камчатки, Курильских и Командорских островов. За пределами российских вод он распространен у берегов Северной Америки, где указывается как *C. rosa-marina* (Lindstrom, 1977).

Изученные образцы. Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинская губа: м. Жукова, 7–10 м, 21.05.2004, Н. Санамян, 1 ст. – м. Казак, 6–7 м, 6.06.2008, Л. Матиевский, 3 ♂. – м. Казак, 5 м, 12.09.2007, Н. Санамян, 3 тетр., 4 ♀, 6 ст. **Авачинский залив:** о. Старичков, 7–8 м, 10.06.2013, Н. Писарева, 1 ст. – о. Крашенинникова, 7–8 м, 23.07.2013, Н. Писарева, 2 ♀.

Командорские острова: о. Медный, б. Тополевская, 3.07.2004, литораль, Н. Писарева, 2 тетр. – о. Медный, б. Сенькина, выбросы, 4.07.04, Н. Писарева, 1 ст., 1 тетр. – о. Беринга, м. Толстый, выбросы, 13.08.2004, Н. Писарева, 1 ст. – о. Беринга, б. Кислая капуста, выбросы, 14.08.2004, Н. Писарева, 2 тетр., 1 ♀. – о. Беринга, б. Усовая, выбросы, 15.08.2004, Н. Писарева, 2 ст.

Курильские острова: о. Кетой, 7 м, 3.09.1996, В. Огородников, 2 тетр.

П р и м е ч а н и е. *C. sitchensis* трудно спутать с *C. simplex* и *C. subulifera*. Слоевиде представителей этого вида, как и у *C. simplex*, не разветвлено, но имеет гораздо более длинные междоузлия и односторонние сорусы спорангиев. От *C. subulifera* он отличается отсутствием боковых ветвей и шипа на терминальных пластинах. По морфологии *C. sitchensis* наиболее близок к *C. rosa-marina*, особенно когда последний слабо ветвится.

В работе А. Постельса и Ф.И. Рупрехта (1840, с. 21), где впервые описываются виды рода *Constantinea*, отмечено, что у *C. rosa-marina*, "стебель с самого основания ветвистый", а "вершинные пластинки весьма редко остаются круглыми и неразрезанными", в то время как у *C. sitchensis* "стебель двураздельный, от выступающих колец суставчатый, суставы почти вчетверо длиннее диаметра; ветви на вершине носят округлую щитовидную пластинку". Но даже если *C. sitchensis* однократно ветвится, она хорошо отличается от *C. rosa-marina* наличием голого стволика с раздутыми узлами. Пластины у этого вида

даже в зрелом состоянии цельные или слабо рассеченные, краевая фертильная кайма у бесполох растений широкая, темно-красного цвета, тогда как у *C. rosamarina* она более узкая и желтоватая. Если у последнего вида удлинение верхнего междоузлия осуществляется одновременно с образованием новой пластины (Lindstrom, 1980), то у *C. sitchensis*, судя по нашим наблюдениям, верхнее и следующие за ним 1–2 междоузлия еще долго остаются укороченными и удлиняются только в последующие годы.

Семейство Furcellariaceae Kylin Род *Opuntiella* Kylin

История изучения и объем рода. Род *Opuntiella* был описан Г. Килиным (Kylin, 1925) по стерильным образцам *Kallymenia californica* Farlow только на основании особенностей морфологии и вегетативной анатомии: т.н. «ребра» в основании, пролификаций по краю и железистых клеток в коровом слое. Позднее Г. Килин изучил фертильные гаметофиты и обнаружил у *Opuntiella* мелкие клетки в карпогонной ветви. По строению генеративной системы и цистокарпа этот вид оказался близкородственным роду *Turnerella*, поэтому Г. Килин поместил его в семейство Solieriaceae порядка Gigartinales (Kylin, 1934, цит. по Л.П. Перестенко, 1976). В настоящее время на основании молекулярно-генетических исследований считается, что роды *Opuntiella* и *Turnerella* относятся к семейству Furcellariaceae (Fredericq et al., 1996), основанного также Г. Килиным (Kylin, 1932).

Еще один вид, *Kallymenia ornata* (Postels et Ruprecht) Agardh, описанный Постельсом и Рупрехтом (1840) как *Iridaea* и переведенный Агардом в род *Kallymenia* (Agardh, 1851), был добавлен в этот род А.Д. Зиновой (1972). В 1980 г. во флоре залива Петра Великого Л.П. Перестенко описала третий вид рода *Opuntiella* – *O. parva* Perestenko (Перестенко, 1980).

В настоящей работе мы рассматриваем только один вид этого рода, *O. ornata*, широко распространенный в прикамчатских водах. *O. parva* является низкобореальным видом, у Камчатки он не указывается. *O. californica*, хотя и был не так давно обнаружен

у берегов восточной Камчатки (Жигадлова, Селиванова, 2004; Selivanova, Zhigadlova, 2009), в нашей коллекции отсутствует.

***Opuntiella ornata* (Postels et Ruprecht) A. Zinova**

А. Зинова, 1972 : 83, рис. 1. – *Iridaea ornata* Postels et Ruprecht, Постельс, Рупрехт, 1840 : 17, табл. 31, 40, рис. 91, 92. – *Callymenia ornata* (Postels et Ruprecht) J. Agardh, Kjellman, 1889 : 6. – *Callymenia ornata* (Postels et Ruprecht) J. Agardh, Е. Зинова, 1933 : 32; 1940 : 209. – *Callymenia reniformis* J. Agardh, Е. Зинова, 1940 : 209. – *Sarcophyllis edulis* Agardh, Е. Зинова, 1954а : 397. – Перестенко, 1976 : 49, рис. 4.



Рис. 5.20 Внешний вид *Opuntiella ornata*

Зрелые гаметофиты винно-красного, красновато-каштанового или карминового цвета, иногда выцветающие, 4–19 см высотой, 6–27 см шириной. Толщина в стерильных участках у основания 250–630 мкм, по краю 160–520 мкм, а в фертильных – до 800 мкм. Пластины редко остаются цельными, рассекаясь иногда до самого основания на клиновидные лопасти, которые заканчиваются крупными краевыми, а иногда и мелкими

поверхностными пролификациями. Основание пластин, если оно выражено, узкоклиновидное, форма сидячая материнских пластин и лопастей, округлая или угловатая. Прикрепляется к субстрату небольшой подошвой. Молодые растения тонкие, с гладкой поверхностью, зрелые – мясистые, в сухом состоянии имеют грубую кожистую текстуру и матовую поверхность.

Сердцевина состоит из палочковидных, 4–10×25–120 мкм, или тонких игловидных, 1–3×12,5–62,5 мкм, клеток, между которыми иногда встречаются овальные клетки размером 5–10×7–15 мкм. Обычно клетки сердцевины не соединены между собой. Сердцевина у молодых растений рыхлая, у зрелых – очень плотная. Подкорка обычно хорошо выражена, состоит из 2–4 слоев

овальных или округлых непрозрачных клеток $7,5\text{--}25 \times 10\text{--}25$ мкм, которые иногда они имеют прозрачные оболочки, достигая 30 мкм в диаметре. В подкорке встречаются угловатые клетки размером $5\text{--}15 \times 7,5\text{--}20$ мкм. Ближе к сердцевине клетки подкорки увеличиваются. Кора образована 1–2 слоями вытянутых клеток $2,5\text{--}10 \times 4\text{--}16$ мкм, покрыта кутикулой. У образцов, собранных поздней осенью, кора состоит из 5–6 слоев мелких клеток. В коровом слое развиваются светопреломляющие железистые клетки. Частота встречаемости, форма и размеры железистых клеток – признаки индивидуальной изменчивости представителей данного вида. Они могут встречаться очень часто или редко, иметь грушевидную, овальную или вытянутую форму и широкий диапазон размеров: $9\text{--}85 \times 20\text{--}140$ мкм.

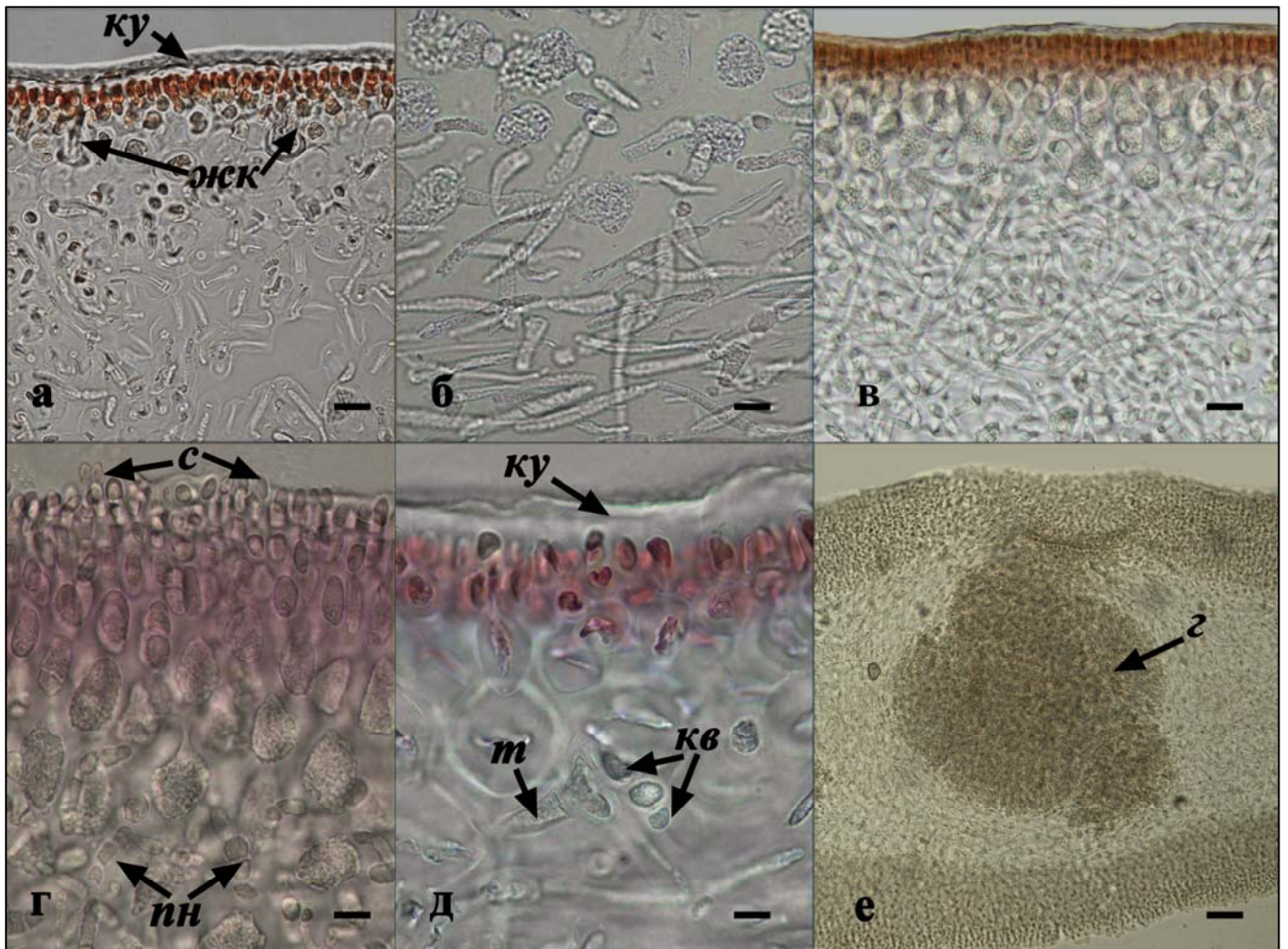


Рисунок 5.21 – Внутреннее строение *Opuntiella ornata*: а, б, в – поперечные срезы стерильных растений (масштаб соответственно 30, 30 и 20 мкм); г – поперечный срез однодомного растения (масштаб 20 мкм); д – строение карпогонной ветви (масштаб 15 мкм); е – зрелый гонимобласт (масштаб 50 мкм). Условные обозначения: г – гонимобласт, жск – железистые клетки, кв – карпогонная ветвь, ку – кутикула, пн – питающие нити при образовании гонимобласта, с – спермации, т – трихогина

Карпогонные ветви из 3–5 клеток, образуются на границе подкорки и сердцевины. Карпогон $7,5 \times 15$ мкм, трихогина бутылочковидная, $7 \times 17,5$ мкм, вспомогательные клетки округлые, $5-7,5 \times 5-7,5$ мкм, или овальные, $5-7,5 \times 10-15$ мкм. Зрелые гонимобласты до 300 мкм в диаметре, погружены в сердцевину. Зрелые карпоспоры $25-35 \times 25-50$ мкм. Сперматии сферические или слегка вытянутые, $3-7,5 \times 5-10$ мкм, собраны в сорусы; у изученных растений найдены с одной или с двух сторон пластины в краевой части. Женские, мужские и однодомные растения обнаружены практически одновременно. Корковые тетраспорофиты не обнаружены, но на гаметофите, в месте слияния карпогонных и ауксиллярных клеток найдены структуры, похожие на ранние стадии развития тетраспоробластов *O. californica* (см. главу 6).

В прикамчатских водах вид встречается у берегов восточной Камчатки от зал. Олюторского до м. Лопатка и у Командорских островов (Перестенко, 1994; Ключкова, Березовская, 1997; Selivanova, Zhigadlova, 1997). У о. Парамушир указывалась Нагаи (Nagai, 1941) как *Callymenia ornata* (Postels et Ruprecht) J. Agardh. За пределами российских он обнаружен у берегов Японии (Yoshida et al., 1990; Yoshida, 1998) и Северной Америки: от берегов Аляски (Scagel et al., 1989) и до Британской Колумбии (Scagel et al., 1989; Перестенко, 1994).

Изученные образцы. **Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинский залив:** м/у м. Маячный и м. Жукова, 7-10 м, 21.05.2004, Н. Санамян, 7 ст., 2 тетраспорообласт. – б. Безымянная, 2-4 м, 6.06.2008, Л. Матиевский, 7 ст. – о. Старичков, 7-8 м, валуны, 10.06.2013, Н. Писарева, 1 ст. – м. Маячный, выбросы, 2.07.2008, Н. Писарева, 4 ст. – б. Малая Лагерная, выбросы, 3.07.2012, Н. Писарева, 1 ♀. – б. Спасения, выбросы, 5.07.2004, Н. Ключкова, 2 ст. – б. Спасения, 8 м, валуны, 24.07.2012, А. Рябец, 2 ♀. – о. Крашенинникова, 7 м, 23.07.2013, Н. Писарева, 3 ст. – б. Спасения, выбросы, 2.08.2004, Н. Писарева, 3 ст., 2 однодомных. – м. Безымянный (б. Спасенка), 6-7 м, 2.08.2012, А. Рябец, 1 ♀, 1 ст., 1 тетраспорообласт. – б. Спасения, 8 м, 2.08.2012, А. Рябец, 1 ♀, 1 ♂. – м. Маячный, выбросы, 15.08.2008, Н. Писарева, 2 ст. – б. Вилучинская, м. Зеленый, 5-6 м, 28.08.2013, Н. Писарева, 1 ♀. – м. Безымянный, 6-8 м, 7.09.2004, Н. Санамян, 2 ст. – б. Безымянная, 5-7 м, 16.09.2011, Н. Санамян, 1 ♀, 2 ст. – б. Малая Лагерная, выбросы, 30.09.2008, Н. Писарева, 6 ст. – б. Спасения, выбросы, 15.10.2008, Н. Писарева, 1 ст., 1 ♀. – о. Старичков, 10 м, 18.10.2008, Н. Санамян, 4 ст. – о. Старичков, напротив кекура Караульного, 3,5 м, 30.10.2007, Н. Санамян, 1 ст. – м. Маячный, выбросы, 9.11.2011, Т. Тагратгиргина, 1 ст.

Командорские острова: о. Медный, б. Гладковская, выбросы, 4.07.2004, 2 ст. – о. Беринга, м/у р. Песчанка и р. Федоскино, выбросы, 31.07.2003, А. Кусиди, 4 ♀, 1 ♂. – о. Беринга, от м. Половинного до м. Пасенюк, выбросы, 15.08.2004, Н. Писарева, 5 ст., 8 ♀, 2 ♂. – о. Беринга, б. Буян, выбросы, 16.08.2004, Н. Писарева, 1 ♂. – о. Беринга, б. Старая Гавань,

выбросы, 16.08.2004, Н. Писарева, 1 ст. – о. Беринга, бб. Южная и Мелкая Чебоха, выбросы, 17.08.2004, Н. Писарева, 1 ст., 2 ♀, 1 ♂.

П р и м е ч а н и е. *O. ornata* по внутреннему строению наиболее близка *Turnerella mertensiana*, отличаясь от последней в первую очередь морфологией: формой пластины и наличием многочисленных пролификаций по ее краям, а иногда и по поверхности. От другого вида рода *Opuntiella* – *O. californica* она отличается, по-видимому, только отсутствием т.н. «жилок», проходящих от основания к вершине пластины, и степенью ее рассеченности (А. Зинова, 1972).

Род *Turnerella* Schmitz

История изучения и объем рода. Ф. Шмитц в 1889 г. основал род *Turnerella* (Schmitz, 1889), валидно опубликованный в его последующей работе (Schmitz in Engler et Prantl, 1897). Несколькими десятилетиями ранее А. Постельс и Ф. И. Рупрехт (Postels, Ruprecht, 1840) описали вид *Iridaea mertensiana*, к которому, как оказалось впоследствии, относятся представители сразу нескольких родов красных пластинчатых водорослей. Типовой образец *I. mertensiana* Ф. Шмиц в другой своей публикации отнес к описанному им роду *Turnerella* (Schmitz in Rosenvinge, 1893). Свое название этот род получил в честь известного альголога позапрошлого века Д. Турнера (D. Turner), внесшего большой вклад в инвентаризацию морской флоры водорослей-макрофитов.

Обсуждаемый род очень широко распространен в Северном полушарии и за всю историю его изучения было известно около 10 названий входящих в него видов, большинство из которых, однако, так или иначе были сведены в синонимы. В настоящее время внутри рода *Turnerella* известны валидные виды *T. mertensiana* (Postels et Ruprecht) Schmitz и *T. pennyi* (Harvey) Schmitz. Если первый в основном распространен в Северной Пацифике, то второй произрастает и в Северном Ледовитом, и Атлантическом океанах, и у берегов Европы и Северной Америки (South, Hooper 1972; Lee, 1980; Виноградова, 1995; и др.). Вид *T. septentrionalis* (Kjellman) Schmitz, образованный также Ф. Шмицем (Schmitz in Rosenvinge, 1893) на основе создания новой комбинации для *Kallymenia septentrionalis* Kjellman и

имевший узкий охотоморский ареал (Перестенко, 1994), в настоящее время по не совсем понятным причинам считается синонимом *T. pennyi* (Guiry, Guiry, 2013). От вида *T. mertensiana* *T. pennyi*, судя по всему, отличается только более мелкими размерами гонимобластов и меньшей толщиной пластины (Перестенко, 1994). Отметим, что последний признак, судя по нашим наблюдениям, весьма расплывчат, поскольку камчатские представители *T. mertensiana* также могут иметь очень тонкие пластины, как видно из представленного ниже описания.

Хотя вид *T. pennyi* (Harvey) Schmitz и указывается в настоящее время у берегов Камчатки, в Карагинском заливе на глубине 66 м (Жигадлова, Селиванова, 2004), но подробные сведения о нем не приводятся, поэтому проследить особенности развития этого вида не представляется нам возможным. Учитывая нечеткость анатомо-морфологических различий между *T. mertensiana* и *T. pennyi*, мы с долей сомнений относимся к присутствию последнего вида в прикамчатских водах и не приводим для него отдельного описания, хотя в изученном нами материале попадались тонкие растения *Turnerella* с мелкими гонимобластами. Ниже будет приведено описание только для типового вида рода *Turnerella* – *T. mertensiana*. Видимо, без проведения молекулярно-генетических исследований, затрагивающих растения из прикамчатских вод, не удастся выяснить окончательный статус входящих в этот род видов. В настоящее время, судя по литературным данным, молекулярным исследованиям подвергались только образцы *T. mertensiana* и *T. pennyi*, взятые из районов за пределами российских вод (Fredericq et al., 1996; Barbara et al., 2013).

В работе Л.П. Перестенко (1976), посвященной монографическому обзору обсуждаемого рода, по материалам из Охотского моря был описан еще один вид обсуждаемого рода – *T. glaphyra* Perestenko. Однако в опубликованной позже монографии она решила свести его в синонимы *T. septentrionalis* (Перестенко, 1994).

Кроме упомянутых выше видов, А.Д. Зиновой (1972) для Курильской флоры была описана *T. fusco-purpurea*. Основанием для создания нового вида послужило то, что изученные ею образцы отличались от типичных представителей *T. mertensiana* темно-пурпурной окраской слоевища, очень грубой

текстурой, структурой корового и подкорового слоев. Позже Л.П. Перестенко (1994) заключила, что *T. fusco-purpurea* является южнокурильской популяцией *T. mertensiana*, и таким образом, последний вид характеризуется значительной географической изменчивостью.

Turnerella mertensiana (Postels et Ruprecht) Schmitz

Schmitz, 1889 : 441. – *Iridaea mertensiana* Postels et Ruprecht, Постельс, Рупрехт, 1840 : 18, табл. 33. – Перестенко, 1976 : 44, рис. 2. – *T. fusco-purpurea* A. Zinova, Зинова, 1972 : 82, рис. 1. – *Callymenia reniformis* auct. non J. Agardh, Е. Зинова, 1940 : 70, пр. р. – *C. reniformis* f. *cuneata* auct. non. J. Agardh, Е. Зинова, 1954a : 386, пр. р.



Рис. 5.22 Внешний вид молодого растения *Turnerella mertensiana*

Зрелые гаметофиты в виде тонких пленчатых или грубых кожистых пластин, матовых или с легким блеском, 6–62 см высотой и 6,5–75 см шириной. Их толщина с возрастом меняется от 220 до 1100 мкм. Пластины могут быть цельными или рассеченными на многочисленные лопасти, с возрастом у них часто образуются перфорации. Форма пластин сидячая, округлая, овальная или

треугольная, у старых растений часто неопределенных очертаний. Края пластин ровные или волнистые, иногда складчатые. Лопасти образуются у пластины в результате ее неравномерного маргинального роста и разрывов.

Цвет растений бывает разных оттенков, от ярко красного, винно-красного, вишневого, слегка каштанового у молодых растений до темно-бордового или почти черного у самых старых. Иногда пластина по краям выцветает (рисунок 5.12). Прикрепляются к субстрату округлой подошвой до 0,5 см, иногда основание и подошва не выражены.

Сердцевина состоит из тонких переплетенных нитей, образованных палочковидными или нитевидными клетками $1-30 \times 20-86$ мкм, часто они располагаются антиклинально. Подкорка иногда выражена слабо, состоит из 2–4 слоев овальных или треугольных клеток $5-11 \times 10-16$ мкм, ближе к сердцевине – до 25 мкм в диаметре. Кора из 1–3 слоев пигментированных клеток размером $2-8 \times 5-10$ мкм, собранных в короткие нити. У фертильных растений кора и подкорка плотные, у стерильных эти слои прозрачные, тонкие. В коровом слое развиваются светопреломляющие железистые клетки грушевидной, овальной, округлой, треугольной или неправильной формы размером $12-50 \times 30-105$ мкм. Частота встречаемости, форма и размеры железистых клеток подвержены значительной индивидуальной изменчивости.

Гонимобласты до 1100 мкм в поперечнике, образуются в коровом слое по всей поверхности слоевища, начинают закладываться у края пластины. Карпогонная ветвь состоит из 4-х клеток $7-8,5 \times 10-18$ мкм, образуется в сердцевине; ауксиллярная клетка шаровидная, 12–15 мкм. Трихогина вытянутая, бутылочковидная, непрозрачная, пигментированная, 15×25 мкм. Клетки формирующихся вокруг гонимобласта питающих нитей мелкие, 5×8 мкм. Сперматангии 5×5 мкм, формируются на апикальных клетках коровых нитей, собраны в сорусы, обнаружены с одной стороны пластины. Карпоспоры красноватые, густо пигментированные, с толстыми прозрачными оболочками, иногда внутри одной споры происходит деление на несколько (рисунок 5.13 е). Тетраспорофиты не обнаружены.

Вид широко распространен в прикамчатских водах и повсюду является массовым. Он встречается в Японском, Охотском и Беринговом морях, у берегов восточной Камчатки, Курильских (Nagai, 1941) и Командорских островов (Е. Зинова, 1940, 1954 а, б; Перестенко, 1976, 1980, 1994; Виноградова и др., 1978; Гусарова, Семкин, 1986; и др.). За пределами российских вод *T. mertensiana* известна у берегов Японии – островов Хоккайдо, Хонсю (Okamura, 1914; Yoshida, 1998), Кореи (Lee, Kang, 2001), Алеутских островов (Прибылова, Шумагина, Кадьяк и др.), у материкового побережья Северной Америки от штата Аляска

(Linstrom, 1977; Scagel et al., 1989) до северных районов штата Вашингтон (Scagel, 1957; Dawson, 1961; Scagel et al., 1989).

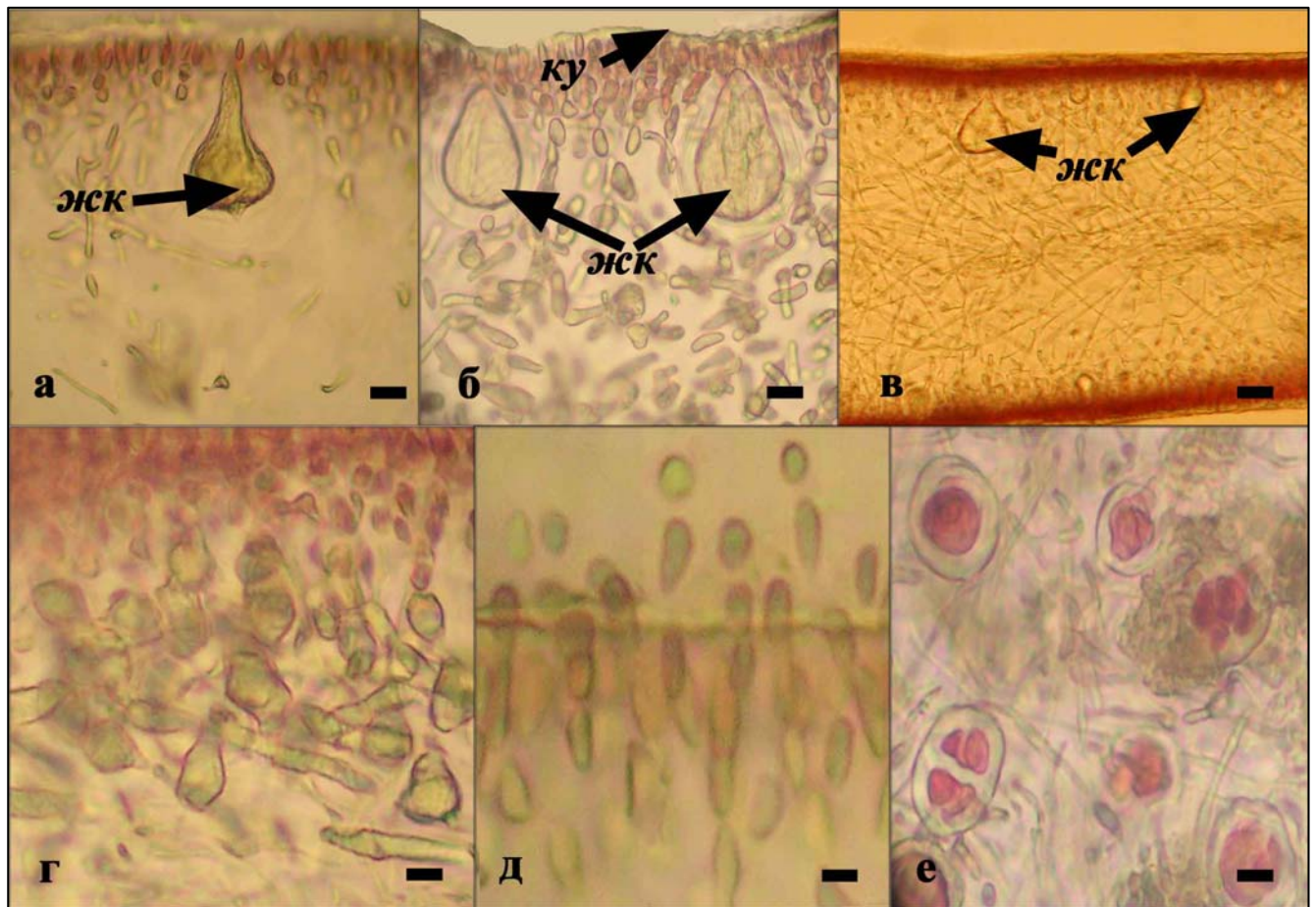


Рисунок 5.23 – Внутреннее строение *Turnerella mertensiana*: а, б, в – поперечные срезы стерильных пластин (масштаб 20, 15 и 50 мкм соответственно); г – формирование гонимобласта (масштаб 15 мкм); д – поперечный срез растения со сперматангиями (масштаб 10 мкм); е – карпоспорангии (масштаб 15 мкм). Условные обозначения: *к*с – карпоспорангии, остальные обозначения как на предыдущих рисунках

Изученные образцы. Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинский залив:
 Авачинская губа, Бабушкин Камень, 7 м, 21.05.2004, Н. Санамян, 2 ст, 2 ♀. – м/у м. Маячный и м. Жукова, литораль, скала, 21.05.2004, Н. Ключкова, А Кусиди, 1 ст., 1 ♂. – п-ов Завойко, скала, 25.05.1993, Н. Ключкова, 5 ♀. – б. Спасения, выбросы, 26.05.2005, Н. Писарева, 1 ст. – м. Казак, 6-7 м, 6.06.2008, Л. Матиевский, 13 ♀, 7 ст. – б. Безымянная, 2-4 м, 6.06.2008, Л. Матиевский, 5 ♀, 10 ст. – о. Старичков, 7-8 м, 10.06.2013, Н. Писарева, 7 ст. – б. Спасения, выбросы, 18.06.08, Н. Писарева, 1 ст. – б. Большая Лагерная, выбросы, 25.06.2001, А. Кусиди, 1 ♀. – м. Маячный, выбросы, 2.07.2008, Н. Писарева, 9 ♀, 2 ст. – б. Спасения, выбросы, 5.07.2004, Н. Ключкова, 2 ♂, 1 ♀, 5 ст. – Три Брата, 3-5 м, 18.07.1990, Н. Ключкова, 1 ст. – о. Старичков, напротив кекура Караульный, 7-9 м, 28.07.2004, Н. Санамян, 3 ♂, 2 ст. – б. Тихирка, выбросы, 29.07.2006, Н. Ключкова, 1 ♀. – б. Спасения, выбросы, 2.08.2004, Н. Писарева, 7 ♀, 1 ♂, 5 ст. – о. Старичков, 20 м, 17.08.2004, Н. Санамян, 1 ♂. – о. Старичков, 10-11 м, 22.08.2013, Н. Писарева, 2 ст. – б. Вилючинская, м. Зеленый, 5-6 м, 28.08.2013, Н. Писарева, 1 ст. – м. Безымянный, 6-8 м, 7.09.2004, Н. Санамян, 2 ♀, 3 ст. – б. Большая Лагерная, выбросы, 12.09.2007, Н. Писарева, 1 ♂. – б. Лиственичная, м. Пирамидный, 16-18 м, 12.09.2008, Н. Санамян, 6 ♂, 6 ст.; 18-20 м: 2 ♂. – б. Спасения, выбросы, 14.09.2004, Н. Писарева, 3 ♀, 1 ♂. – б. Малая Лагерная, выбросы,

30.09.2008, Н. Писарева, 2 ♀, 8 ст. – б. Спасения, выбросы, 9.10.2003, Н. Клочкова, Т. Королева, 8 ♀, 2 ст. – б. Спасения, выбросы, 15.10.2008, Н. Писарева, 2 ♀, 2 ст. – о. Старичков, 10 м, 18.10.2008, Н. Санамян, 4 ♀, 2 ст. – б. Спасения, скала, 20.10.2004, А. Буялова, 1 ♂. – б. Большая Лагерная, выбросы, 12.11.1990, Н. Клочкова, 1 ♀.

Залив Корфа: напротив п. Корф, песчаная коса, выбросы, 16.05.1999, Н. Клочкова, 4 ст.

Командорские острова: о. Беринга, м/у м. Входной Риф и м. Федоскино, выбросы, 25.06.2002, А. Кусиди, 2 ♀. – о. Медный, б. Гладковская, выбросы, 5.07.2004, Н. Писарева, 4 ♀, 3 ♂, 13 ст. – о. Беринга, близ с. Никольское, выбросы, 19.07.2003, А. Кусиди, 2 ♀. – о. Беринга, район р. Песчанка, выбросы, 22.07.2003, А. Кусиди, 3 ♀, 1 ст. – о. Беринга, м/у м. входной Риф и р. Каменка, выбросы, 23.07.2003, А. Кусиди, 3 ♀, 1 ♂, 5 ст. – о. Беринга, Орлов Камень, близ с. Никольское, выбросы, 11.08.2004, Н. Писарева, 11 ♀, 3 ♂, 2 ст. – о. Беринга, м. Толстый, выбросы, 13.08.2004, Н. Писарева, 1 ♀. – о. Беринга, от м. Половинного до м. Пасенюк, выбросы, 15.08.2004, Н. Писарева, 3 ст., 8 ♀. – о. Беринга, б. Буян, выбросы, 16.08.2004, Н. Писарева, 6 ♀, 1 ♂, 2 ст. – о. Беринга, б. Старая гавань, выбросы, Н. Писарева, 2 ♂. – о. Беринга, бб. Южная и Мелкая Чебоха, выбросы, 17.08.2004, Н. Писарева, 6 ♀, 1 ст.

Курильские острова: о. Онекотан, охотоморское побережье, трал, 400 м, 24.02.2000, В. Огородников, 2 ♀, 1 ст. – о. Парамушир, охотоморское побережье, трал, р. 1, ст. 2, 25.02.2000, В. Огородников, 2 ст. – о. Онекотан, 7 м, 5.09.1996, В. Огородников, 3 ст. – о. Зеленый, м. Краеугольный, галька, 12 м, 7.11.2002, В. Огородников, 1 ♀, 1 ст. – о. Танфильева, м. Болотный, скала, камень, 9 м, ноябрь 2002, В. Огородников, 1 ст.

П р и м е ч а н и е. Морфология *T. mertensiana* подвержена значительной возрастной, сезонной и географической изменчивости, в связи с чем легко предположить, что разные растения этого вида принадлежат разным видам. По внутреннему строению она, как уже говорилось выше, наиболее близка к *Opuntiella ornata* и *Schizymenia pacifica*, отличаясь от последней, по личному сообщению Л.П. Перестенко, более крупными клетками коры, а также отсутствием отверстия в коре над зрелым гонимобластом. По нашим наблюдениям, анатомия у этого вида также подвержена индивидуальной и географической изменчивости, что подтверждает данные Л.П. Перестенко, которая наблюдала у *T. mertensiana* разное строение карпогонных ветвей в разных частях ареала (Перестенко, 1976).

Порядок Halymeniales Saunders et Kraft

Семейство Halymeniaceae Bory

Род *Neoabbottiella* Perestenko

История изучения и объем рода. Род *Neoabbottiella* впервые был описан Л.П. Перестенко (1975) под названием *Abbotia*. Единственный входящий в него вид получил название *Abbotia araneosa* Perestenko. Видовой эпитет отражал

важный морфологический признак зрелых женских растений – расположение гонимобластов в виде многолучевых звездочек, образующих паутинистый узор. Отметим, что этот уникальный признак не свойствен ни одному из представителей других родов Rhodophyta. Особенностью внутреннего строения *A. araneosa* являлось наличие в сердцевине более или менее крупных светопреломляющих игловидных или звездчатых клеток, заметно отличающихся от таковых у представителей пластинчатых водорослей других родов. Своеобразными у описанного вида нового рода были и коровые нити.

Позднее Л.П. Перестенко обнаружила, что данное ею родовое имя *Abbotia* является более поздним омонимом и ранее было использовано для описания одного из родов цветковых растений из семейства Juncaginaceae C.S. Rafinesque (1836). В связи с этим она дала роду новое название – *Abbottia* (Перестенко, 1977). Однако, и это имя уже было использовано при описании рода семейства Rubiaceae F. von Müller (1875). Поэтому название рода было переименовано на *Neoabbottiella* (Перестенко, 1982).

В 1982 г. американская исследовательница И.А. Эбботт, в честь которой был назван обсуждаемый род, по результатам изучения присланного ей курильского образца *A. araneosa* предложила отнести этот вид к роду *Neodilsea* (Abbott, 1982) и на этом основании оформила новую номенклатурную комбинацию *Neodilsea araneosa* (Perestenko) Abbott (= *Abbotia araneosa* Perestenko).

Л.П. Перестенко (1982) с мнением И.А. Эбботт не согласилась, отметив, что, несмотря на определенную близость внутренней организации *N. araneosa* и представителей рода *Neodilsea*, она заметно отличается от них строением женской генеративной системы. С. Линдстром (Lindstrom, 1985), изучившая голотип и другие образцы *N. araneosa* из гербария Ботанического института, поддержала точку зрения Л.П. Перестенко. В своей статье она отметила, что при изменении родового имени *Abbottia* на *Neoabbottiella* Л.П. Перестенко не оформила в соответствии с правилами ботанической номенклатуры новую номенклатурную комбинацию для вида *N. araneosa* и, устранив это нарушение, обозначила себя автором вида *Neoabbottiella araneosa* (Perestenko) Lindstrom.

Определяя семейственную принадлежность *N. araneosa*, Л.П. Перестенко (1975) с определенной долей сомнений поместила ее в семейство Dilseaceae, входившее в ту пору в порядок Cryptonemiales, тогда как И.А. Эбботт (Abbott, 1982) включила его в семейство Dumontiaceae. С. Линдстром (Lindstrom, 1985) на основании строения у представителя рода *Neoabbottiella* карпогонной и ауксиллярной систем отнесла его к сем. Cryptonemiaceae порядка Gigartinales.

В главе 1 мы уже упоминали, что в научной литературе конца прошлого века представления о валидности и таксономическом положении семейств Dumontiaceae и Cryptonemiaceae неоднократно менялись. Некоторые исследователи указывали на однообразие процессов формирования клеткослияний и участия в них карпогонной и ауксиллярной систем у семейств Cryptonemiaceae и Dumontiaceae (Hommersand, Ott, 1970; Chiang, 1970; Перестенко, 1975). В последние годы Cryptonemiaceae, в качестве валидного семейства в таксономической системе Rhodophyta уже не выделяют.

Что касается рода *Neoabbottiella*, то он в настоящее время, согласно международной информационной сводке www.algaebase.org, которой мы придерживаемся в данной работе, принадлежит к типовому семейству порядка Halymeniales – Halymeniaceae (Guiry, Guiry, 2013).

Род *Neoabbottiella* до сих пор считался монотипическим. При изучении коллекции багрянок, собранных в российских водах Дальнего Востока, мы обратили внимание на необычные пластинчатые водоросли, у которых расположение гонимобластов и внутреннее строение в целом соответствовало признакам рода *Neoabbottiella*. Однако рядом анатомо-морфологических признаков они заметно отличались от его единственного представителя *N. araneosa*. Сравнительное изучение этих растений показало, что обсуждаемый род включает не один, как это было известно ранее, а три вида. В настоящей работе приводится ключ для определения видов, их описание, а также обсуждаются отличия рода *Neoabbottiella* от других родов пластинчатых багрянок из альгофлоры российского Дальнего Востока.

Ключ для определения видов рода *Neoabbottiella*

I. Зрелые пластины округлые или с неглубокими округлыми лопастями. Гонимобласты расставленные, достигают 280 мкм в максимальном поперечнике, выступают над поверхностью пластины, образуют отчетливый паутинистый узор в виде звездочек с лучами из 4–10 гонимобластов. Светопреломляющие клетки встречаются часто.

1. Звездочки из гонимобластов располагаются на значительном отдалении друг от друга, обычно не сливающиеся. После высыпания карпоспор на их месте образуются отдельные крупные перфорации. Гонимобласты, не участвующие в формировании узора, располагаются между звездочками без особого порядка..... *N. decipiens*

2. Звездочки из гонимобластов сближенные, сливающиеся в сплошной паутинистый узор на поверхности пластины. В его формировании участвуют все гонимобласты. После высыпания карпоспор в фертильной части пластины появляются множественные мелкие сливающиеся перфорации *N. araneosa*

II. Пластины в любом возрасте глубоко рассеченные на линейно-клиновидные лопасти. Гонимобласты тесно сближенные, до 155 мкм в максимальном поперечнике, не выступают над поверхностью пластины, отчетливый паутинистый узор не образуют. Звездочки, если имеются, с лучами из 2–4 гонимобластов. Светопреломляющие клетки встречаются редко..... *N. valentinae*

Neoabbottiella araneosa (Perestenko) Lindstrom

Lindstrom, 1985 : 264. – *Neoabbottiella araneosa* (Perestenko) Perestenko Перестенко, 1982 : 30. – *Abbotia araneosa* Перестенко, 1975 : 1686.

Зрелые пластины винно-красного или красновато-каштанового цвета, иногда по краю почти черные, 8–30 см высотой, 7–50 см шириной. Толщина в стерильных участках у основания 190–650 мкм, 200–600 мкм по краю у стерильных растений и до 820 мкм у фертильных.

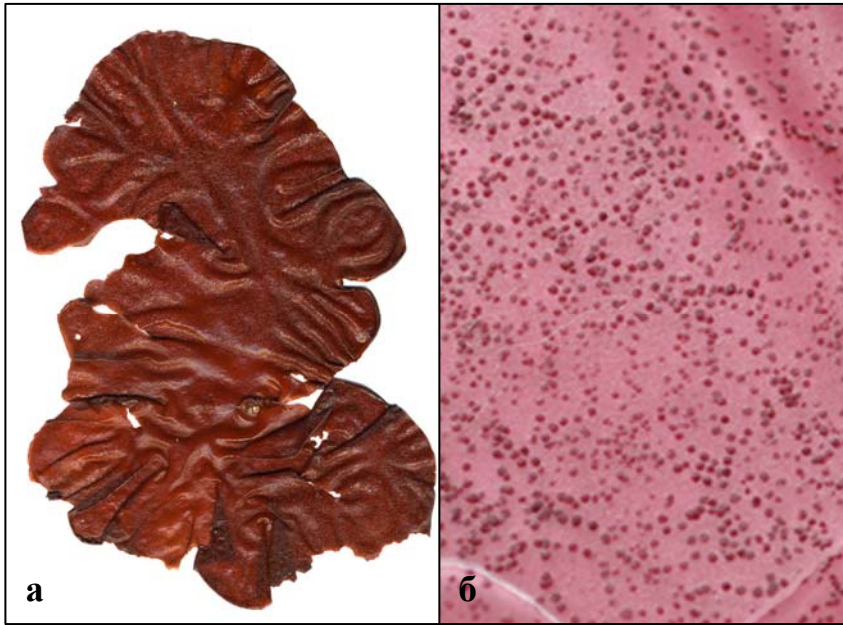


Рис. 5.24 Внешний вид *Neoabbottiella araneosa*; **а** – зрелое растение; **б** – увеличенный фрагмент растения с гонимобластами

Молодые пластины цельные, округлой, клиновидной или неправильной формы. С возрастом у них образуются складки и перфорации, округлые или клиновидные лопасти. Края пластин часто округлые, ровные или волнистые, иногда с пролиферациями.

Основание пластин узкоклинновидное или сердцевидное. Прикрепляются подошвой с коротким плоским стволиком. Иногда основание не выражено и стволик отсутствует. Поверхность сухих зрелых растений матовая, грубая, молодых – гладкая, с легким блеском. Сердцевина состоит из антиклинальных и периклинальных нитей, образованных собранными в цепочки палочковидными клетками $2-9 \times 10-67$ мкм, имеющими прозрачные оболочки. Светопреломляющие клетки встречаются очень часто, имеют разную форму и размеры. Одни из них длинные игловидные $2-25 \times 30-275$ мкм или короткие булавовидные, $5-10 \times 17-30$ мкм, другие дендровидные, $3-13 \times 18-225$ мкм или звездчатые $4-20$ мкм в поперечнике, с длинными лучами $30-250$ мкм. Сердцевина в основании пластины плотная, по краю и в фертильных участках более рыхлая. Подкорка выражена слабо, состоит из 1–2 слоев овальных клеток. Их поперечник у разных растений меняется от 4 до 13 мкм. При этом клетки внешнего и внутреннего слоев подкорки имеют почти одинаковые размеры. Кора не покрыта кутикулой, образована нитями из 3–6 клеток $2-8 \times 2-10$ мкм, имеющих утолщенные слизистые оболочки.

Ауксиллярные ветви разветвленные, изогнутые, состоят из 8–11 клеток, боковые ответвления образованы 1–4 клетками. Зрелые гонимобласты $125-215 \times 130-280$ мкм, округлые или бесформенные, погружены в сердцевину, имеют выпуклый,

заметно возвышающиеся над поверхностью пластины перикарп. Выходное отверстие над перикарпом не образуется. Гонимобласты формируются с обеих сторон пластины, покрывают всю ее поверхность, кроме основания. Они располагаются по пластине группами, имеющими вид многолучевых звездочек и формируют на ее поверхности паутинистый узор. Зрелые карпоспоры $8\text{--}22 \times 10\text{--}35$ мкм, округлые или неправильной формы, густо пигментированы. Спермации и тетраспорангии не обнаружены.

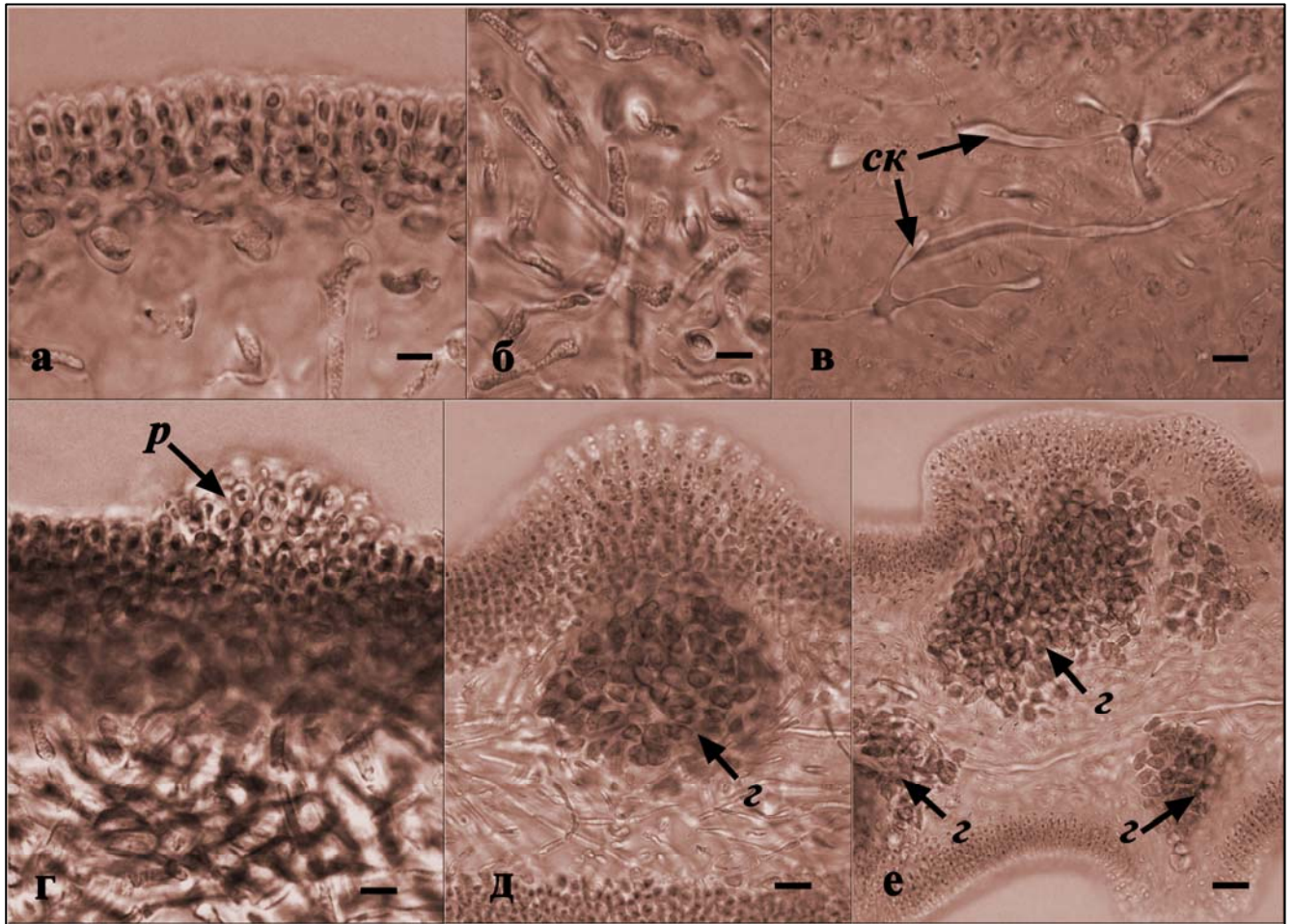


Рисунок 5.25 – Внутреннее строение *Neoabbottiella araneosa*: а, б, в – поперечные срезы стерильных растений (масштаб 15, 12 и 30 мкм, соответственно); г, д, е – поперечные срезы гонимобластов (масштаб 15, 25 и 30 мкм, соответственно). Закладка перикарпа (г); односторонний (д) и двусторонние (е) гонимобласты. Условные обозначения: з – гонимобласт, п – перикарп, ск – светопреломляющая клетка

Распространен в Японском море, у о. Сахалин (Ключкова, 1996), у Малых и Северных Курильских (Перестенко, 1975) и Командорских островов (Selivanova, Zhigadlova, 1997), у юго-восточного побережья Камчатки (Перестенко, 1994; Ключкова, Березовская, 1997).

Изученные образцы. **Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинский залив:** о. Старичков, 14-16 м, 5.08.2009, Н. Санамян, 1 ♀. – м. Безымянный, 14-15 м, 13.08.2013, Н. Писарева, 3 ♀, 7 ст. – о. Старичков, 18 м, 19.08.2008, Н. Санамян, 8 ♀, 4 ст.* – о. Старичков, 20-22 м, 2.08.2012, Н. Санамян, 2 ст. – о. Старичков, 21-24 м, валуны, 15.08.2012, Н. Санамян, А. Рябец, 1 ♀, 1 ст. – о. Старичков, 22 м, 2.10.2012, Н. Санамян, 2 ♀, 2 ст. – о. Старичков, 21 м, 18.10.2008, Н. Санамян, 7 ст.

Курильские острова: о. Симушир, 08.1980, выбросы, сб. неизвестен, 2 ♀. – о. Симушир, б. Малая, р. 16, ст. 102, 25 м, валуны, 6.09.1967, сб. неизвестен, 1 ♀.

Охотское море: Р-н м. Александра, 70 м, трал, 7.06.1972, А. Потехина, 3 ♀.

Японское море: Северное Приморье, ст. 364, 18-21 м, 9.06.1986, сб. неизвестен, 2 ♀, 4 ст. – Северное Приморье, ст. 371, 24 м, 27.06.1985, сб. неизвестен, 2 ♀. – Северное Приморье, ст. 813, 14 м, 17.07.1985, сб. неизвестен, 2 ♀.

П р и м е ч а н и е. *N. araneosa* по морфологии наиболее близка к *N. decipiens*. Однако у последней фрагменты паутинистого узора, образованные на поверхности пластины звездочками из гонимобластов, дистанцированы друг от друга и окружены «кольцом» гонимобластов, в то время как у *N. araneosa* паутинистый узор из гонимобластов более равномерный и его фрагменты сливаются в единый узор. Кроме того, виды отличаются частотой встречаемости звездчатых светопреломляющих клеток: у *N. araneosa* они часты, а у *N. decipiens* – редки.

Neoabbottiella valentinae Klochkova et Pisareva sp. nov.

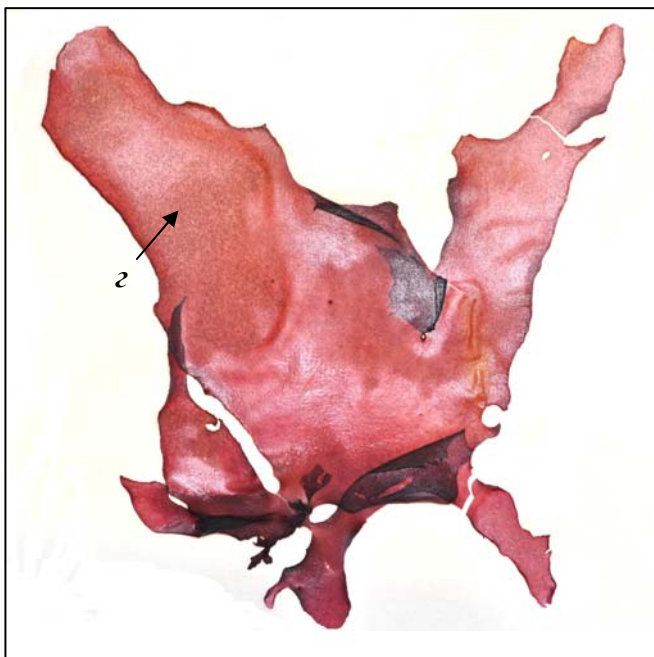


Рис. 5.26 Внешний вид *Neoabbottiella valentinae*; z – участки с гонимобластами на поверхности

Зрелые пластины красновато-каштанового или светло каштанового цвета, выпцветающие, 10–25 см высотой, 8–20 см шириной. Толщина в стерильных участках 275–450 мкм у основания, 215–350 мкм по краю и до 550 мкм в местах развития гонимобластов. Пластины широко клиновидной или неправильной формы, часто до самого основания рассечены на несколько линейно-клиновидных лопастей.

Края пластин ровные или волнистые, слегка зазубренные. Основание пластин вытянутое, узкоклиновидное или сердцевидное, прикрепляется подошвой на коротком плоском стволике. Поверхность сухих растений гладкая, с легким блеском. Сердцевина состоит из тонкостенных палочковидных клеток $2-8 \times 12-65$ мкм, собранных в цепочки и образующих антиклинальные и периклинальные нити.

Светопреломляющие клетки тонкие игловидные, $2-3 \times 38-60$ мкм или дендровидные, изогнутые, $4-5 \times 115-144$ мкм, встречаются редко. Сердцевина в основании плотная, по краю и в фертильных участках – более рыхлая. Подкорка состоит 1–2 слоев крупных овальных клеток $8-12 \times 13-20$ мкм и 2–4 рядов более мелких овальных клеток, уменьшающихся к поверхности пластины, $5-11 \times 10-15$ мкм. Кора состоит из 4–5 слоев вытянутых, очень мелких клеток, $2-6 \times 4-8$ мкм. Ее клетки не образуют вертикальных нитей. Фертильные участки пластины не покрыты кутикулой, у стерильных она иногда просматривается.

Ауксиллярные ветви у изученных растений из 8–11 клеток $5-8 \times 8-10$ мкм. Карпогонные ветви (обнаружены только в начальном периоде развития), изогнутые, состоят из четырех уплощенных клеток. Терминальная клетка карпогонной ветви 6×9 мкм, нижележащие – $2-4 \times 4,5-11$ мкм. Зрелые гонимобласты неправильно-округлой формы, погруженные, без перикарпа, $85-128 \times 100-155$ мкм, образуются на границе подкорки и сердцевины. При созревании гонимобластов кора становится вогнутой и в ней на месте выхода карпоспор образуются выходные отверстия. Гонимобласты развиваются с обеих сторон пластины, покрывают всю ее поверхность, кроме основания. Они имеют относительно одинаковые размеры, располагаются без особого порядка, изредка формируя подобие звездочек, немногочисленные лучи которых состоят из 2–4 гонимобластов и нередко располагаются несимметрично. Отчетливый паутинистый узор отсутствует. Зрелые карпоспоры неправильной формы, разноразмерные, $6-15 \times 10-38$ мкм, слабо пигментированные. Спермации 5–6 мкм в поперечнике, развиваются по 2 на несущей их материнской клетке. Изученные растения однодомные, у некоторых обнаружены только женские репродуктивные органы. Тетраспорангии не обнаружены.

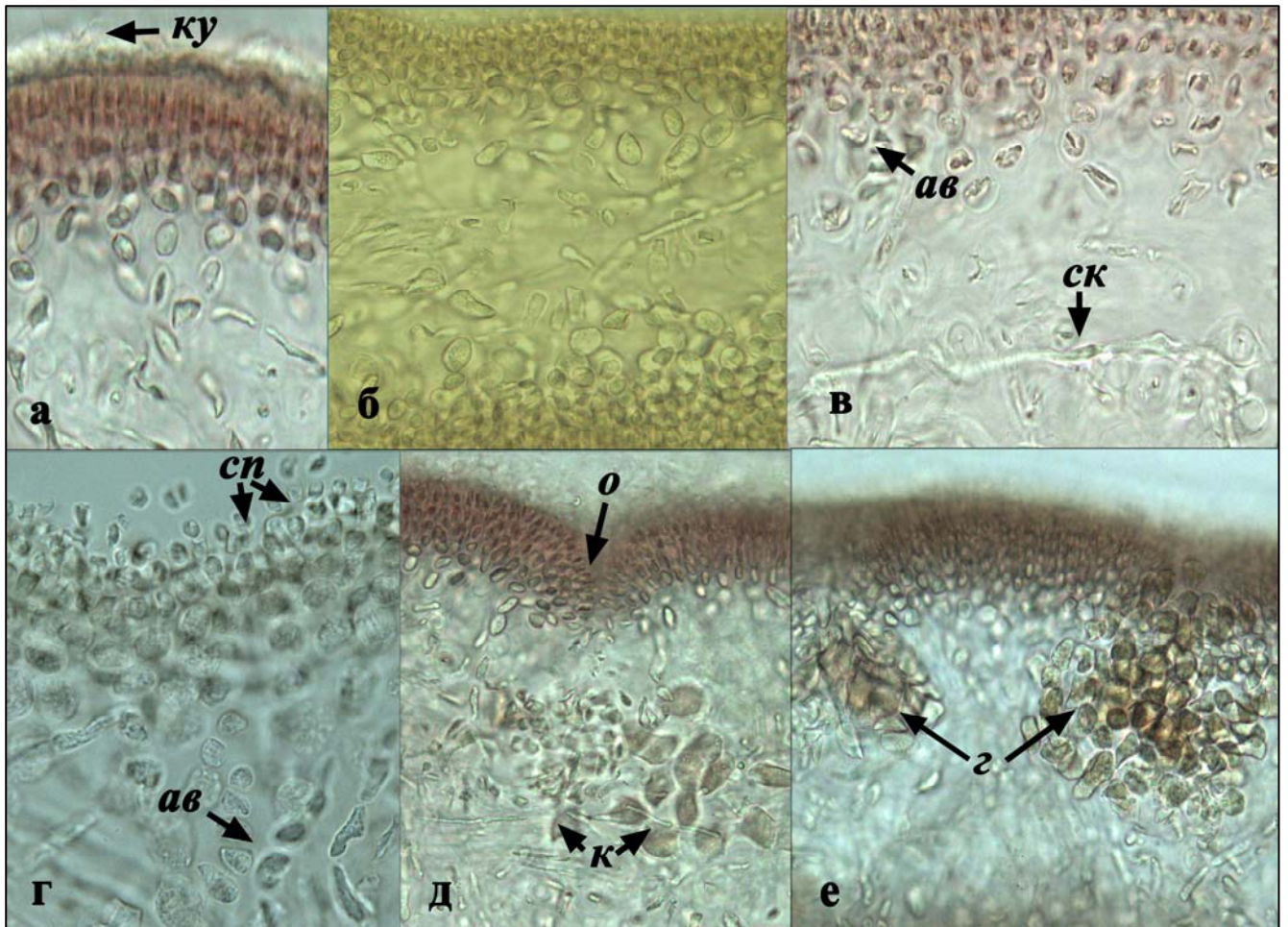


Рисунок 5.27 – Внутреннее строение *Neoabbottiella valentinae*: а, б – поперечные срезы стерильных растений (масштаб 12 и 20 мкм, соответственно); в – светопреломляющая дендровидная клетка на поперечном срезе фертильного растения (масштаб 15 мкм); г, д, е – поперечные срезы фертильных растений (масштаб 12, 15 и 12 мкм, соответственно). Поперечный срез однодомного растения (г); поперечные срезы гонимобластов (д, е). Условные обозначения: ав – ауксиллярная ветвь, ку – кутикула, к – карпоспоры, г – гонимобласт, о – отверстие над гонимобластом, ск – светопреломляющая клетка, сп – спермации

Вид обнаружен нами у юго-восточного побережья Камчатки, у Курильских островов и в Амурском заливе Японского моря.

П р и м е ч а н и е. *N. valentinae* хорошо отличается от других представителей рода цветом и глубоким рассечением пластины в любом возрасте, отсутствием паутинистого узора, а также отсутствием перикарпа.

Тип: юго-восточная Камчатка, Авачинский залив, б. Спасения, литораль, 02.08.2004, Н.А. Писарева; хранится в гербарии БИН РАН им. В.Л. Комарова, г. Санкт-Петербург.

Этимология вида. Вид назван в честь д.б.н. В.А. Березовской, изучавшей экологическое состояние макрофитобентоса Авачинской губы.

Изученные образцы. **Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинский залив:** б. Спасения, средний горизонт литорали, на камнях, 2.08.2004, Н. Писарева, 6 ♀ и 2 однодомных. – б. Спасения, средний горизонт литорали, на камнях, 26.05.2005, Н.Писарева, 2 однодомных. – б. Спасения, средний горизонт литорали, на камнях, 2.08.2012, Н. Писарева, 2 ♀. – б. Спасения, выбросы, 15.10.2008, Н. Писарева, 1 ♀.

Курильские острова: о. Парамушир, р. Кохшаюри, охотское побережье, литораль, скала, 11.08.1999, В. Огородников, 1 ♀, 2 однодомных.

Японское море: Амурский залив, набережная г. Владивостока, 1 м, 29.07.1949, Е. Кардакова, 2 ♀.

Neoabbottiella decipiens Klochkova et Pisareva sp. nov.

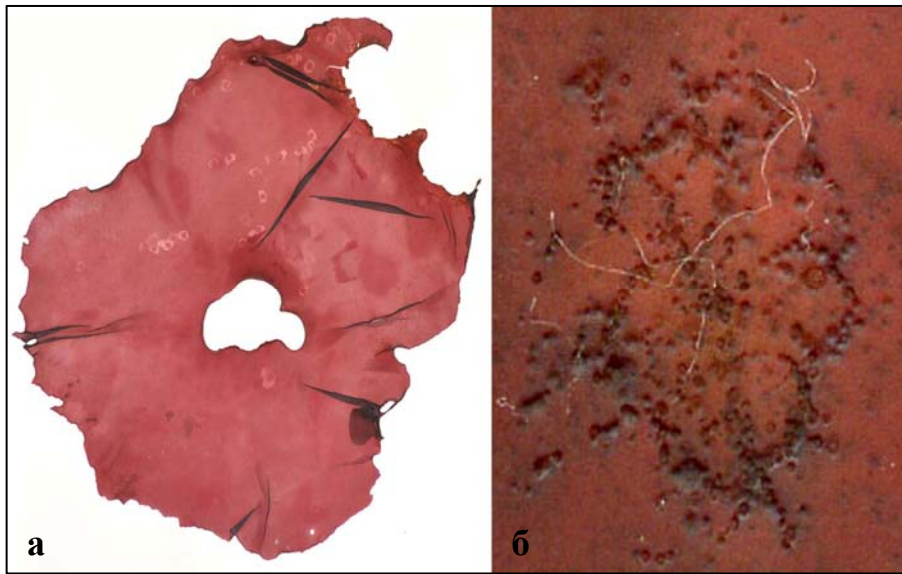


Рис. 5.28 Внешний вид *Neoabbottiella decipiens*: **а** – молодое растение; **б** – увеличенный фрагмент растения с гонимобластами

Зрелые пластины красновато-каштанового или коричнево-каштанового цвета, выцветающие, 9–35 см высотой, 10–55 см шириной, толщиной в стерильных участках 350–1000 мкм в основании, 210–700 мкм по краю и до 1000 мкм в местах развития гонимо-

бластов. Молодые пластины округлые, лопастные или неправильной формы. С возрастом они рассекаются на лопасти клиновидной или неправильной формы, иногда достигающие до самого основания. Как молодые, так и зрелые растения имеют перфорации. Основание пластин ширококлиновидное или сердцевидное, иногда не выражено. Края пластин неровные, волнистые или складчатые, по краю редко образуются пролиферации. Прикрепляется подошвой. Поверхность сухих растений матовая, гладкая, пленчатая у молодых растений или грубая, морщинистая у старых.

Сердцевина состоит из антиклинальных и периклинальных нитей, образованных палочковидными или изогнутыми клетками $2-8 \times 12,5-90$ мкм. В основании пластины она более или менее плотная, в средней части и по краю становится рыхлой. Светопреломляющие клетки имеют разную форму. Чаше встречаются короткие булавовидные, $9-15 \times 20-52$ мкм, и длинные игловидные, $3-10 \times 60-232$ мкм. Звездчатые светопреломляющие клетки $4-12$ мкм в поперечнике, с корот-

кими лучами 2–40 мкм длиной, встречаются редко. Подкорка выражена слабо, из 2–3 слоев клеток. На границе с сердцевинной она образована 1 слоем овальных или треугольных клеток 7,5–10×7,5–15 мкм, на границе с корой – овальные клетки в 1–2 слоя, 4–8×5–10 мкм. Кора образована нитями из 3–5 слоев овальных или округлых клеток, 4–8×4–8,5 мкм, имеющих утолщенные слизистые оболочки. Фертильные участки пластины не покрыты кутикулой, над стерильными она иногда просматривается.

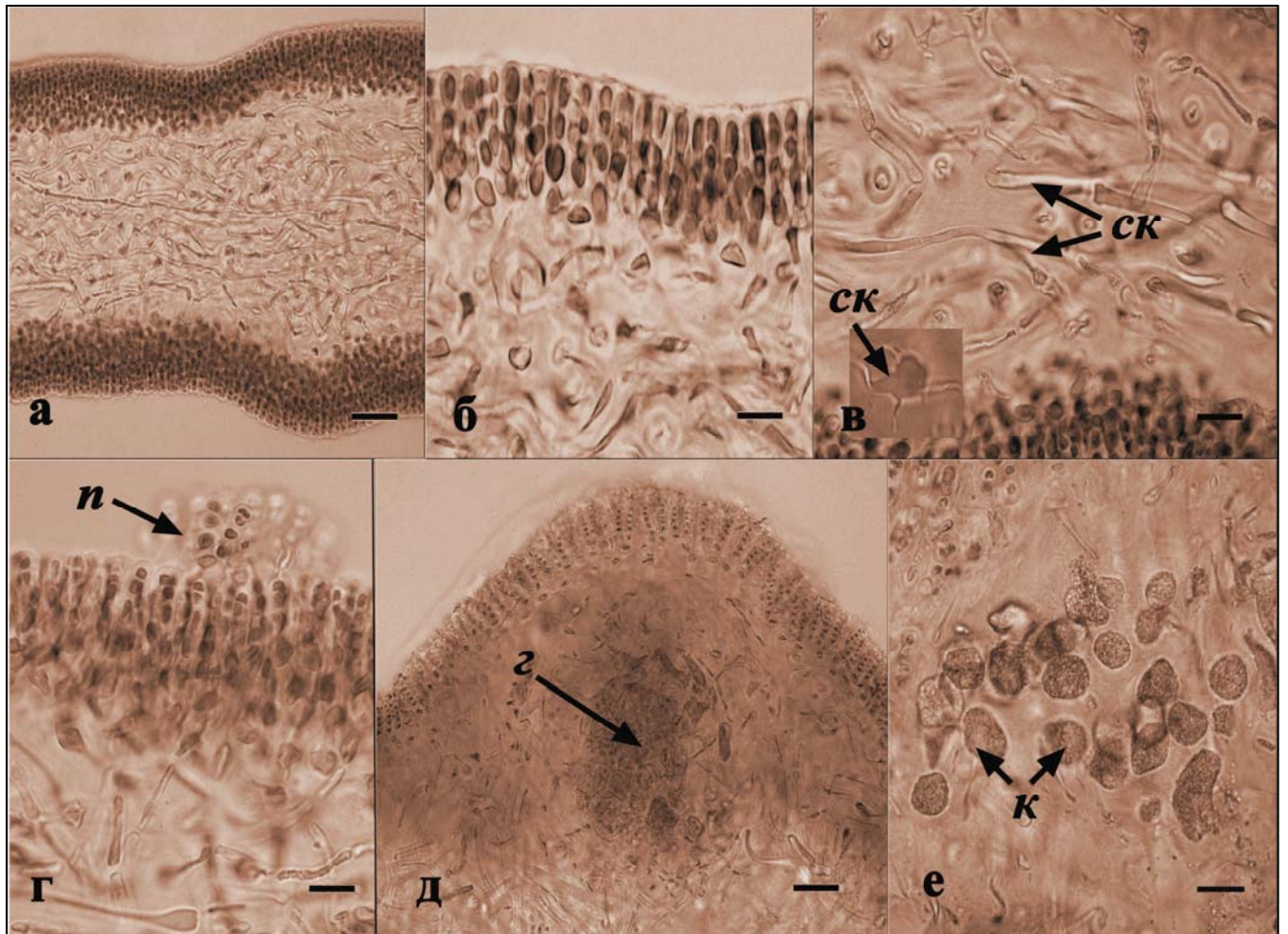


Рисунок 5.29 – Внутреннее строение *Neoabbottiella decipiens*: а, б, в – поперечные срезы стерильных растений (масштаб 60, 20 и 15 мкм, соответственно); г – закладка перикарпа (масштаб 30 мкм); д – зрелый гонимобласт (масштаб 50 мкм); е – зрелые карпоспоры (масштаб 25 мкм). Условные обозначения, как на предыдущих рисунках

Карпогонные и ауксиллярные ветви не обнаружены. Зрелые гонимобласты 150–200×200–250 мкм, вытянутые или бесформенные, погружены в сердцевину, имеют выпуклый перикарп без отверстия, возвышающийся над поверхностью пластины. При созревании гонимобластов выходные отверстия не образуются. Крупные гонимобласты развиваются группами, имеющими вид многолучевых

звездочек, дистанцированных друг от друга. Между крупными гонимобластами без особого порядка располагаются более мелкие. Зрелые карпоспоры 13–30×20–40 мкм, неправильной формы или округлые, густо пигментированы, красного цвета. Они имеют способность прорасти *in vitro*. После высвобождения карпоспор участки пластины, несущие звездочки, разрушаются и на их месте формируются крупные перфорации, соответствующие размеру звездочки. Спермации и тетраспорангии не обнаружены.

Вид обнаружен нами у юго-восточного побережья Камчатки, в Авачинском заливе.

П р и м е ч а н и е. *N. decipiens* отличается от других представителей рода более темным, коричневатым цветом пластины, а также признаками, указанными в описаниях первых двух видов.

Тип: юго-восточная Камчатка, Авачинский залив, о. Старичков, гл. 15-16 м, 07.11.2008, Н.П. Санамян; хранится в гербарии БИН РАН им. В.Л. Комарова, г. Санкт-Петербург.

Изученные образцы. **Юго-восточное побережье Камчатки. Авачинский залив:** о. Старичков, 15-16 м, 10.06.2013, Н. Санамян, 2 ст. – о. Старичков, камни, 15-16 м, 21.06.2013, Н. Писарева, 4 ст. – о. Старичков, 7 м, 24.06.2009, Н. Санамян, 2 ст. – м. Раздельный, м/у бб. Жировая и Вилучинская, 6-7 м, 9.07.2012, А. Рябец, 1 ст. – о. Старичков, камни, 15-16 м, 17.07.2012, А. Рябец, 3 ♀. – о. Крашенинникова, 8-9 м, 23.07.2013, Н. Писарева, 1 ♀, 2 ст. – б. Безымянная, 7 м, 16.09.2011, Н. Санамян, 3 ст. – о. Старичков, валуны, 7.11.2008, Н. Санамян, 15-16 м: 2 ♀, 8 ст.; 9-10 м: 6 ♀, 3 ст.

Этимология вида. От слова «обманчивый», т.е. вид, очень похожий на другой. В названии вида учтены особые характеристики расположения по пластине гонимобластов.

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

Как уже говорилось в предыдущих главах, недостаточность сведений по биологии развития водорослей, их сезонной и возрастной изменчивости часто приводит к тому, что разновозрастные образцы одних и тех же видов, собранные в разное время года, могут иметь большую перекрываемость признаков, и наоборот представители разных видов в определенные периоды своего развития могут быть столь похожими, что их легко принять за один вид. Это относится не только к красным, но и к бурым водорослям (Королева, 2004; Кусиди, 2007). Но особенно это касается пластинчатых багрянок.

Мы неоднократно подчеркивали, что систематика красных водорослей во многом основана на различиях строения генеративных структур. Поэтому сведения о периодах их созревания и спороношения разных багрянок необходимы для целенаправленного сбора материала для таксономических исследований. Данные о морфогенезе и биологии развития багряных водорослей, кроме того, необходимы для организации промысла видов, имеющих определенную хозяйственную ценность.

Биология развития красных водорослей дальневосточных морей России в настоящее время остается малоизученной или вовсе неизученной. До наших исследований практически не изучались сроки жизни гаметофитных поколений пластинчатых багрянок в прикамчатских водах и в целом в водах дальневосточных морей России. Все сведения по биологии других видов багрянок российских морей касались в основном промысловых и потенциально промысловых видов-агарофитов, обитающих в Приморье (Макиенко, 1980; Титлянов и др., 1993; Чербаджи, Титлянов, 1998; и др.) или же в Белом и Баренцевом морях – *Palmaria palmata*, *Ahnfeltia plicata*, *Odonthalia dentata* и др. (Кузнецов, 1953; Шошина, 1989, 1990а, б, в, 1998а, б, 2001; Кузнецов, Шошина, 2003). Для остальных видов багрянок сведения о биологии ограничивались отрывочной информацией в описаниях видов о нахождении репродуктивных структур и иногда о сроках размножения в работах, упомянутых нами в предыдущих главах.

За пределами российских вод вопросы биологии багрянок изучались более полно. Сведения, касающиеся биологии пластинчатых багряных водорослей раз-

ных районов Мирового океана, содержатся во многих работах зарубежных исследователей, перечисленных в предыдущих главах, и других (Dixon, 1973; Cole, Sheath, 1990; DeCew et al., 1992; Hommersand et al., 1992; Womersley, 1994; Baweja, Sahoo, 2002; Vergés, Rodriguez-Prieto, 2006; и др.). Однако вопросам сезонного и возрастного развития изученных нами представителей красных пластинчатых водорослей в этих исследованиях уделено не так уж много внимания. Так, в ходе изучения видов рода *Constantinea* в американском секторе Тихоокеанского бассейна была определена стратегия их сезонного развития (Abbott, 1968; Linstrom, 1981) и установлена продолжительность жизни. Оказалось, что *C. rosa-marina* у берегов Северной Америки может вегетировать до 18 лет, *C. simplex* – до 20, а *C. subulifera* – до 12 лет (Lindstrom, Scagel, 1987). Согласно работам Х. Принтца (Printz, 1926) и С. Лунда (Lund, 1959), созревание женских растений у *Turnerella pennyi* длится в течение одного-двух лет. Вопросы биологии других изученных нами видов не попали в поле зрения зарубежных исследователей в связи с их эндемичным распространением, ограниченным российскими водами.

Проведенные нами исследования показали, что изученные виды красных водорослей имеют общие черты биологии развития. При этом они отличаются морфогенезом, продолжительностью жизни, половой структурой популяций, разным количественным развитием полового и бесполого поколений (Писарева, 2006б, 2009; Ключкова, Писарева, 2009а, б; Писарева, Ключкова, 2008а, б, в; 2013в). На примере массовых видов мы изучили особенности их возрастной и сезонной изменчивости (Писарева, 2006а; Ключкова, Писарева, 2008). Все эти сведения из наших публикаций дополнены данными последних лет и приведены ниже. Отметим, что объективные сложности, связанные с невозможностью круглогодичного отбора проб глубоководных багрянок, трудностями их идентификации и редкой встречаемостью некоторых видов у юго-восточной Камчатки не позволили нам в полной мере проследить здесь динамику их сезонного и возрастного развития. Мы можем лишь говорить о сезонных изменениях морфологии и анатомии, особенностях возрастной и экологической изменчивости, надеясь в дальнейшем продолжить изучение биологии этих интересных видов.

6.1. Возрастная изменчивость

Проблемы определения возраста багрянок, как и других групп водорослей, до конца не решены, хотя этот вопрос затрагивается во многих работах (Printz, 1926; Rosenvinge, 1931; Калугина-Гутник, 1975; Шошина, 1983, 1990 а, б, в, 2001; Возжинская, Камнев, 1994; и др.). Как отмечает в своей докторской диссертации Е.В. Шошина (2001), методика определения возраста растений всегда должна учитывать конкретные экологические условия, в которых они находятся.

У одних представителей красных водорослей хорошо выражены регистрирующие структуры, позволяющие достаточно точно определять возраст растений, у других таковые отсутствуют. Как правило, легче установить возраст у видов с кустистой морфологией, чем с пластинчатой. Для определения возраста видов рода *Constantinea*, имеющих кустистую морфологию, нами подсчитывалось количество междоузлий у материнского стволика, поскольку при длительном созревании органов размножения у представителей этого рода в течение года образуется только одна щитовидная пластинка, при последующем разрушении которой после спороношения на стволике остается узел-рубец.

Определить возраст у видов, регистрирующие анатомо-морфологические структуры которых выражены слабо или не выражены совсем, довольно трудно. Так, приблизительный возраст *Turnerella mertensiana* и *Kallymeniopsis lacera* лучше всего определяется в весеннее или позднее осеннее время, когда растения претерпевают значительные морфогенетические изменения за счет рассечения пластин, активизации меристемы и формирования сеголетних пластинчатых выростов. О возрасте свежих образцов можно судить по цвету и текстуре. Особенно сильно эти признаки изменяются у *T. mertensiana*.

Выше, в главе «Материалы и методы», мы говорили, что деление по возрастам *T. mertensiana* мы производили на основе различий в окраске, толщине и текстуре пластин, учитывая также размеры растений. С помощью этих признаков особенно хорошо на возрастные группы подразделялись образцы

весенних сборов (в которых четко можно было выделить три группы растений). Растения из летних и осенних сборов вида, хотя и менее отчетливо, также можно было поделить на эти группы. Одни из них (как мы предполагаем – первого года жизни) обладали тонкой, складчатой пластиной ярко-розового цвета и были всегда стерильными. Другие имели более твердую, крепкую и в свежем состоянии скрипучую на ощупь пластину. Их окраска была более насыщенной, пурпурной, при этом пигментация у них часто была неравномерной. У представителей этой группы в мае уже имелись органы размножения. К третьей группе мы относили растения с более толстыми, мягкими на ощупь, не скрипучими, темно-красными пластинами. Иногда пластины были наоборот, очень жесткими, и почти всегда сильно обтрепанными. В высушенном состоянии некоторые из них, возможно, самые старые, становились почти черными, имели очень грубую кожистую текстуру и неровную, бугорчатую поверхность. Практически все они содержали полуразрушенные цистокарпы без карпоспор.

Скорее всего, последнюю группу образцов составляли растения не только третьего, но и последующих лет жизни. Но поскольку достоверные анатомо-морфологические признаки, пригодные для определения их истинного возраста *T. mertensiana*, обнаружены не были, растения старше двух лет включали в единую, третью, возрастную группу.

В таблицу 6.1 мы поместили обобщенные данные по возрастному развитию изученных видов багрянок. Все виды, представленные в таблице 6.1, относятся к числу многолетних. Данные этой таблицы показывают, что среди изученных видов красных водорослей самым долгоживущим, скорее всего, является *C. rosamarina*. Самые старые ее представители у восточной Камчатки и Командорских островов живут до 17 лет, но основная часть завершает свое развитие раньше. Как видно из таблицы 6.1, значительная продолжительность жизни свойственна и другим представителям рода *Constantinea*.

Таблица 6.1 – Продолжительность жизни и возрастные анатомо-морфологические изменения у изученных видов багрянок в прикамчатских водах

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

Каждому виду *Constantinea* присущи неповторимые возрастные изменения морфологии слоевищ. У *C. rosa-marina* ветвление стволика и рассечение терминальных пластинок начинается, как правило, с первого года жизни. Закладка новых пластин у нее происходит в ранне-осеннее время. После зимнего покоя она продолжают рост, сопровождающийся вытягиванием верхнего

междоузлия. С возрастом у *C. rosa-marina* заметно удлиняется стволик, «деревенеет» его поверхность, особенно у камчатских представителей, где удлинение стволика составляет в среднем 75 мм в год. По наблюдениям С. Линдстром, удлинение верхнего междоузлия у приамериканских представителей *C. rosa-marina* осуществляется одновременно с образованием новой пластины (Lindstrom, 1980). У *C. sitchensis*, напротив, судя по нашим наблюдениям, верхнее и следующие за ним 1–2 междоузлия еще долго остаются укороченными и удлиняются только в последующие годы. У *C. simplex* увеличивается количество остатков на стволике рассеченных пластин прежних лет, если они сохраняются.

В отличие от долгоживущих константиней виды с исключительно пластинчатой морфологией по возрастному развитию условно можно разделить на два типа: тип *Turnerella* и тип *Neoabbottiella*. Подчеркнем, что говоря о возрасте пластинчатых багрянок, мы имеем в виду продолжительность жизни изученной нами гаметофитной стадии.

Как видно из таблицы 6.1, возрастные изменения видов первого типа – *Turnerella* и *Opuntiella*, как правило, приводят к огрубению текстуры, изменению пигментации и увеличению степени рассечения слоевищ. По мере роста и созревания слоевища пластина у этих видов не разрушается, а скорее утолщается и набирает «массу», пока не достигнет определенных сроков жизни.

Напротив, у *Neoabbottiella araneosa*, *N. decipiens*, *K. lacera* пластина, вероятнее всего, разрушается в каждом вегетационном сезоне. Так, с августа по октябрь у о. Старичков нами были обнаружены ювенильные растения *N. araneosa* и одновременно с ними найдены зрелые растения с гонимобластами (рисунок 6.1 б). При созревании гонимобластов у *N. araneosa* начинается активный рост пластины с одного края. В конце спороношения фертильный участок растения приобретает вид истрепанной сетки и поздней осенью разрушается. На вновь появившемся участке пластины гонимобласты закладываются и созревают в следующем вегетационном сезоне. Таким образом, у данного вида многолетней

является только самая нижняя часть пластины и подошва. Подобные возрастные изменения морфологии пластин наблюдались нами и у *K. lacera* (рисунок 6.1 а).

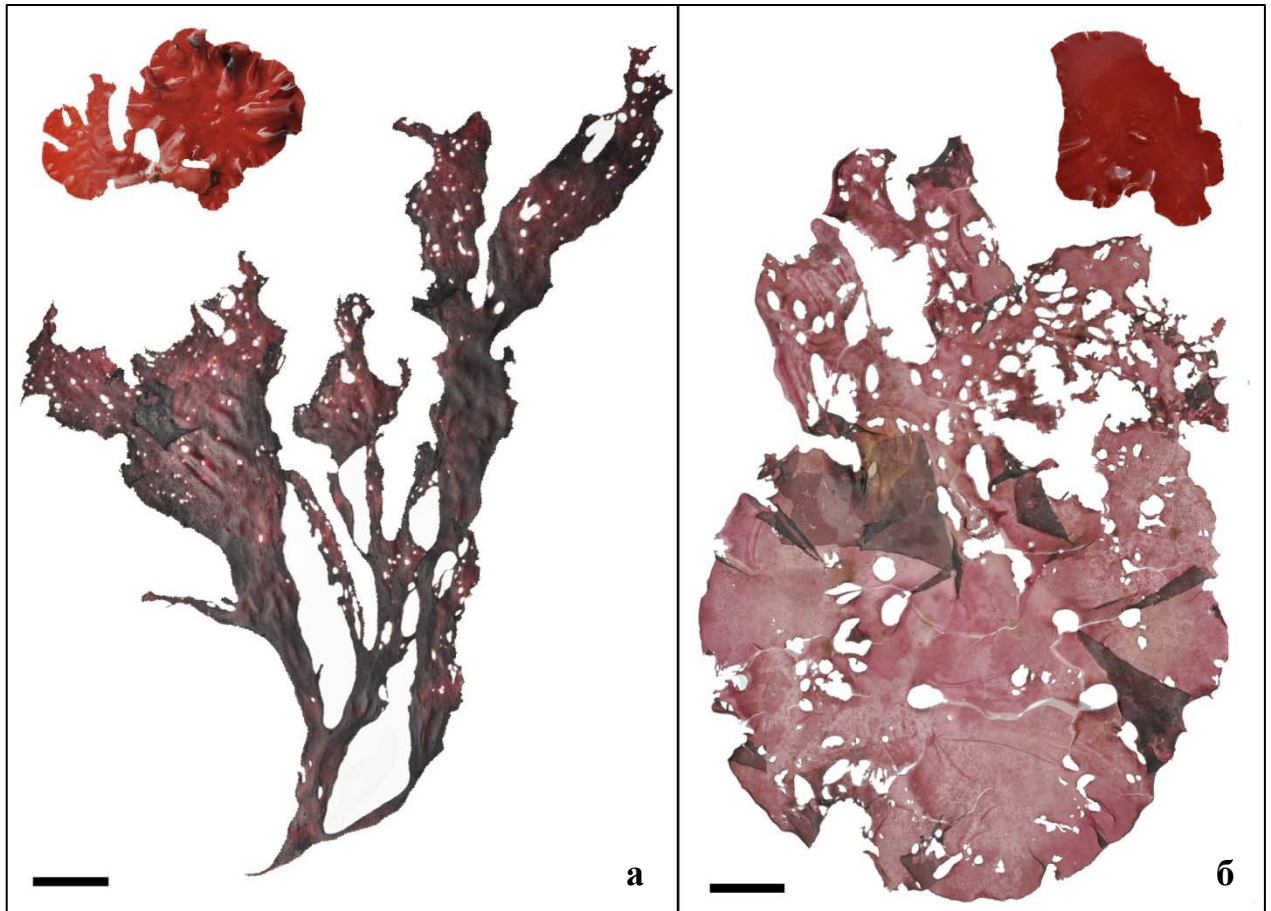


Рисунок 6.1 – Ювенильные и зрелые растения *Kallymeniopsis lacera* (а) и *Neoabbottiella araneosa* (б), собранные в октябре 2008 г. одних и тех же районах Авачинского залива.
Масштаб = 2 см

Изученный материал *N. decipiens* дает основание предполагать, что пластины у этого вида живут по крайней мере в течение двух вегетационных сезонов. Появление ювенильных растений в местах их произрастания продолжается, судя по всему, вплоть до поздней осени.

В связи с ограниченным количеством имеющегося у нас материала было трудно проследить возрастное развитие вида *Hommersandia palmatifolia*. Сопоставляя морфологию наших образцов, собранных в разные месяцы, с литературными данными, можно сделать вывод о сохранности какой-то части ее пластины в зимний период. Новые краевые пролификации появляются у нее в зимние месяцы, бурно развиваются весной и затем разрушаются после спороношения

(Hansen, Lindstrom, 1984). На основании изучения последовательного развития краевых пролификаций, Г. Хэнсен и С. Линдстром делают вывод о том, что представители *Hommersandia* живут как минимум три года.

Возрастные изменения анатомического строения пластинчатых багрянок, также, как и морфологического, не слишком отчетливы. Наиболее характерные возрастные изменения анатомического строения у изученных нами видов, основная часть слоевища которых представлена пластиной, как у *T. mertensiana*, или пластинками, как у *C. rosa-marina* и *C. simplex*, проявляются в увеличении размеров клеток и нитей, толщины и плотности клеточных слоев: сердцевины, подкорки и коры. Изменения толщины корового слоя показаны на рисунке 6.2.

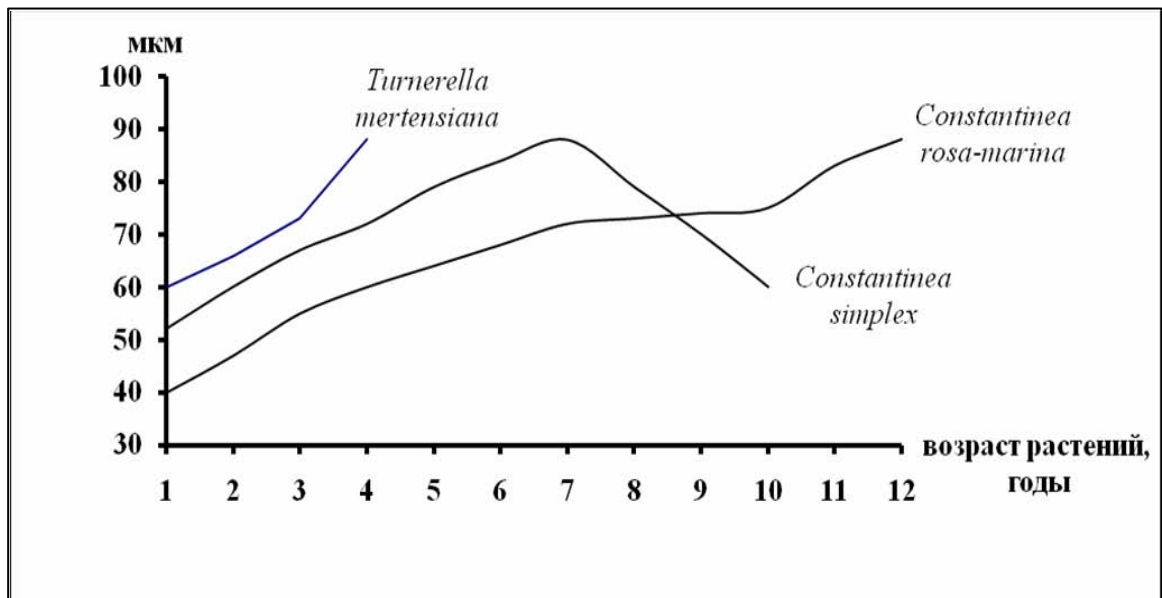


Рисунок 6.2 – Возрастные изменения толщины корового слоя у представителей родов *Turnerella* и *Constantinea*

На этом рисунке приведены средние значения толщины корового слоя у разновозрастных представителей трех видов Rhodophyta, которую измеряли у них в одни и те же месяцы вегетации. У видов рода *Constantinea* коровый слой несимметричен, поэтому его толщину измеряли на верхней стороне пластины последнего года, где он более развит за счет большего количества и плотности клеточных слоев. У *T. mertensiana* толщина корового слоя одинакова, ее измеряли с обеих сторон пластины. Анализ рисунка 6.2 показывает прямую линейную зависимость толщины корового слоя от возраста растений у *T. mertensiana* и

C. rosa-marina, в то время как у *C. simplex* после семи лет жизни эта зависимость становится обратной, что связано, вероятно, с глубоким старением растений. Можно предположить, что у *C. simplex* нам удалось собрать наиболее старые растения, в то время как у двух других видов мы имели дело со зрелыми растениями старшего возраста, еще не подверженными климаксным изменениям.

Если сравнить темпы прироста толщины корового слоя в относительных значениях, когда за 100% принимается максимальная величина у трех выбранных нами видов красных водорослей, то прирост происходит неодинаково. Видимо, из-за меньшей продолжительности жизни у *T. mertensiana* на первом году жизни коровый слой образуется на 68%, на втором – на 75%, на третьем – на 83%, по достижении трех лет коровый слой достигает максимальной толщины. У *C. simplex* и *C. rosa-marina*, которые обычно сбрасывают пластины ежегодно, на первом году жизни коровый слой достигает лишь соответственно 59 и 45% своей максимальной толщины, а наиболее развит он у растений семи и двенадцати лет соответственно.

Увеличение толщины корового слоя сопровождается увеличением толщины сердцевины и в целом толщины пластины. При измерении толщины пластины *T. mertensiana* мы обнаружили, что наибольшее значение общей толщины пластины также бывает у растений, которым больше трех лет. Однако ее прирост происходит скорее за счет утолщения сердцевины, чем корового слоя. Так, на первом году жизни общая толщина пластины *T. mertensiana* достигает лишь 49% своего максимального значения, на втором – 51%, на третьем – 55,5% и лишь после трех лет она становится максимальной.

6.2. Сезонная изменчивость

Изменение динамики жизнедеятельности водорослей в разные сезоны является результатом совокупности внутренних и внешних факторов. К внутренним относятся индивидуальная изменчивость, связанная с генотипическими различиями, особенности жизненного цикла вида, возраст

растений, а внешние определяются географическим положением и локальными условиями произрастания. При этом одним из самых важных внешних сезонных факторов среды для растений, в том числе и для водорослей, является фотопериод (Шошина, 2001). Так, лабораторные исследования показали, что образование новых пластинок у константиней происходит только при условиях короткого дня (Lindstrom, 1980; Powell, 1986). Что касается внутренних факторов, то исследования наших коллег в природе (в Баренцевом море) и лабораторных условиях показали, что эндогенная регуляция присуща представителям разных групп водорослей и является определяющим фактором в стратегии их сезонного роста (Makarov et al., 1999; и др.). Отметим, что сезонные изменения параметров роста пластин багрянок на основе регулярных сборов в районе исследования можно было проследить только в выборках растений определенного возраста, поскольку все морфологические параметры слоевищ нужно рассматривать в зависимости от возраста растений.

Изученные нами виды относятся к долгоживущим, которые в меньшей степени, чем эфемерные литоральные виды, подвержены сезонным морфолого-анатомическим изменениям. Сезонные вариации морфологии пластинчатых багрянок полнее всего были изучены нами у растений *T. mertensiana* первого года жизни (рисунок 6.3). Они выражаются, прежде всего, в значительных изменениях от весны к осени цвета и формы растений. Весной, в период активного роста, их цвет, более светлый, чем осенью, имеет розоватый оттенок. Согласно шкале цветов А.С. Бондарцева (1954), цвет весенних растений первого года можно считать винно-красным или фиолетово-карминным, а растений, собранных начиная с середины лета и осенью – темно-пурпуровым или темно-красным. Большинство растений *T. mertensiana* сохраняют целостность и имеют широко лопастные пластины с ровным краем. Начиная с июля, у растений происходит одновременно процесс разрушения краевой части пластин и утолщения оставшейся. К осени пластины первого года ненамного увеличивают свои размеры, но становятся почти в полтора раза толще, более темными и грубыми, иногда кожистыми по текстуре.

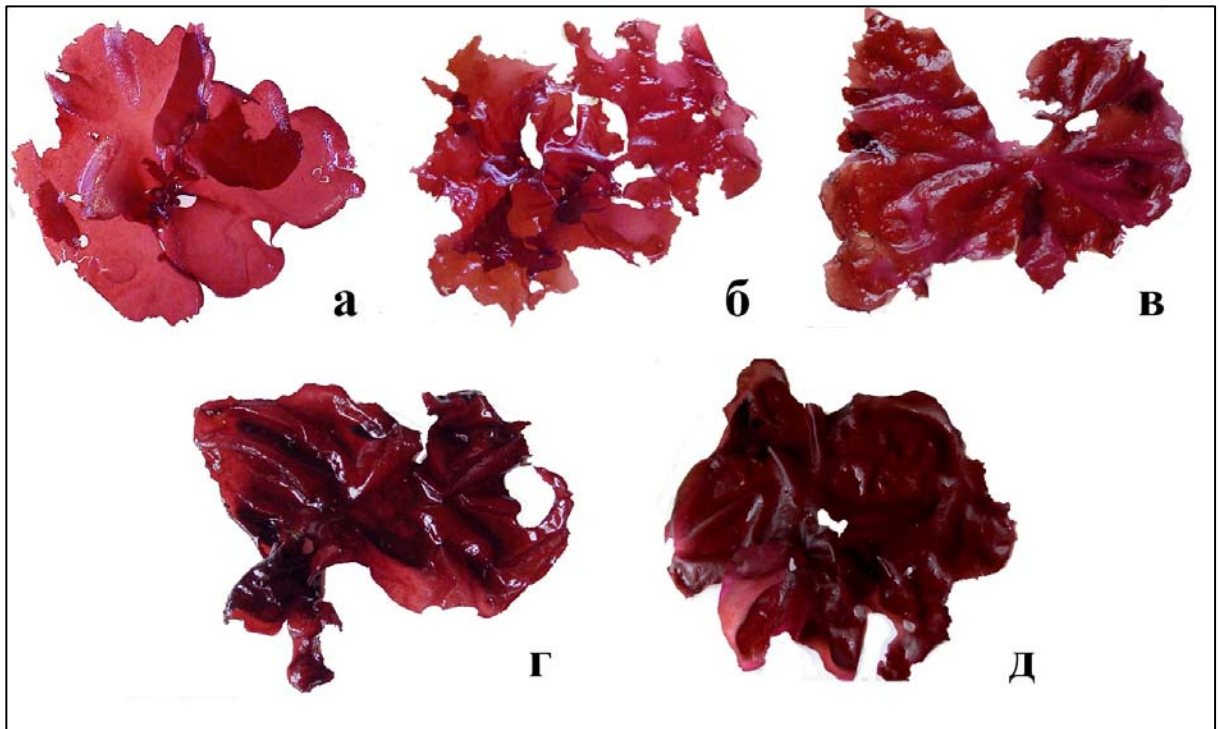


Рисунок 6.3 – Сезонная морфологическая изменчивость *Turnerella mertensiana* в течение первого года жизни: а – май, б – июль, в – август, г – сентябрь, д – октябрь. Масштаб = 5 мм

У представителей *T. mertensiana* последующих лет жизни столь же четкие сезонные изменения морфологии не обнаружены. Однако по цвету пластин (темновинно-красному или почти черному, согласно той же шкале), наличию на них пигментных пятен, более позднему созреванию женской репродуктивной системы у растений второго года жизни, а также по большей обтрепанности слоевища у растений старше двух лет, собиравшийся материал после отделения растений первого года жизни делился еще на две группы.

Сезонные изменения вегетативной анатомии у растений *T. mertensiana*, произрастающих у о. Старичков, также довольно отчетливо проявляются на первом году жизни. Это видно при сравнении микрофотографий поперечных срезов их пластин, собранных в разные месяцы вегетации (рисунок 6.4). Так, майские растения этого возраста имеют очень тонкую, однорядную, наружную кору, достаточно тонкий рыхлый подкоровый слой и очень рыхлую сердцевину (рисунок 6.4 а). Последняя при этом образована периклинально вытянутыми нитями. В летние месяцы кора у них постепенно разрастается и уплотняется. Образующие ее клетки становятся крупнее и приобретают большую пигментацию. Сердцевина становится многонитчатой. В августе у нее уже появляются антиклинальные нити.

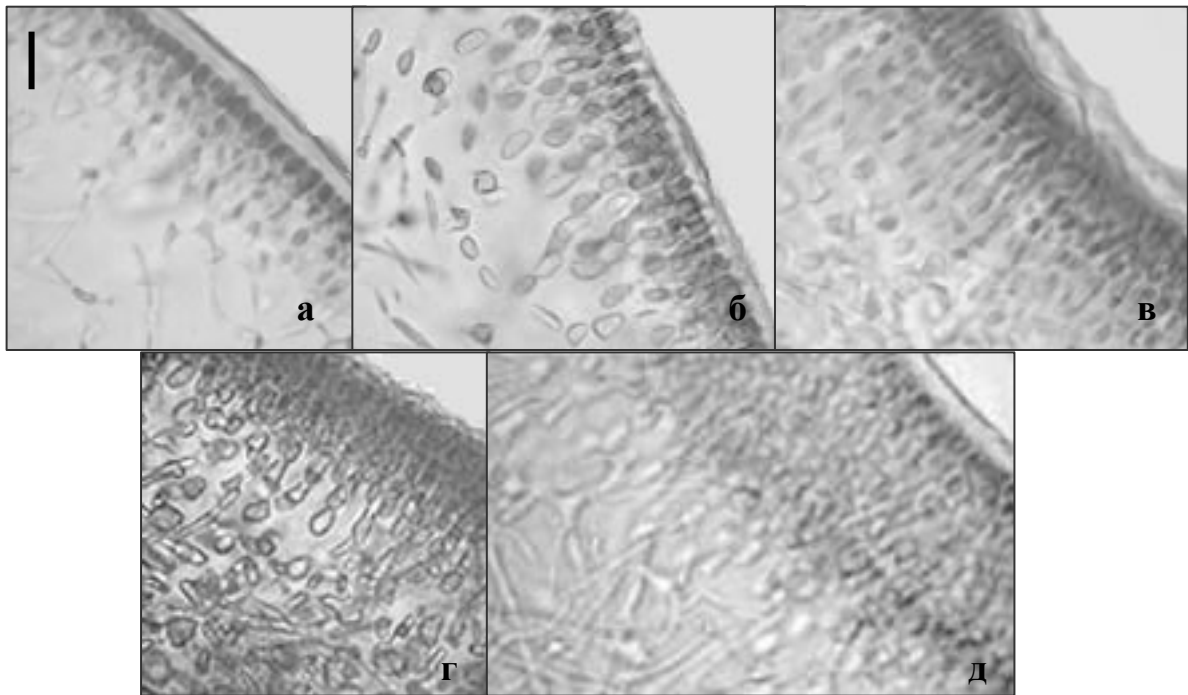


Рисунок 6.4 – Сезонная изменчивость вегетативной анатомии *Turnerella mertensiana* на первом году жизни. Поперечные срезы растений по месяцам: а – май, б – июль, в – август, г – сентябрь, д – октябрь. Масштаб = 10 мкм

К сентябрю все клеточные слои разрастаются и уплотняются еще больше. Особым образом начинает изменяться форма сердцевинных клеток, граничащих с подкоркой. Из палочковидных они преобразуются в звездчатые. В октябре в сердцевине у растений *T. mertensiana* первого года жизни наблюдается хорошо выраженная крупноячеистая сеть.

Для растений последующих возрастных групп столь же четкие помесечные изменения анатомического строения не свойственны. В течение всего вегетационного сезона они имеют структуру, близкую к таковой у осенних растений первого года жизни. Их кора многослойная, сердцевина плотная, подкоровый слой хорошо развит. Из-за неравномерного разрастания слоевища на поперечных срезах пластины хорошо заметны беспорядочные перепады толщины, особенно в ее центральной части.

Сезонные изменения общей толщины пластины легче всего было проследить у растений видов *O. ornata*, *T. mertensiana* и *K. lacera* первого года жизни в периоды, когда производился их регулярный сбор. На рисунке 6.5 показаны средние значения толщины пластин у растений этих видов, которые, как мы полагаем, появились в конце прошлого вегетационного сезона.

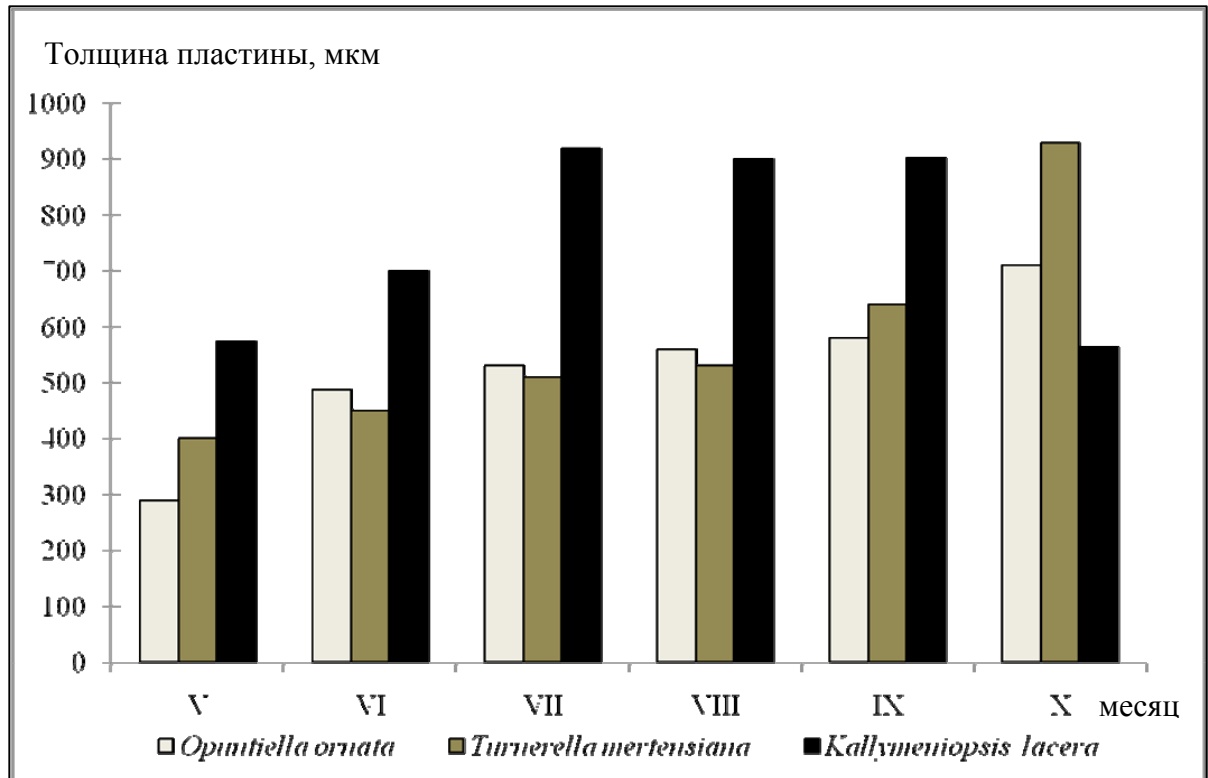


Рисунок 6.5 – Сезонные изменения толщины пластины у *Opuntiella ornata*, *Turnerella mertensiana* и *Kallymeniopsis lacera* первого года вегетации в Авачинском заливе

Из представленного рисунка видно, что у видов, которые в текущем году не теряют пластины (*O. ornata* и *T. mertensiana*), наблюдается постепенное увеличение их толщины от весны к осени. При этом у *O. ornata* прирост пластин особенно заметен в первую половину лета, а у *T. mertensiana*, наоборот – ближе к осени. У *K. lacera*, по нашим наблюдениям, после спороношения большая часть пластины разрушается, поэтому у этого вида толщина пластины также увеличивается в первую половину лета, но к осени она резко идет на спад.

6.3. Особенности экологии, географическая и индивидуальная изменчивость изученных видов пластинчатых багрянок

Сведения о распределении красных пластинчатых водорослей у берегов восточной Камчатки и Командорских островов содержатся в ряде работ (Перестенко, 1996, 1997, 2001; Селиванова, 1987, 1998; Ключкова, 1998; Ключкова, Березовская, 1997, 2001; Писарева, 2004б). Известно, что они в основном

являются субдоминантами, сопутствующими ламинариевым водорослям, однако некоторые их виды в разных районах побережья Камчатки и Командорских островов принимают активное участие в формировании пояса глубоководных багрянок (Виноградова и др., 1978; Ключкова, Березовская, 1997, 2001; Ключкова и др., 2009; и др.). Из изученных нами к таким видам относятся *T. mertensiana*, *H. palmatifolia*, *O. ornata*, *K. lacera*, *V. pustulosus*, а также *C. rosa-marina*. У нижней границы фитали они могут образовывать совместные ассоциации друг с другом и с кораллиновыми водорослями. На северо-восточном побережье Камчатки, в зал. Корфа и Олюторский *T. mertensiana* и *H. palmatifolia*, образующие смешанные ассоциации с ламинариевыми водорослями, в отдельных районах дают значительную биомассу (Ключкова, Березовская, 1997; Перестенко, 1997).

Как уже упоминалось в главе 4, большинство видов красных пластинчатых водорослей, кроме константиной, *T. mertensiana* и *V. pustulosus*, относятся к стено- и олигосапробным видам, которые плохо переносят изменения солености, химического состава и температуры воды. Они предпочитают открытые прибойные местообитания с хорошо аэрируемыми чистыми водами и исчезают из загрязненных районов побережья (Ключкова, Березовская, 2001; Березовская, 2002).

Вертикальное распределение пластинчатых багрянок, как и других водорослей, в значительной степени определяется движением воды и характером грунта. Как правило, виды имеют растянутое распространение, но на определенных глубинах каждый из них встречается наиболее часто. Так они делят пространственные ресурсы среды. Упрощенная схема вертикального распределения изученных видов в Авачинском заливе показана на рисунке 6.6.

Хотя многие виды в прикамчатских водах обитают широком диапазоне глубин, но все же каждому из них присущ свой участок морского дна. Анализ распределения изученных видов в Авачинском заливе показывает, что к самым глубоководным из них относятся *H. palmatifolia* и *N. araneosa*, а к видам литоральной зоны – *N. valentinae*. Виды *T. mertensiana*, *K. lacera*, *V. pustulosus* и представители константиной в Авачинском заливе встречаются до 10 м, редко глубже, иногда образуя друг с другом совместные ассоциации.

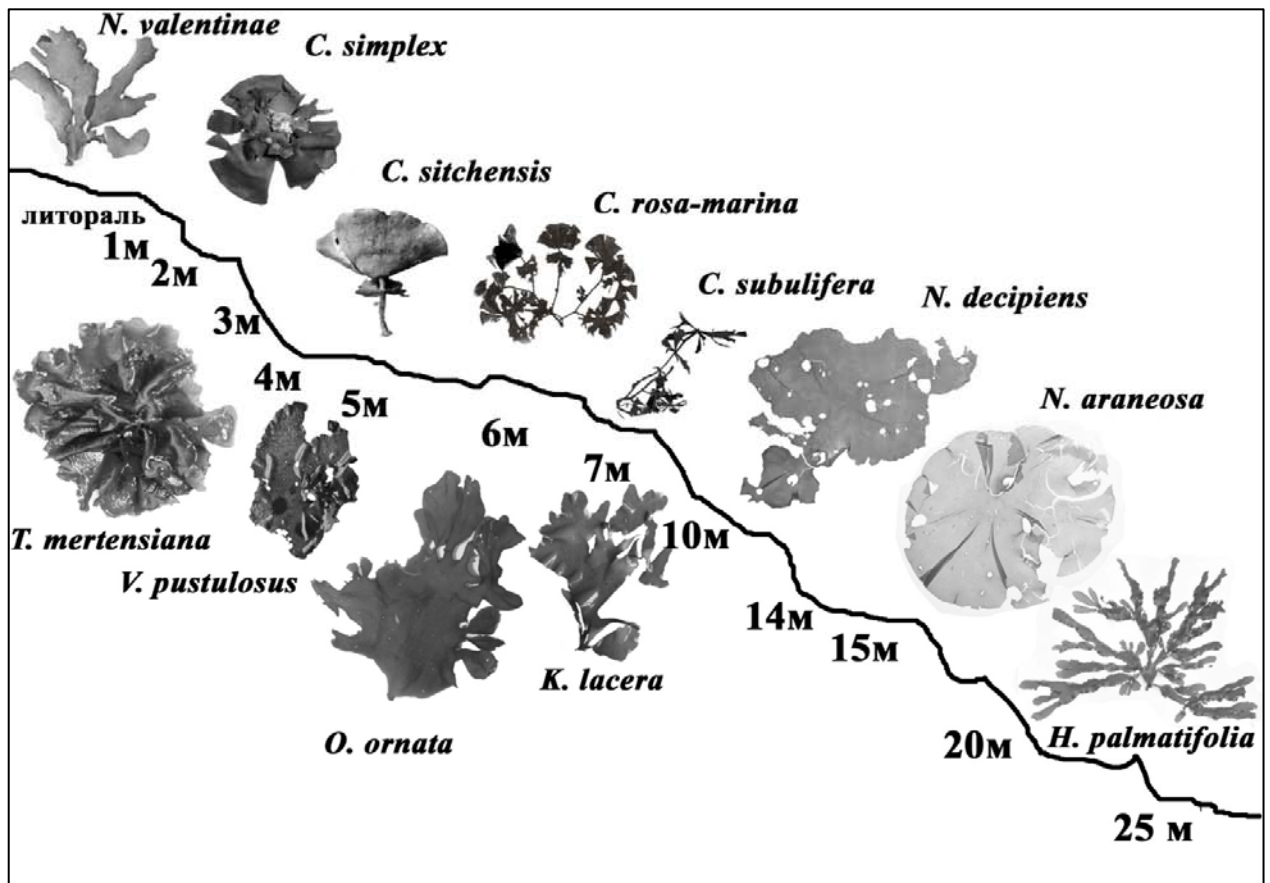


Рисунок 6.6 – Схема эколого-ценотического оптимума изученных видов пластинчатых багрянок в Авачинском заливе (по результатам собственных наблюдений)

По литературным данным и результатам собственных исследований нами составлена таблица 6.2. Данные по распределению пластинчатых багрянок в разных районах дальневосточных морей России в этой таблице являются более общими, составленными в основном на основании сведений из литературы, иногда из изученного материала. В таблицу 6.2 мы не включили образцы, найденные на больших глубинах в ходе траловых съемок, считая, что обнаруженные там водоросли, скорее всего, сносятся туда с меньших глубин.

Пластинчатые багрянки или багрянки, слоевища которых имеют пластинчатые части, принадлежащие к одному и тому же роду, но разным видам, могут заселять разные горизонты литорали и сублиторали. Так происходит, например, с видами рода *Constantinea*. Его типовой представитель, *C. rosa-marina*, произрастает преимущественно в сублиторали, проникая до 20 м, а *C. simplex* занимает в основном только нижнюю литораль.

Таблица 6.2 – Глубина произрастания изученных видов багрянок в прикамчатских водах

Вид	Глубина произрастания в Авачинском заливе, м*	Глубина произрастания в других районах прикамчатских вод, м**				
		1	2	3	4	5
<i>Neoabbottiella araneosa</i>	14-24	20-40	20-40	20-25	20-40	12-40
<i>Neoabbottiella decipiens</i>	6-16	-	-	-	-	-
<i>Neoabbottiella valentinae</i>	литораль	литораль	-	литораль	-	1
<i>Constantinea rosa-marina</i>	1-8	до 8	литораль-20	8-20	-	2-10
<i>Constantinea simplex</i>	3-6		литораль	-	-	-
<i>Constantinea sitchensis</i>	5-10	5-10	литораль	7-12	-	-
<i>Constantinea subulifera</i>	3-10	до 15	литораль-10	1,5-10	-	2-10
<i>Hommersandia palmatifolia</i>	15-25	14-27	8-20	8-25	6-15	11-25
<i>Kallymeniopsis lacera</i>	4-10	2-12	до 25	5-37	1-20	3-20
<i>Kallymeniopsis verrucosa</i>	-	-	-	6-21	-	6-14
<i>Opuntiella ornata</i>	2-10	литораль-40	литораль-25	3-38	2-40	-
<i>Turnerella mertensiana</i>	2-10	2-40	литораль-25	2-33	3-40	20-40
<i>Velatocarpus pustulosus</i>	2-10	2,5-20	5-12	3-38	5-15	20-40
<i>Velatocarpus kurilensis</i>	4-9	-	-	6-40		25

* собственные данные; ** собственные и литературные данные (А. Зинова, 1972; Гусарова, 1975; А. Зинова, Гусарова, 1977; Перестенко, 1975, 1976, 1986, 1994; Ключкова, 1996; Селиванова, Жигадлова, 1997; Жигадлова, Селиванова, 2004; Огородников, 2007; Ключкова и др., 2009). 1 – восточная Камчатка; 2 – Командорские острова; 3 – Курильские острова; 4 – Охотское море; 5 – Японское море

Ту же картину можно наблюдать у типового и двух недавно описанных нами видов рода *Neoabbottiella* (Писарева, Ключкова, 2013б). Типовой вид этого рода, *N. araneosa*, является глубоководным и произрастает у юго-восточной Камчатки глубже 15–16 м, вплоть до 40 (согласно данным Л.П. Перестенко (1994)). Описанный нами вид *N. valentinae*, судя по нашим наблюдениям, встречается только в среднем горизонте литорали, редко проникая глубже 1 м. Третий вид этого рода, *N. decipiens*, у юго-восточной Камчатки занимает промежуточный диапазон глубин – от 5 до 15 м.

Важнейшим фактором, влияющим на распространение пластинчатых багрянок, является температура воды. На рисунке 6.7 показаны изменения значений температуры воды в Авачинском заливе в 2012 г. на глубинах произрастания изученных видов багрянок. График выполнен на основе результатов измерения температуры во время сбора материала.

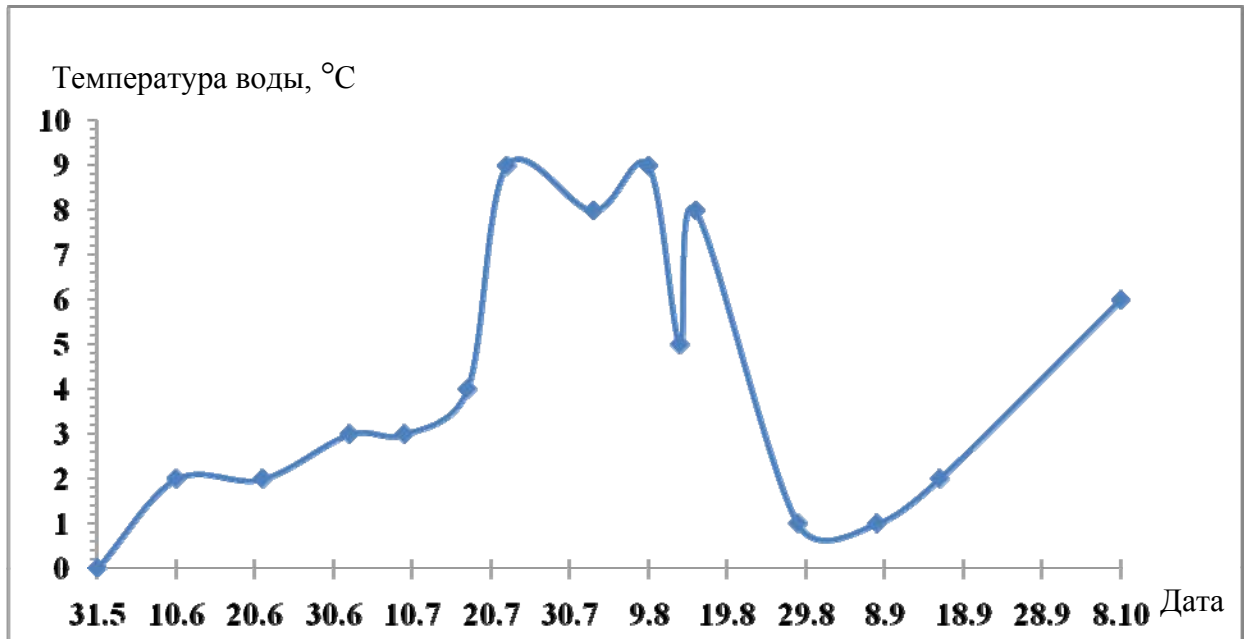


Рисунок 6.7 – Температура придонного слоя воды в Авачинском заливе в 2012 г.

Как видно из приведенного графика, температура воды в придонном слое, где растут сублиторальные багрянки, с мая по октябрь меняется не в очень широких пределах: от нуля до 10 °C. Причем в одни и те же дни, с понижением глубины от 2 до 25 м, судя по нашим наблюдениям, температура понижалась максимум на 1–2 °C. Снижение температуры в августе-сентябре 2012 г. практически до нуля связано, судя по всему, с холодным течением у о. Старичков в местах произрастания багрянок.

Из-за стабильных условий обитания красные пластинчатые багрянки меньше подвержены изменчивости, чем литоральные. Их экологическая изменчивость выражается, прежде всего, в изменении линейных размеров растений (длины, поперечника, толщины) и степени их разветвленности и рассеченности. К примеру, при увеличении глубины произрастания происходит увеличение длины междоузлий у видов *Constantinea*, длины стволиков и диаметра пластин – у пластинчатых видов. Если взять одновозрастных представителей *C. rosa-marina* с Командор и Камчатки, то размеры первых гораздо меньше, ведь на Командорских островах *C. rosa-marina* может произрастать в литоральной зоне, в то время как у берегов восточной Камчатки она обычно встречается на глубине более 3 м. Для красных водорослей действует общая закономерность: чем больше гидродинамическая нагрузка окружающей водной среды, тем более мелкими и

кряжистыми становятся растения. Количество и форма пролификаций на пластинах у *O. ornata*, *V. pustulosus* и *H. palmatifolia* также зависит от условий обитания, в частности, от прибойности и глубины произрастания.

Большое влияние на облик растений Rhodophyta также оказывает концентрация в воде биогенов. Так, мы обратили внимание, что в условиях несильного прибоя и высокого содержания биогенных веществ растения приобретают более крупные размеры, поскольку их линейный рост здесь весьма результативный.

Анатомическая изменчивость пластинчатых красных водорослей из разных районов выражена довольно отчетливо. В таблице 6.3 приведены значения минимальной и максимальной толщины пластины и толщины внутренних слоев у представителей некоторых из изученных видов пластинчатых багрянок у восточной Камчатки и Командорских островов. В эту таблицу мы не включили измерения внутренних слоев растений из других районов из-за ограниченного количества материала.

Таблица 6.3 – Диапазон изменений общей толщины пластины и толщины внутренних слоев у представителей четырех видов пластинчатых багрянок

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

Безусловно, более широкий диапазон размеров растений видов из района восточной Камчатки по сравнению с Командорскими островами связан с большим количеством изученных растений. Тем не менее, данные таблицы 6.3 помогают понять, какими границами толщины внутренних слоев обладает каждый из этих видов.

Графики (рисунки 6.8 и 6.9), построенные на основании таблицы 6.3, отражают средние значения и различия толщины пластины, корового слоя и сердцевины у четырех видов пластинчатых водорослей из камчатской и командорской популяций.

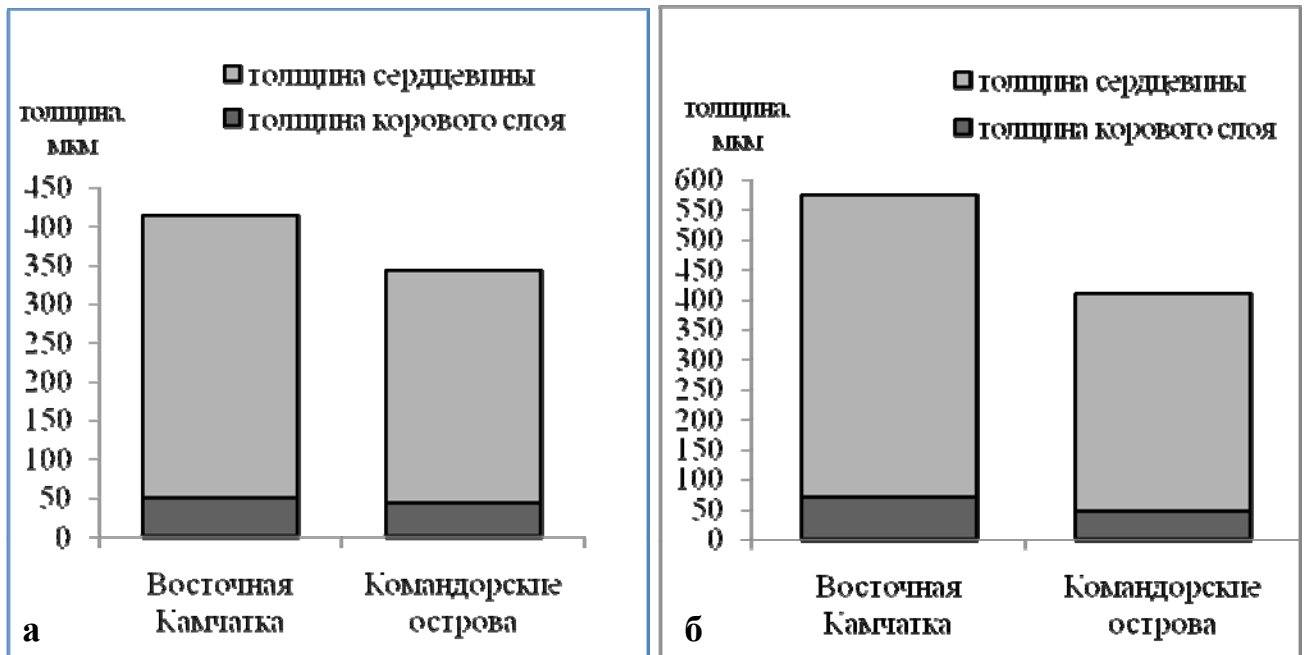


Рисунок 6.8 – Средние значения общей толщины пластины и толщины внутренних слоев у *Hommersandia palmatifolia* (а) и *Kallymeniopsis lacera* (б) в разных географических районах

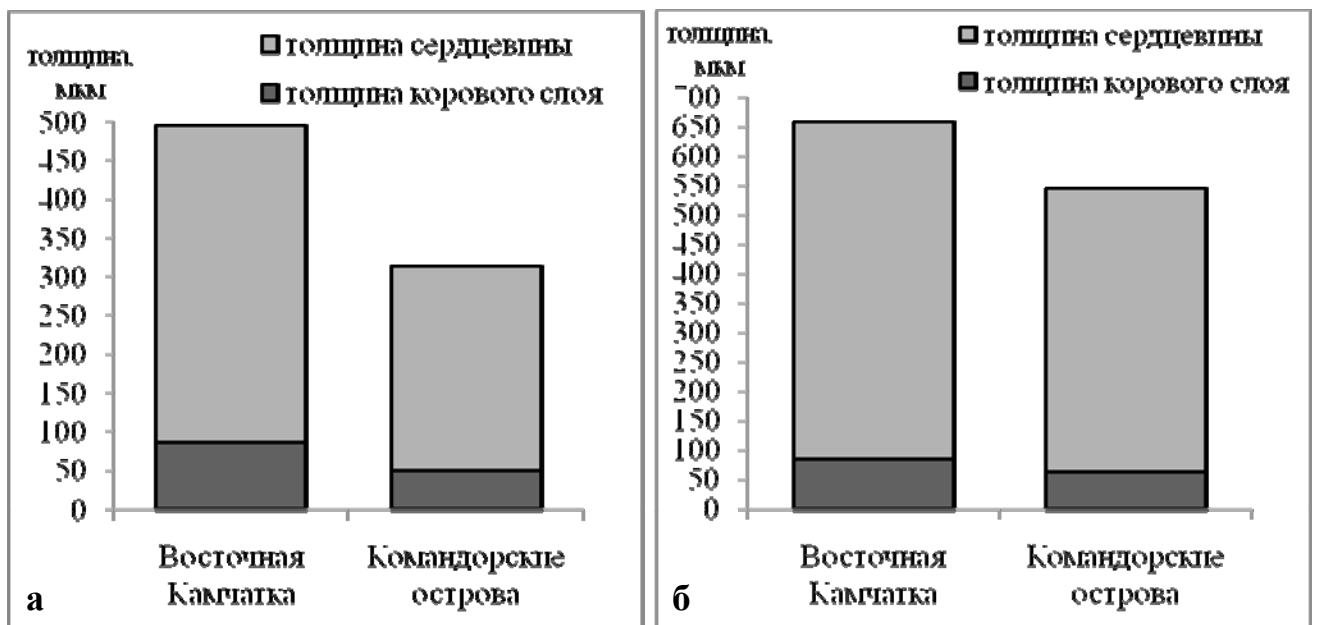


Рисунок 6.9 – Средние значения общей толщины пластины и толщины внутренних слоев у *Opuntiella ornata* (а) и *Turnerella mertensiana* (б) в разных географических районах

Возможно, более широкий диапазон размеров растений из района восточной Камчатки и большие значения толщины пластины и внутренних слоев по сравнению с Командорскими островами связаны с большим количеством измерений. Однако также, как и при морфологической изменчивости, у командорских популяций видов более мелкие размеры растений, чем у камчатских. Из четырех представленных на графиках

видов наибольшая толщина пластины наблюдается у *T. mertensiana*, а толщина корового слоя – у *O. ornata*. Средняя толщина сердцевины меньше всего у *O. ornata* из Командорских островов, а корового слоя – у *H. palmatifolia* из этого же района. Утолщение пластин у всех видов происходит в основном за счет увеличения размеров сердцевины, а не корового слоя.

Возрастная и экологическая изменчивость, часто оказывающие совместное воздействие, сильно отражаются на морфологическом и анатомическом строении изученных видов багрянок. В тех случаях, когда для определения видов можно пользоваться только анатомическими признаками, необходимо обязательно учитывать возраст растений и экологические условия, в которых они находятся. Часто такие признаки, как общая толщина слоевища и отдельных внутренних слоев являются очень важными для диагностики видов, а ведь эти признаки, как мы увидели из таблицы 6.3 и рисунков 6.8 и 6.9, могут перекрываться у видов со сходной морфологией (к примеру, у *T. mertensiana* и *K. lacera*). Для достижения высокой точности таксономической идентификации необходимо знать возраст растений, условия окружающей среды. Если таких сведений нет, то наибольшую ценность в диагностике на уровне родов и видов приобретают таксономические признаки, подверженные лишь индивидуальной изменчивости.

Общеизвестно, что в природе нет двух совершенно одинаковых организмов одного вида, поэтому и пластинчатые багрянки подвержены индивидуальной изменчивости. К признакам последней можно отнести размеры и форму пластин, размеры, форму и пигментацию вегетативных и иногда репродуктивных клеток. Так, важным диагностическим признаком рода *Turnerella* является развитие в тканях слоевищ железистых клеток. Исследование железистых клеток, проведенное нами у 150 образцов *T. mertensiana*, собранных в разных районах Камчатки и Командорских и Курильских островов, показало, что они чрезвычайно варьируемы и что особенности их развития, морфология и форма не связаны с сезонной или возрастной изменчивостью, географическими или экологическими факторами.

Железистые клетки располагаются у всех изученных нами образцов на границе корового слоя и сердцевины и бывают совершенно разной формы: грушевидной,

которая всегда указывается при описании данного вида, треугольной, вытянутой, овальной. Количество железистых клеток у разных представителей вида сильно различается, но всегда присутствует хотя бы одна на 60 мкм внутренней поверхности. Их пигментация, размеры, толщина клеточных оболочек могут быть совершенно различными, независимо от периода вегетации, района и глубины произрастания, гидродинамических, температурных и других гидрологических условий. Разнообразие взрослых, завершивших свое формирование, железистых клеток у представителей *T. mertensiana* показано на рисунке 6.10.

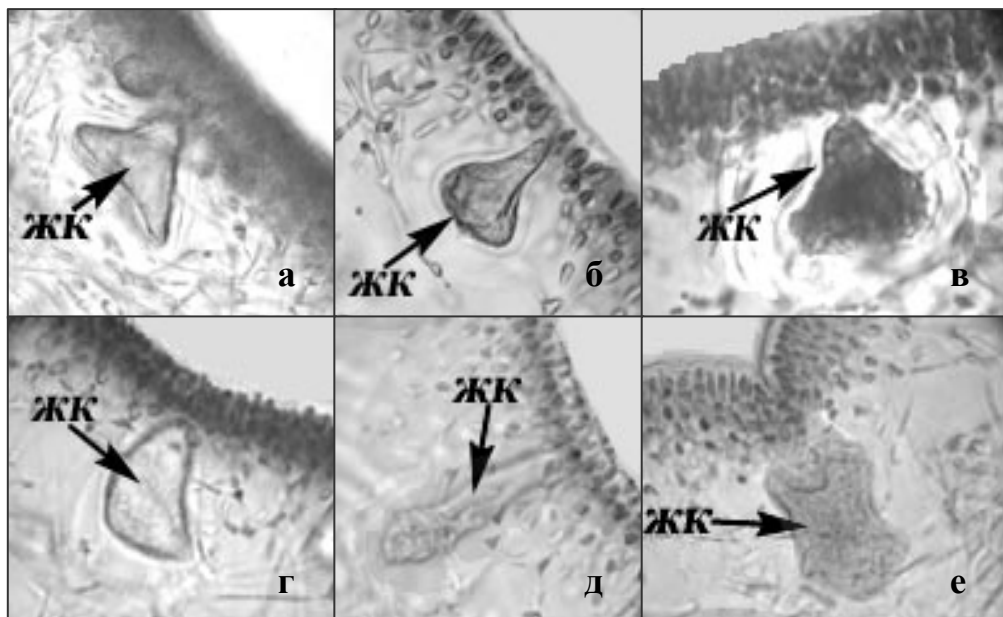


Рисунок 6.10 – Железистые клетки (ЖК) у *Turnerella mertensiana*. Поперечный срез слоевища майских растений второго (а) и первого (б) годов жизни (растения у о. Старичков); июльские растения первого (г, д), и второго (в, е) годов жизни (растения собраны у о. Старичков и в б. Спасения). Масштаб = 10 мкм

Из рисунка видно, что у одновозрастных представителей турнереллы, собранных в одних и тех же районах камчатского побережья в одни и те же месяцы, морфология железистых клеток может сильно отличаться. Исходя из сказанного, напрашивается вывод о том, что разнообразие железистых клеток у *T. mertensiana* есть результат фенотипической индивидуальной изменчивости.

6.4. Фенологическое, популяционное развитие и особенности жизненных циклов

Формирование ювенильных растений, проростков и новых участков пластин у изученных видов пластинчатых багрянок происходит в разное время года. У представителей рода *Constantinea* терминальные пластинки появляются в конце лета и осенью. У видов *Neoabbottiella* из Авачинского залива ювенильные растения появляются с августа вплоть до поздней осени (конец октября – ноябрь), а рост пластин происходит одновременно со спороношением с середины лета. У *K. lacera*, *O. ornata* и *T. mertensiana* мы наблюдали ювенильные растения весь теплый период года, активное нарастание пластин происходило в первую половину лета. Что касается *H. palmatifolia*, то новые участки пластин у нее появляются и активно растут, судя по всему, в зимние месяцы, что подтверждено для приамериканской популяции этого вида (Hansen, Lindstrom, 1984).

Как видно из представленной ниже таблицы 6.4, у многих из изученных видов багрянок в теплое время года происходит закладка и созревание генеративных органов. При этом у видов рода *Constantinea* бесполое растения развиваются одновременно с гаметофитами. У *C. rosa-marina* женская репродуктивная система начинает формироваться с июня, карпоспоры образуются с июля, созревают к осени. Период закладки тетраспорангиев растянутый, они начинают закладываться с июня. Спороношение порционное, продолжается вплоть до льдообразования, возможно, и в зимнее время. *C. subulifera* также имеет растянутый период закладки тетраспорангиев. Созревание спор начинается в июле-августе и продолжается вплоть до глубокой осени, возможно, и зимы.

У камчатских растений *C. simplex* ауксиллярные и карпогонные ветви были обнаружены уже в мае, зрелые сперматии и тетраспоры встречались с июля. В сорусах тетраспорангиев развитие парафизарного слоя идет опережающими темпами, и тетраспоры закладываются после образования парафиз. Что касается четвертого вида рода *Constantinea* – *C. sitchensis*, то объем изученного материала не позволил установить время созревания у его камчатской популяции женских генеративных структур, но они начинают закладываться с июня, а в середине сентября карпоспоры у этого вида были еще незрелыми. Тетраспоры у *C. sitchensis* в Авачинском заливе начинают высвобождаться в середине сентября, раньше, чем у *C. rosa-marina*.

Таблица 6.4 – Фенологическое развитие разных генераций красных пластинчатых водорослей в прикамчатских водах

Вид	Район	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
<i>Hommersandia palmatifolia</i>	Камчатка	-	ст.	кв., ст.	кв., ст.	ст.	г., ст.
	Командоры	-	-	-	кв., ст.	-	-
<i>Kallymeniopsis lacera</i>	Камчатка	кв., ст.	ст.	кв., ст.	ст.	ст.	г., ст.
	Командоры, Курилы	-	-	ст.	кв., г., с., ст.	-	-
<i>Kallymeniopsis verrucosa</i>	Курилы	-	-	-	кв., г., ст.	ст.	-
	Японское море	кв.	-	-	г.	-	-
<i>Constantinea rosa-marina</i>	Камчатка	ст.	кв., с., тетр., ст.	тетр., кв., ст.	-	тетр.	тетр., ст.
	Командоры	-	-	тетр., кв., ст.	г., тетр., ст.	-	-
<i>Constantinea subulifera</i>	Камчатка	ст.	-	-	-	тетр., ст.	кв.
	Командоры	-	-	тетр., ст.	кв., тетр.	-	-
<i>Constantinea simplex</i>	Камчатка	ав.	-	с., ст.	-	-	-
	Командоры	-	-	с., тетр., ст.	ав., тетр., ст.	-	-
<i>Constantinea sitchensis</i>	Камчатка	ст.	с., ст.	кв.	-	г., тетр., ст.	-
	Командоры	-	-	тетр., ст.	кв., тетр., ст.	-	-
<i>Opuntiella ornata</i>	Камчатка	ст.	ст.	кв., ст.	кв., с., ст.	кв., ст.	кв., ст. ноябрь - ст.
	Командоры	-	-	кв., с., ст.	кв., с., ст.	-	-
<i>Turnerella mertensiana</i>	Камчатка	г., кв., с., ст.	г., кв., ст.	г., кв., с., ст.	г., кв., с., ст.	г., кв., с., ст.	г., с., ст.
	Командоры	-	г., кв.	кв., с., ст.	г., кв., с., ст.	-	-
	Курилы	февраль - г., кв., ст.	-	-		ст.	кв., г., ст.
<i>Neoabbottiella araneosa</i>	Камчатка	-	-	-	г., ст.	-	г., ст.
	Курилы, Японское море	-	-	кв., г.	г.	г.	
<i>Neoabbottiella valentinae</i>	Камчатка	ав., с.	-	-	кв., г., с.	-	г.
	Курилы, Японское море	-	-	г	ав., г., с.	-	
<i>Neoabbottiella decipiens</i>	Камчатка	-	ст.	кв., г., ст.	кв., г., ст.	ст.	ноябрь – г., ст.

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

Наиболее полные данные о сроках развития органов полового размножения получены нами для массового вида у *T. mertensiana*. Формирование карпоспорофитов у этого вида сильно растянуто во времени и продолжается как минимум с мая по ноябрь, а также, судя по отдельным образцам с Курильских островов, и зимой. У растений *T. mertensiana* разного возраста гонимобласты появляются в разное время: у более молодых растений – в конце июня – начале июля, у более взрослых представителей популяции – в мае. Причем, скорее всего оплодотворенные карпогоны у этого вида сохраняются зимой с прошлого вегетационного сезона. Спермации у турнереллы начинают созревать с мая. Массовый выход спор у *T. mertensiana* происходит ближе к концу лета. Для сравнения, у *T. pennyi* в условиях Мурмана образование органов размножения начинается с июля и идет до мая следующего года (Шошина, 2001).

Другие виды пластинчатых багрянок имеют свои особенности развития генеративных структур. Так, мы установили, что у *N. valentinae* из Авачинского залива гонимобласты развиваются асинхронно. В середине октября у этого вида карпоспоры уже высвобождаются. У *N. decipiens* формирование и созревание гонимобластов растянуто во времени, и, видимо, происходит в разные месяцы в разных районах обитания. Это видно из того, что женские генеративные органы у растений *N. decipiens*, собранных у о. Старичков, начинали формироваться с середины июля, а в начале ноября в этом же районе растения этого вида уже имели гонимобласты с разными по степени зрелости карпоспорами. При этом представители *N. decipiens*, собранные в сентябре в б. Безымянной, были стерильными.

Созревание карпоспор у растений *O. ornata*, произрастающих в Авачинском заливе, судя по всему, происходит порционно, поскольку карпогонные ветви и спермации были найдены у отдельных образцов в июле, августе, сентябре и октябре. Похоже, что у этого вида после оплодотворения процессы дальнейшего развития генеративных структур идут очень медленно. По крайней мере, нами в летний период не было обнаружено ни одного образца, имеющего зрелые цистокарпы. Это согласуется с данным Л.П. Перестенко (1976), которая

обнаружила женские репродуктивные органы у *O. ornata* из Авачинского залива в марте и июле, а зрелые цистокарпы находила только у январских растений.

В изученном материале *H. palmatifolia* были обнаружены только женские и стерильные растения, причем карпогонные ветви формировались у июльских и августовских растений, а зрелые гонимобласты найдены только у растений, собранных в конце октября. У представителей *H. maxicarpa* (считающегося в настоящее время конспецифичным виду *H. palmatifolia*) из американской части ареала фенологическое развитие происходит примерно в те же периоды: карпогонные ветви у растений закладываются с июня до конца августа, а зрелые карпоспорангии и тетраспорангии обнаружены с конца ноября по конец января (Hansen, Lindstrom, 1984).

Обобщая полученные данные, можно сказать, что многие многолетние пластинчатые багрянки, в отличие от эфемерных водорослей, в естественных условиях не спешат вступать в размножение летом, сохраняя свои репродуктивные структуры до глубокой осени и зимы.

Наши исследования показывают, что гаплоидная стадия у разных видов пластинчатых багрянок представлена как однодомными, так и двудомными гаметофитами. При этом видов, у которых гаметофиты двудомны, оказалось гораздо больше, чем однодомных. Однодомные гаметофиты мы обнаружили только у *O. ornata* и *N. valentinae*. У этих видов мы находили карпогонные ветви и спермации на одних и тех же растениях, причем у некоторых из них были обнаружены только женские репродуктивные органы.

К сожалению, нам не удалось провести сезонных наблюдений за развитием изученных видов у Командорских островов. Однако, мы провели отдельные наблюдения за созреванием некоторых видов. В этом районе многие глубоководные виды багрянок растут в сублиторальной кайме и даже выходят на литораль. Возможно, поэтому, в частности, у *O. ornata* созревание карпоспорофитов у Командор происходит в более ранние сроки. По крайней мере, в июле и в августе в этом районе нам встречались растения этого вида с цистокарпами и зрелыми карпоспорами.

Обобщенные данные по генеративной структуре популяций изученных видов багрянок в прикамчатских водах приведены в таблице 6.5. Она составлена на основе результатов собственных исследований и анализа литературных данных. У видов с изоморфным циклом развития доминирование в популяции той или иной группы растений указано на основе соотношения в изученной выборке разнополых или разных в генетическом отношении образцов. У видов с гетероморфным циклом развития критерием оценки количественного развития была биомасса растений.

Таблица 6.5 – Некоторые характеристики биологии развития у изученных видов багрянок прикамчатских вод

Вид	Соотношение в популяции		Цикл развития; одно- или двудомность
	разнополых растений	спорофита и гаметофита	
<i>Hommersandia palmatifolia</i>	обнаружены только женские гаметофиты	спорофиты не обнаружены	изоморфный, нет данных
<i>Kallymeniopsis lacera</i>	доминирование женских гаметофитов	преобладает гаметофит	изоморфный, двудомный
<i>Kallymeniopsis verrucosa</i>	недостаточно данных	преобладает гаметофит	изоморфный, двудомный
<i>Velatocarpus pustulosus</i>	обнаружены только женские гаметофиты	спорофиты не обнаружены	изоморфный, нет данных
<i>Constantinea rosamarina</i>	доминирование женских гаметофитов	преобладает спорофит	изоморфный, двудомная
<i>Constantinea subulifera</i>	обнаружены только женские гаметофиты	преобладает спорофит	изоморфный, нет данных
<i>Constantinea simplex</i>	доминирование женских гаметофитов	недостаточно данных	изоморфный, двудомная
<i>Constantinea sitchensis</i>	доминирование женских гаметофитов	преобладает спорофит	изоморфный, двудомная
<i>Opuntiella ornata</i>	доминирование женских гаметофитов	преобладает гаметофит	гетероморфный, возможно, с тетраспоровым, одноклеточным
<i>Turnerella mertensiana</i>	доминирование женских гаметофитов	преобладает гаметофит	гетероморфный, двудомная
<i>Neoabbottiella araneosa</i>	обнаружены только женские гаметофиты	спорофиты не обнаружены	нет данных
<i>Neoabbottiella valentinae</i>	женские гаметофиты доминируют над одноклеточными	спорофиты не обнаружены	нет данных, одноклеточная
<i>Neoabbottiella decipiens</i>	обнаружены только женские гаметофиты	спорофиты не обнаружены	нет данных

На основании приведенных выше графиков и таблиц, а также анализа литературы, можно понять особенности развития отдельных видов и общие для них закономерности развития. Так, *C. rosa-marina* при медленном росте и значительной продолжительности жизни, согласно нашим данным, достигает репродуктивной зрелости не в первый год. Развитие карпоспорофита у нее сильно растянуто во времени, а мужской гаметофит созревает быстро в весеннее время, что отмечалось для этого вида и в других частях ареала. По выражению С. Линдстром (Lindstrom, 1981), *C. rosa-marina* проявляет признаки в высшей степени доминантного вида, благодаря своему медленному росту и растянутому периоду размножения, крупным спорангиям, имеющим преимущество перед спорами других растений при конкуренции за ограниченное пространство морского дна в сублиторальной зоне. Высвобождение сперматозоидов в более южной части ареала происходит у нее весной (Lindstrom, 1981), а по данным наших сборов – в начале лета, после чего терминальные пластинки мужских растений быстро разрушаются, оставляя место для развития и накопления питательных веществ женским и тетраспоровым растениям.

У видов *T. mertensiana* и *K. lacera* формирование генеративных органов и продуцирование карпоспорангиев происходит в течение всего периода активного роста пластины. Однако, предположительно виды *T. mertensiana* и *O. ornata*, которые сохраняют свои пластины зимой, в первый год не вступают в размножение, в то время как первогодние растения *K. lacera* и *N. araneosa* к осени высвобождают карпоспоры, что сопровождается разрушением большей части их слоевищ.

Наши данные хорошо соотносятся с данными по водорослям Мурмана (Шошина, 2001), где многолетние виды приступают к размножению в возрасте старше одного года, при этом органы размножения образуются у них, как правило, на молодых частях слоевища, которые сформированы в текущем году. Также характерно, что выход спор у многолетних водорослей Баренцева моря с непродолжительным жизненным циклом, как и у дальневосточных видов (у нас это представители *Turnerella*, *Neoabbottiella* и *Kallymeniopsis*), происходит в основном осенью и даже зимой. Такие стратегии развития и растянутый период

споронии в общем виде характерны и для других многолетних видов камчатских макрофитов, как было установлено нашими коллегами (Чмыхалова, 2005; Саушкина, 2006; Жигадлова, 2007; Кусиди, 2007; Селиванова, Жигадлова, 2011; и др.)

На основании изученного материала можно сделать вывод, что в прикамчатских водах у всех изученных нами видов пластинчатых багрянок женские гаметофиты доминируют над мужскими, и кроме того, гаметофиты, по крайней мере в теплый период года, доминируют над тетраспорофитами, либо их развитие происходит в разные сезоны, либо же тетраспорофиты имеют микроскопические размеры. У наиболее изученного по количеству образцов вида *T. mertensiana* у юго-восточной Камчатки женские растения встречаются гораздо чаще, чем мужские (Писарева, 2006). То же можно сказать и о других видах пластинчатых багрянок.

Наблюдения за пластинчатыми багрянками дают некоторое представление об их жизненных циклах. Так, виды рода *Constantinea* имеют изоморфные циклы развития. В камчатской и командорской популяциях этих видов спорофитное поколение развивается в те же сроки, что и гаметофитное. Изученный материал дает основание полагать, что, скорее всего, спорофитное поколение у *C. rosamarina*, *C. subulifera* и *C. sitchensis* преобладает над гаметофитным.

У багрянок с пластинчатой морфологией по разным причинам практически не были найдены тетраспорофиты. Так, *T. mertensiana* имеет в цикле развития корковый тетраспорофит, который нам обнаружить не удалось. Полагаем, что это вряд ли возможно без проведения культуральных исследований. Возможно, бесполое поколение у этого вида развивается в холодный период года. Японский ученый К. Казахара (Kasahara, 1980) подверг этот вид культивированию, в процессе которого выяснилось, что созревшие и высыпавшиеся карпоспоры женских растений *T. mertensiana*, прорастая, дают корковидные тетраспорофиты. По достижении репродуктивной зрелости эти корки продуцируют зонально разделенные тетраспорангии, которые развиваются на базальных клетках вертикальных ветвей. К. Казахара установил, что в лабораторных условиях период от прорастания карпоспор до появления тетраспор *T. mertensiana*

составлял 3–5 лет. При последующем культивировании высвободившихся тетраспор вновь появлялись пластинчатые гаметофиты. Таким образом, было установлено, что *T. mertensiana*, как и ранее изученный в культуре Ж. Саутом и Р. Хупером (South, Hooper, 1972) вид *T. pennyi*, имеет гетероморфный цикл развития, в котором корковидный тетраспорофит чередуется с пластинчатым макроскопическим гаметофитом. Возможно, такой цикл присущ и другим видам пластинчатых багрянок.

Про представителей родов *Kallymeniopsis* и *Hommersandia* известно, что они имеют изоморфные циклы, поскольку растения с тетраспорангиями морфологически не отличаются от гаметофитов (А. Зинова, Гусарова, 1977; Перестенко, 1975, 1994; Hansen, Lindstrom, 1984). В изученном нами материале только у одного растения *K. lacera* из Охотского моря, собранного Л.П. Перестенко в августе 1966 г., были обнаружены тетраспоры. Что касается видов рода *Neoabbottiella*, то имеющийся по ним материал не позволяет судить в полной мере об их жизненном цикле, а дает возможность лишь установить особенности развития гаметофитной стадии.

Жизненный цикл *O. ornata* специально не изучался. Л.П. Перестенко, изучив образцы североамериканского вида *O. californica* из гербария БИН, пришла к выводу, что в жизненном цикле у этого вида присутствует тетраспоробласт (Перестенко, 1976). Она обнаружила ранние стадии формирования нематедия, дающего тетраспоры, на месте слияния карпогонных и ауксиллярных клеток на материнском растении *O. californica*. Эта структура, гомологичная тетраспорофиту, была названа Г. Шоттером тетраспоробластом (Schotter, 1968). У *O. californica*, как отметила Л.П. Перестенко, он по форме напоминал шляпочный гриб, ножка которого вырастала из материнского растения, а края шляпки покрывали пластину сверху. Аналогичные структуры, проиллюстрированные в работе Л.П. Перестенко (1976), мы обнаружили у камчатских образцов *O. ornata*, собранных в Авачинском заливе в мае и августе. Природа их все же до конца не ясна, даже если впоследствии из них развиваются тетраспоры, то мы наблюдали только ранние стадии этого процесса.

Позднее было установлено, что *O. californica* все же имеет гетероморфный жизненный цикл (DeCew et al., 1992). При изучении этого вида в культуре было обнаружено, что его карпоспоры прорастают в корковидные растения, имеющие железистые клетки и зонально разделенные тетраспорангии. Так что жизненный цикл представителей *Opuntiella* до конца не известен.

Подводя итог изучения стратегии развития многолетних пластинчатых багрянок, можно сказать, что они относятся, по определению Е.В. Шошиной (2001), к «видам-прогностикам», которые заблаговременно готовятся к сезону роста и не так сильно, как виды, населяющие более верхние отелы шельфа, зависят от факторов окружающей среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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

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

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

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

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

5. У большинства изученных видов наблюдается растянутый период созревания репродуктивных органов и достаточно растянутый период высепания

карпоспор, обусловленный разновременной закладкой на пластинах у растений разных возрастов карпогонов и созреванием гонимобластов. В осенне-зимний период интенсивность спороношения у пластинчатых багрянок возрастает.

6. Среди изученных видов 14% являются однодомными и 86% – двудомными. У последних в прикамчатских водах в половой структуре популяций наблюдается абсолютное доминирование женских гаметофитов. Мужские гаметофиты составляют не более 10% от изученных выборок. Изученные виды демонстрируют разные циклы развития: 2 являются гетероморфными 8 – изоморфными, для остальных видов спорофитная генерация не обнаружена.

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

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

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

Список литературы

1. Атлас по океанографии Берингова, Охотского и Японского морей. Информационные ресурсы ТОИ. Океанография. Т. 2. / Ростов И.Д., Юрасов Г.И., Рудых Н.И., Мороз В.В., Дмитриева Е.В., Набиуллин А.А., Храпченков Ф.Ф., Ростов В.И., Бунин В.М. – 2003. – URL: <http://www.pacificinfo.ru>.
2. Белый М.Н. Видовой состав, особенности распределения водорослей-макрофитов в северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата в районах размножения сельди // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Магадан, 2011. – 22 с
3. Березовская В.А. Авачинская губа. Гидрохимический режим, антропогенное воздействие. – Петропавловск-Камчатский: КГАРФ, 1999. – 156 с.
4. Березовская В.А. Макрофитобентос как показатель состояния среды в прибрежных водах Камчатки // Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. – Владивосток, 2002. – 49 с.
5. Березовская В.А., Писарева Н.А. Влияние загрязнения на красные водоросли в прибрежных водах Камчатки // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: тез. докл. I межд. конф. – М.: Изд-во ВНИРО, 2002. – С. 11-12.
6. Березовская В.А., Емельянова А.А., Писарева Н.А. Бурые и красные водоросли прибрежных вод Камчатки в условиях загрязнения среды // Рыбохозяйственное образование Камчатки в XXI веке: матер. межд. науч.-пр. конф. (15–16 октября 2002 г.). – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2002. – С. 118-123.
7. Березовская В.А., Емельянова А.А., Писарева Н.А. Таксономический состав альгофлор камчатского побережья // Вестник КамчатГТУ, 2004. – Вып. 3. – С. 70-73.
8. Березовская В.А., Емельянова А.А., Писарева Н.А. Таксономический состав флор различных участков побережья Камчатки // Проблемы современного естествознания. Рациональное использование водных биоресурсов: матер. науч.-техн. конф. проф.-преп. состава и аспирантов КамчатГТУ (2004–2005 гг.). – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2006. – С. 16-19.

9. Блинова Е.И., Гусарова (Субботина) И.С. Морские водоросли, новые для побережья Восточной Камчатки // Новости сист. низш. раст. – Л., 1970. – Т. 7. – С. 68-71.
10. Блинова Е.И., Гусарова (Субботина) И.С. Водоросли сублиторали юго-восточного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО, 1971. – Т. 76. – С. 139-155.
11. Бондарцев А.С. Шкала цветов (Пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях) – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 27 с.
12. Виноградова К.Л. Видовой состав водорослей на литорали и в сублиторали северо-западной части Берингова моря // Новости сист. низш. раст. – Л., 1973. – С. 32-44.
13. Виноградова К.Л. Отдел красные водоросли (Rhodophyta) // В кн.: «Жизнь растений». Т. 3. Водоросли. Лишайники. Под ред. проф. М.М. Голлербаха. – М.: Просвещение, 1977. – С. 192-250.
14. Виноградова К.Л. Список водорослей-макрофитов Шпицбергена // Ботан. журн., 1995. – Т. 80. – С. 50-61.
15. Виноградова К.Л. О таксономическом положении *Neodilsea integra* (Dumonticeae, Rhodophyta) // Ботан. журн., 1996. – Т. 81. – С. 103-109.
16. Виноградова К.Л., Ключкова Н.Г., Перестенко Л.П. Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части Берингова моря // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. – М.: Наука, 1978. – С. 150-155.
17. Возжинская В.Б. Донные макрофиты морских побережий острова Сахалин // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1961. – 16 с.
18. Возжинская В.Б. Морские водоросли западного побережья Камчатки // Новости сист. низш. раст. – Л., 1965. – С. 73-77.
19. Возжинская В.Б. Новые водоросли для северных побережий Охотского моря // Новости сист. низш. раст. – Л., 1967. – С. 138-140.
20. Возжинская В.Б. Макрофитобентос высокобореальных (холодноводно-умеренных) морей России // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 1996. – 46 с.
21. Возжинская В.Б., Камнев А.Н. Эколого-биологические основы культивирования и использование морских водорослей. – М.: Наука, 1994. – 202 с.

22. Воронихин Н.Н. Морские водоросли Камчатки // Тр. Камч. эксп. Ф.П. Рябушинского. Ботан. отд. Вып. 2. – СПб., 1914. – С. 475-524.
23. Воскобойников Г.М. Механизмы адаптации, регуляции роста и перспективы использования макрофитов Баренцева моря // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Мурманск, 2006. – 46 с.
24. Воскобойников Г.М., Титлянов Э.А. Изучение анатомии и ультраструктуры красной водоросли *Grateloupia turuturu* из различных по освещенности мест обитания // Экологические аспекты фотосинтеза морских макроводорослей. – Владивосток: Изд. ДВНЦ АН СССР, 1978. – С. 83-87.
25. Гапочка Л. Д. Об адаптации водорослей. – М.: Изд-во МГУ, 1981. – 80 с.
26. Гидробиологические исследования в Авачинской губе. – Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. – 124 с.
27. Гидрология Тихого океана // Тихий океан. – М.: Наука, 1968. – Т. 2. – 524 с.
28. Горбанев В.А., Добровольский А.Д. Некоторые особенности горизонтальной структуры вод северо-западной части субарктического района Тихого океана // Вестн. МГУ. – Сер. 5, География. 1972. – № 6. – С. 53-61.
29. Гусарова И.С. Макрофитобентос сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1975. – 23 с.
30. Гусарова И.С., Семкин Б.И. Сравнительный анализ флор макрофитов некоторых районов северной части Тихого океана с использованием теоретико-графовых методов // Ботан. журн., 1986. – Т. 71, № 6. – С. 781-789.
31. Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны Южных Курильских островов: состав, распределение, ресурсы // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Москва, 2009. – 22 с.
32. Емельянова А.А. Флора водорослей-макрофитов северных районов Охотского моря, юга Камчатки и Северных Курильских островов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2006. – 20 с.
33. Жакова Л.В. Эпилитные корковые кораллиновые водоросли Охотского моря // Новости сист. низш. раст. – Л., 1985. – С. 46-54.

34. Жигадлова Г.Г. Морские водоросли-макрофиты особо охраняемых природных территорий восточной Камчатки // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2007. – 20 с.
35. Жигадлова Г.Г. Эпифитон потенциально промысловой водоросли *Palmaria* Stachk. у юго-восточной Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы X науч. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2009. – С. 236-239.
36. Жигадлова Г.Г., Селиванова О.Н. Донные водоросли российского побережья Берингова моря. III. Карагинский залив (включая остров Карагинский) // Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Вып. 5. – Петропавловск-Камчатский, 2004. – С. 47-89.
37. Журавель Е.В., Безвербная И.П., Бузолева Л.С. Микробная индикация загрязнения прибрежных вод Охотского моря и Авачинской бухты // Биол. моря, 2004. – Т. 30, № 2. – С. 138-142.
38. Зинова А.Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР. – 1955. – 220 с.
39. Зинова А.Д. Список морских водорослей южного Сахалина и южных островов Курильской гряды // Исслед. дальневост. морей СССР, 1959. – Вып. 6. – С. 146-161.
40. Зинова А.Д. Представители семейства *Delesseriaceae* (*Phodophyta*) в северной части Тихого океана // Новости сист. низш. раст. – Л., 1965. – С. 78-97.
41. Зинова А.Д. Представители сем. *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) в северной части Тихого океана. 2 // Новости сист. низш. раст. – Л., 1972а. – С. 65-82.
42. Зинова А.Д. Новые и интересные виды красных водорослей из дальневосточных морей СССР // Новости сист. низш. раст. – Л., 1972б. – С. 82-87.
43. Зинова А.Д. Представители семейства *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) в северной части Тихого океана. 3 // Новости сист. низш. раст. – Л., 1976. – Т. 13. – С. 7-20.
44. Зинова А.Д. О систематическом положении красной водоросли *Nithophyllum* (*Myriogramme*) *yezoense* (Yamada et Tokida) Mikami (*Delesseriaceae*)

// Новости сист. низш. раст. – Л., 1981. – Т. 18. – С. 10-15.

45. Зинова А.Д., Гусарова И.С. Представители рода *Kallymeniopsis* Perest. (Crossocarpaceae, Rhodophyta) у берегов Урупа и Симушира // Новости сист. низш. раст. – Л., 1977. – Т. 14. – С. 24-28.

46. Зинова Е.С. Водоросли Камчатки // Исслед. морей СССР, 1933. – Вып. 17. – С. 7-42.

47. Зинова Е.С. Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеан. комитета. 1940. – Т. 5. – С. 165-243.

48. Зинова Е.С. Высшие водоросли Чукотского моря у Берингова пролива. Крайний северо-восток СССР. – М., Л., 1952. – Т.2. – С. 92.

49. Зинова Е.С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Тр. Ботан. ин-та АН СССР, 1954а. – Сер. 2, вып. 9. – С. 365-400.

50. Зинова Е.С. Водоросли Охотского моря // Тр. Ботан. ин-та АН СССР, 1954б. – Сер. 2, вып. 9. – С. 259-307.

51. Ильяш Л.В., Житина Л.С., Кудрявцева В.А., Мельников И.А. Сезонная динамика видового состава и биомассы водорослей в прибрежных льдах Кандалакшского залива Белого моря // Журн. общей биологии, 2012. – Т. 73, № 6. – С. 459-470.

52. Ионин А.С. Берега Командорских островов // Берега Берингова моря. – М., 1959. – С. 263-267.

53. Исмаил М.А. Экологические особенности распределения водорослей-макрофитов в верхней сублиторали Новороссийской бухты и побережья Сирии в условиях антропогенного загрязнения // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Днепропетровск, 1991. – 27 с.

54. Калугина-Гутник А.А. Макрофитобентос Черного моря. – Киев: Наукова думка, 1975. – 248 с.

55. Кардакова-Преженцова Е.А. Водорослевая растительность Командорских островов // Изв. ТИНРО, 1938. – Т. 14. – С. 77-108.

56. Кацыка А.П. Климат // Сб. статей и очерков по географии. – Петропавловск-Камчатский, 1966. – С. 60-66.

57. Кизеветтер И.В., Суховеева М.В., Шмелькова А.П. Промысловые морские водоросли и травы дальневосточных морей. – М.: Легкая и пищевая пром-ть, 1981. – 112 с.
58. Ключкова Н.Г. Видовой состав водорослей литорали и сублиторали Камчатского залива // Новости сист. низш. раст. – Л., 1976. – Т. 13. – С. 20-24.
59. Ключкова Н.Г. Дополнение к флоре Кроноцкого и Авачинского заливов юго-восточной Камчатки // Биол. моря, 1977. – № 5. – С. 24-32.
60. Ключкова Н.Г. О новом виде рода *Bossiella* Silva (*Corallinaceae*, *Rhodophyta*) // Новости сист. низш. раст. – Л., 1978. – Т. 15. – С. 22-25.
61. Ключкова Н.Г. Кораллиновые водоросли (*Cryptonemiales*, *Rhodophyta*) дальневосточных морей СССР. *Bossiella* Silva и *Alatocladia* (Yendo) Johansen // Новости сист. низш. раст. – Л., 1980. – С. 10-23.
62. Ключкова Н.Г. Водоросли новые и редкие для острова Сахалин // Новости сист. низш. раст. – Л., 1985. – С. 59-71.
63. Ключкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования // Дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1986. – 252 с.
64. Ключкова Н.Г. Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta*) дальневосточных морей СССР. Роды *Melobesia* Lamour, *Fosliella* Howe, *Pneophyllum* Kutz // Новости сист. низш. раст. – Л., 1987а. – С. 25-34.
65. Ключкова Н.Г. Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta*, *Corallinales*) дальневосточных морей СССР. Род *Masakia* gen. nov. // Ботан. журн., 1987б. – № 1. – С. 100-105.
66. Ключкова Н.Г. Морские водоросли-макрофиты // Редкие растения Камчатской области и их охрана. – Петропавловск-Камчатский: Дальневост. книжн. изд-во, Камчатское отделение, 1993. – С. 152-199.
67. Ключкова Н.Г. Аннотированная библиография по морским водорослям–макрофитам Татарского пролива (Японское море). (Первая ревизия флоры). – Владивосток: Дальнаука, 1994. – 108 с.
68. Ключкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 288 с.

69. Ключкова Н.Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Владивосток, 1998. – 49 с.
70. Ключкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – 154 с.
71. Ключкова Н.Г., Березовская В.А. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 208 с.
72. Ключкова Н.Г., Демешкина Ж.В. Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta*, *Corallinales*) дальневосточных морей СССР. Род *Clathromorphum* Foslie emend. Adey // Новости сист. низш. раст. – Л., 1985. – С. 72-85.
73. Ключкова Н.Г., Демешкина Ж.В. Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta*) дальневосточных морей СССР. Род *Pneophyllum* Kutz // Новости сист. низш. раст. – Л., 1987. – С. 34-39.
74. Ключкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Т. 2. Красные водоросли. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009. – 300 с.
75. Ключкова Н.Г., Писарева Н.А. Возрастная и экологическая изменчивость анатомо-морфологической организации некоторых многолетних *Rhodophyta* и диагностическая ценность их таксономических признаков // Современное состояние водных биоресурсов: материалы науч. конф., посвященной 70-летию С.М. Коновалова. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. – С. 546-550.
76. Ключкова Н.Г., Писарева Н.А. Биологическая характеристика и возможности использования некоторых видов камчатских красных водорослей // Вопросы рыболовства, 2009а. – № 1. – С. 39-50.
77. Ключкова Н.Г., Писарева Н.А. Род *Constantinea* (*Rhodophyta*: *Gigartinales*) в морях российского Дальнего Востока // Биол. моря, 2009б. – Т. 35, № 3. – С. 182-190.
78. Ключкова Н.Г., Селиванова О.Н. Виды *Halosaccion* и *Devaleraea* (*Palmariales*, *Phodophyta*) в дальневосточных морях СССР // Ботан. журн., 1989. – Т. 74, № 7. – С. 953-958.

79. Ключкова Н.Г., Трофимова Т.Н. Видовой состав морских водорослей-макрофитов о. Парамушир (северные Курилы) // Альгология, 2003. – Т. 13, № 1. – С. 83-94.
80. Ковардаков С.А. Движение воды как экологический фактор (на примере макрофитов) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1983. – 21 с.
81. Королева Т.Н. Развитие бурой водоросли *Laminaria bongardiana* Postels et Ruprecht в прикамчатских водах // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2004. – 28 с.
82. Кузнецов В.В. Скорость роста красной водоросли *Rhodymenia palmata* на литорали Восточного Мурмана // ДАН СССР. – 1953. – Т. 61, № 3. – С. 663-666.
83. Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и функциональные характеристики) – Апатиты: изд. КНЦ РАН, 2003. – 308 с.
84. Кусиди А.Э. Биология развития некоторых видов рода *Laminaria* в прикамчатских водах // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2007. – 24 с.
85. Левченко Е.В., Бегун А.А. Диатомовые водоросли эпифитона на макрофитах бухты Соболев (Уссурийский залив, Японское море) // Известия ТИНРО: сб. науч. тр. – Владивосток, 2008. – Т. 154. – С. 248-258.
86. Макаров М.В. Адаптация водорослей Баренцева моря к условиям освещения // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Мурманск, 2010. – 51 с.
87. Макиенко В.Ф. Систематика и филогения дальневосточных водорослей порядка *Gigartinales* (сем. *Gigartinaceae* и сем. *Phyllophoraceae*) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1971. – 28 с.
88. Макиенко В.Ф. Об истории изучения *Ahnfeltia plicata* (Huds): Виды анфельции у дальневосточных берегов СССР // Биология анфельции. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 5-14.
89. Меньшиков В.И. Структура вод Тихого океана, омывающих юго-восточное побережье Камчатки // Вопросы географии Камчатки, 1970. – Вып. 6. – С. 68-73.

90. Новожилов А.В. Влияние гидродинамических условий на структуру и продуктивность природных полей анфельции тобучинской // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1989. – 25 с.
91. Огородников В.С. Водоросли-макрофиты Северных Курильских островов. // Дис. ... канд. биол. наук. – Южно-Сахалинск, 2007. – 174 с.
92. Перестенко Л.П. *Rhodomela larix* (Turn.) C. Ag. на советском побережье Тихого океана // Новости сист. низш. раст. – Л., 1967а. – С. 141-149.
93. Перестенко Л.П. О двух видах водорослей из рода *Rhodoglossum* J. Ag., обитающих в морях Дальнего Востока // Новости сист. низш. раст. – Л., 1967б. – С. 150-152.
94. Перестенко Л.П. Эколого-географический обзор флоры водорослей-макрофитов залива Посъета (Японское море). // Дис. ... канд. биол. наук. – Л.: БИН РАН, 1972. – 341 с.
95. Перестенко Л.П. О новых видах *Rhodymenia* Grev. и *Odonthalia* Lyngb. (*Rhodophyta*) // Новости сист. низш. раст. – Л., 1973. – С. 61-69.
96. Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (пор. Cryptonemiales, Rhodophyta) // Ботан. журн., 1975. – Т. 60, № 12. – С. 1676-1689.
97. Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. *Turnerella* Schmitz, *Opuntiella* Kylin (Solieriaceae, Gigartinales) // Новости сист. низш. раст. – Л., 1976. – С. 39-50.
98. Перестенко Л.П. О некоторых поправках к родам *Abbotia* Perest. и *Kallymeniopsis* Perest. // Ботан. журн., 1977а. – Т. 62, № 3. – С. 397-398.
99. Перестенко Л.П. Род *Odonthalia* в морях Дальнего Востока // Новости сист. низш. раст. – Л., 1977б. – С. 33-41.
100. Перестенко Л.П. О видах рода *Callophyllis* Kutz. (*Kallymeniaceae*, *Rhodophyta*) в морях Дальнего Востока // Новости сист. низш. раст. – Л., 1978. – С. 30-37.
101. Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. – Л.: Наука, 1980. – 232 с.

102. Перестенко Л.П. Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. I // Новости сист. низш. раст. – Л., 1982а. – Т. 19. – С. 16-19.
103. Перестенко Л.П. *Neoabbottiella* Perest. – Новое название // Новости сист. низш. раст. – 1982б. – Т. 19. – С. 30.
104. Перестенко Л.П. Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. II // Новости сист. низш. раст. – Л., 1983а. – Т. 20. – С. 35-45.
105. Перестенко Л.П. Род *Phycodrys* Kutz. и его характерные признаки // Новости сист. низш. раст. – Л., 1983б. – Т. 20. – С. 45-51.
106. Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Новые представители семейства *Crossocarpaceae* Perest // Новости сист. низш. раст. – Л., 1986. – Т. 23. – С. 88-97.
107. Перестенко Л.П. Красные водоросли (Rhodophyta) северо-западной части Тихого океана. // Дис. ... докт. биол. наук. – Л., 1988а. – 397 с.
108. Перестенко Л.П. Дополнение к флоре красных водорослей Берингова моря // Новости сист. низш. раст. – Л., 1988б. – Т. 25. – С. 54-57.
109. Перестенко Л.П. Фитоценозы литорали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Ботан. журн., 1993. – Т. 78, № 8. С. ??
110. Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. – СПб: Изд-во «Ольга», 1994. – 331 с.
111. Перестенко Л.П. Фитоценозы литорали восточной Камчатки // Ботан. журн., 1996. – Т. 81, № 10. – С. 16-22.
112. Перестенко Л.П. Растительность литорали и сублиторали восточной Камчатки // Ботан. журн., 1997. – № 2. – С. 46-55.
113. Перестенко Л.П. Литоральные фитоценозы Командорских островов // Ботан. журн., 2001. – Т. 86, № 1. – С. 55-64.
114. Перестенко Л.П. Новый вид *Ptilota* (Ceramiales, Rhodophyta) из Курильских островов // Ботан. журн., 2002. – Т. 87, № 3. – С. 116-120.
115. Писарева Н.А. Проблемы таксономической дифференциации красных пластинчатых водорослей морей российского Дальнего Востока // Материалы I и II сессий Камчатского отделения Русского ботанического общества. –

Петропавловск-Камчатский: изд-во КГПУ, 2004а. – С. 88-101.

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

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

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

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

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

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

122. Писарева Н.А., Ключкова Н.Г. Результаты таксономической ревизии

рода *Constantinea* Postels et Ruprecht (Gigartinales, Rhodophyta) в морях российского Дальнего Востока // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: матер. III Всероссийской науч. конф. – Йошкар-Ола; Пущино, 2008б. – С. 189-190.

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

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

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

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

127. Писарева Н.А., Ключкова Н.Г. Биология развития красной пластинчатой водоросли *Opuntiella ornata* (Postels et Ruprecht) A. Zinova (Gigartinales, Rhodophyta) в прикамчатских водах // Матер. XIII Съезда Русского Ботанического общества (Тольятти, 16-22 сентября 2013). – Тольятти: Кассандра, 2013в. – С. 124-126.

128. Подкорытова А.В. Полифункциональные свойства полисахаридов водорослей и морских трав // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: тез. докл. I межд. конф. – М.: Изд-во ВНИРО, 2002. – С. 86-87.

129. Пономарева Е.О., Исаченкова Л.Б. Общая физико-географическая характеристика Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов (запасы, состояние, вопросы охраны и использования). – М.: Изд-во МГУ, 1991. – С. 17-29.

130. Попова Л.И. Влияние факторов среды на продукционные показатели популяции *Ahnfeltia tobuchiensis* в заливе Измены // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2000. – 25 с.

131. Постельс А., Рупрехт Ф. Изображения и описания морских растений, собранных в северном Тихом океане у берегов российских владений в Азии и Америке. – СПб, 1840. – 22 с.

132. Рыгалов В.Б., Иванова Т.П., Кулепанов В.Н. и др. Факторы среды как регулятор роста и морфологических характеристик морских водорослей // Тез. докл. 3 Всесоюз. конф. по мор. биологии. – Киев. 1988. – Ч. 2. – С. 217- 219.

133. Рябушко Л.И. Макрофитобентос Черного моря // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Севастополь, 2009. – 44 с.

134. Савич В.П. Альгологический объезд Авачинской губы в мае 1909 г. // Тр. Камч. эксп. Ф.Б. Рябушинского. Ботан. отд. Вып. 2. – СПб., 1914. – С. 451-472.

135. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. – М.: Мир, 1991. – 595 с.

136. Саушкина Л.Н. Особенности морфологии бурой водоросли *Laminaria bongardiana* Postels et Ruprecht, связанные с ростом, размножением и условиями обитания // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2006. – 25 с.

137. Селиванова О.Н. Видовой состав и распределение макрофитов восточной Камчатки // Актуальные проблемы современной альгологии: тез. докл. I Всесоюзн. конф. – Киев: Наукова Думка, 1987. – С. 77.

138. Селиванова О.Н. Дополнения к флоре морских водорослей юго-восточной Камчатки // Новости сист. низш. раст. – Л., 1988. – Т. 25. – С. 57-63.

139. Селиванова О.Н. Список макрофитов и беспозвоночных макробентоса Авачинской губы. Раздел водоросли // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. – Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. – С. 91-116.

140. Селиванова О.Н. Макрофиты Командорских островов (видовой состав, экология, распределение) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1998. – 25 с.

141. Селиванова О.Н. Макрофиты российского шельфа Берингова моря, Командорских островов и юго-восточной Камчатки // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Владивосток, 2004. – 39 с.

142. Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. Макрофиты Командорских островов // Донная флора и фауна шельфа Командорских островов. – Владивосток:

Дальнаука, 1997. – С. 11-58.

143. Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. *Phycodrys valentinae* sp. nov. (Delesseriaceae, Rhodophyta) с обсуждением других видов рода *Phycodrys* из Северной Пацифики // Биол. моря, 2003. – Т. 29, № 4. – С. 240-248.

144. Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. Пальмариевые водоросли (Palmariales, Rhodophyta) из российской акватории Тихого океана. Род *Palmaria* Stackhouse // Известия ТИНРО. – 2010. – Т. 160. – С. 136-148.

145. Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. 2011. Альгологические исследования на острове Старичков (Восточная Камчатка). Жизненная стратегия, рост и размножение Фукуса и ряда других видов морских водорослей // Рыбоводство и рыбное хозяйство, № 1. – С. 24-33.

146. Спасский Н.Н. Литораль юго-восточного побережья Камчатки // Исслед. дальневост. морей СССР, 1961. – Вып. 7. – С. 261-311.

147. Степаньян О.В. Морфо-функциональные перестройки у водорослей-макрофитов Баренцева моря под воздействием нефти и нефтепродуктов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Мурманск, 2003. – 29 с.

148. Суховеева М.В. Видовой состав и распределение макрофитов в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1976. – Т. 100. – С. 144-149.

149. Суховеева М.В. Морфологический состав и экология макрофитов приморского побережья Японского моря // Тр. ВНИРО, 1978. – Т. 124. – С. 6-11.

150. Суховеева М.В. Ламинариевые Камчатского залива и перспективы их использования // Тез. докл. Всесоюзн. сем. «Проблемы производства продукции из красных и бурых водорослей». – Владивосток: ТИНРО, 1987. – С. 38-39.

151. Суховеева М.В., Клочкова Н.Г. Дополнение к флоре водорослей-макрофитов Восточной Камчатки // Новости сист. низш. раст. – Л., 1990. – Т. 27. – С. 40-48.

152. Суховеева М.В., Паймеева Л.Г. Видовой состав, распределение водорослей и морских трав в Амурском заливе (Японское море) // Известия ТИНРО, 1974. – Т. 92. – С. 133-152.

153. Титлянов Э.А., Новожилов А.В., Чербаджи И.И. Анфельция тобучинская: Биология, экология, продуктивность. – М.: Наука, 1993. – 224 с.
154. Тихий океан / Под ред. О.К. Леонтьева. – М.: Мысль, 1982. – 316 с.
155. Толстикова Н.Е. Новые данные по экологии сублиторальных макрофитов в Анадырском заливе Берингова моря // Новости сист. низш. раст. – Л., 1974. – Т. 11. – С. 147-152.
156. Турабжанова И.С. Восстановление полей ламинарии японской (*Laminaria japonica* Aresch.) в прибрежье Приморья // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2009. – 24 с.
157. Усов А.И. Исследование полисахаридов красных морских водорослей // Тр. ВНИРО. 1977. – Т. 124. – С. 65-70.
158. Усов А.И. Полисахариды морских водорослей: Проблемы изучения и использования // Биологически активные вещества морских организмов. – М.: АН СССР, 1990. – Вып. 1. – С. 97-111.
159. Чербаджи И.И., Сабитова Л.И. Влияние факторов среды на интенсивность обмена кислорода, аммония и ортофосфата популяции агарсодержащей водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis* (Ahnfeltiales, Rhodophyta) // Океанология, 2011. – Т. 51. – N. 1. – С. 54-64.
160. Чербаджи И.И., Титлянов Э.А. Биология, экология и продуктивность красной водоросли *Ahnfeltia tobuchiensis* // Биол. моря, 1998. – Т. 24. – № 2. – С. 71-81.
161. Черников О.В., Чикаловец И.В., Молчанова В.И. Лукьянов П.А. Комплексное исследование биологически активных веществ из красной водоросли *Tichocarpus crinitus* // Актуальные проблемы технологии живых систем: матер. II Межд. науч.-техн. конф. молодых ученых, Владивосток, 26-29 сентября 2007 г. – URL: <http://conf.psue.ru/materials/tez/section1>
162. Чмыхалова В.Б. Развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* Ag. в прикамчатских водах // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2005. – 25 с.
163. Хайлов К.М. Прижизненное выделение органических веществ морскими макрофитами и экологические условия прибрежной зоны // Тр. Мурм.

морского биол. института, 1964. – Вып. 5(9). – С. 49-56.

164. Хотимченко С.В. Липиды морских водорослей-макрофитов и трав: Структура, распределение, анализ. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – 234 с.

165. Шошина Е.В. Биология некоторых массовых видов красных водорослей Баренцева и белого морей // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1989. – 16 с.

166. Шошина Е.В. Биология *Ahnfeltia plicata* (Rhodophyta) Белого моря: Препр. – Апатиты: КНЦ АН СССР, 1990а. – 43 с.

167. Шошина Е.В. Возраст, рост, размножение красной водоросли *Phycodrys rubens* в Баренцевом и Белом морях: Препр. – Апатиты: КНЦ АН СССР, 1990б. – 46 с.

168. Шошина Е.В. Определение возраста и возрастной состав популяций красной водоросли *Odonthalia dentata* в Баренцевом и Белом морях // Биол. моря, 1990в. – N 2. С. 34-38.

169. Шошина Е.В. Красные водоросли // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. – Апатиты: КНЦ РАН, 1998а. – С. 187-212.

170. Шошина Е.В. Сезонный рост и размножение *Palmaria palmata* (Rhodophyta) на Мурманском побережье Баренцева моря // Ботан. журн., 1998б. – Т.83. – С.46-55.

171. Шошина Е.В. Динамика ростовых и репродуктивных процессов у водорослей Баренцева моря // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Мурманск, 2001. – 25 с.

172. Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т.1. – Владивосток, ТИНРО-центр, 2001. – 580 с.

173. Abbott I.A. Studies in the foliose red algae of the Pacific coast I. Cryptonemiaceae. // J. Phycol. 1967a. –N. 3. – P. 139-149.

174. Abbott I.A. Studies in the foliose fed algae of the Pacific coast II. *Schizimenia* // Bull. South. California Acad. sci. 1967b. – Vol. 66, N. 3. – P. 161-174.

175. Abbott I.A. Studies in some foliose red algae of the Pacific coast III. Dumontiaceae, Weeksiaceae, Kallymeniaceae // J. Phycol., 1968. – № 4. – P. 180–198.
176. Abbott I.A. On *Abbotia* Perestenko, 1975 (Rhodophyta) // Taxon, 1982. – Vol. 31, N. 2. P. 300-302.
177. Abbott I.A., Hollenberg C.J. Marine algae of California. – Stanford, 1976. – 827 p.
178. Agardh C.A. Systema algarum. – Lundae. – 1824. – 312 p.
179. Agardh J.G. Algae maris Mediterranei et Adriatici. – Paris. – 1842. – 164 p.
180. Agardh J.G. Species, genera et ordines algarum. Lundae, 1851. – Vol. 2. – P. 1-351.
181. Agardh J.G. Om Spetsbergens alger // Akad. Prog. Lund. – 1862.
182. Agardh J.G. Species, genera et ordines algarum. – Lipsiae. – 1876. Vol. III. – Pars. I. – 724 p.
183. Alveal K. The Seaweed Resources of Chili // In: Seaweed Resources of the World. Edited by A.T. Critchley and M. Ohno. – Kanagawa Intern. Fish. Training Centre. – Japan, 1998. – P. 347-363.
184. Andres M., Werlinger C., Palacios M., Navarro N.P. & Cuadra P. Effects of UVB radiation on the initial stages of growth of *Gigartina skottsbergii*, *Sarcothalia crispata* and *Mazzaella laminarioides* (Gigartinales, Rhodophyta) // Proceedings of the International Seaweed Symposium, 2007. – Vol. 18. – P. 225-233.
185. Arakaki, N., Alveal, K., Ramírez, M.E. & Fredericq, S. The genus *Callophyllis* (Kallymeniaceae, Rhodophyta) from the central-south Chilean coast (33° to 41° S), with the description of two new species // Revista Chilena de Historia Natural, 2011. – Vol. 84. – P. 481-499.
186. Ardré F. Sur le cycle du *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J. Agardh (Némastomacée, Gigartinale) // Revue Algologique, Nouvelle Serie, 1977. – Vol. 12. – P. 73-86.
187. Arwidsson T. The Higher Marine Algae hitherto known from Kamtchatka // Rev. Alg. – 1932. – Vol. 6. – P. 147-158.

188. Balakrishnan M.S. Reproduction in some Indian red algae and their taxonomy. – 1960. – Proceed. Sympos.alg. (Dec., 1959).
189. Balakrishnan M.S. Studies on Indian Cryptonemiales. II. Corynomorpha J. Ag. – 1962. – Phytomorph., 12, 1.
190. Barbara I., Gallardo T., Cremades J., Barreiro R., Maneiro I. and Saunders G.W. *Pseudopolyides furcellarioides* gen. et sp. nov. (Gigartinales, Rhodophyta) an erect member of the Cruoriaceae based on morphological and molecular evidence // Phycologia, 2013. – Vol. 52, N. 2. – P. 191-203.
191. Baweja P., Sahoo D. Structure and reproduction of *Grateloupia filicina* (Halymeniaceae, Rhodophyta) from Indian Coast // Algae, 2002. – Vol. 17, N. 3. – P. 167-170.
192. Bjaerke M.R., Rueness J. Effects of temperature and salinity on growth, reproduction and survival in the introduced red alga *Heterosiphonia japonica* (Ceramiales, Rhodophyta) // Botanica Marina, 2004. – Vol. 47. – P. 373-380.
193. Bulboa C.R., Macchiavello J.E. The effects of light and temperature on different phases of the life cycle in the carrageenan producing alga *Chondracanthus chamissoi* (Rhodophyta, Gigartinales) // Botanica Marina, 2001. – Vol. 44. – P. 371-374.
194. Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 1998. – Vol. 73. P. 203-266.
195. Chiang Y.-M. Morphological studies of red algae of the family Cryptonemiaceae // Univ. Calif. publ. Bot., 1970. – N. 58. – P. 1-83.
196. Chopin T., Wagey B.T. Factorial study of the effects of phosphorus and nitrogen enrichments on nutrient and carrageenan content in *Chondrus crispus* (Rhodophyceae) and on residual nutrient concentration in seawater // Botanica Marina, 1999. – Vol. 42, N. 1. – P. 23-31.
197. Clarkston B.E., Saunders G.W. A comparison of two DNA barcode markers for species discrimination in the red algal family Kallymeniaceae (Gigartinales, Florideophyceae), with a description of *Euthora timburtonii* sp. nov. // Botany, 2010. – Vol. 88. – P. 119-131.

198. Clarkston B.E., Saunders G.W. An examination of the red algal genus *Pugetia* (Kallymeniaceae, Gigartinales), with description of *Salishia fifma* gen. & comb. nov., *Pugetia cryptica* sp. nov. and *Beringia wynnei* sp. nov. // *Phycologia*, 2012. – Vol. 51, N. 1. – P. 33-61.
199. Cole K.M., Sheath R.G. Biology of the red algae. – UK: Cambridge University Press, 1990. – 517 p.
200. Dawson E.Y. A guide to the literature and distributions of pacific benthic algae from Alaska to the Galapagos Islands // *Pacific Science*, 1961. – Vol. 15. – P. 370-461.
201. DeCew T., West J.A. Life history relationship between *Gymnogongrus leptophyllus* and *Erythrodermis* (= *Petrocelis*) *haematis* // *British Phycological Journal*, 1977. – Vol. 12. – P. 118.
202. DeCew T.C., West J.A., Silva P.C. The life history and anatomy of *Opuntiella californica* (Gigartinales, Rhodophyceae) // *Phycologia*, 1992a. – Vol. 31, N. 5. – P. 462-469.
203. DeCew T.C., West J.A., Silva P.C. Culture studies on the relationship between *Schizymenia* and *Haematocelis* (Gigartinales, Rhodophyceae) from the Pacific coast of North America // *J. Phycol.*, 1992b. – Vol. 28, N. 4. – P. 559-566.
204. Dixon P.S. Biology of the Rhodophyta. – New York: Hafner Press, 1973. – 251 p.
205. Doty M.S. The marine algae of Oregon. Part II. Rhodophyta // *Farlowia*, 1947. – Vol. 3. – P. 159-215.
206. Falshaw R., Furneaux R.H. Chemotaxonomy of New Zealand red algae in the family Gigartinaceae (Rhodophyta) based on galactan structures from the tetrasporophyte life-stage // *Carbohydrate Research*, 2009. – Vol. 344, N. 2. – P. 210-216.
207. Frazer A.W.J., Brown M.T. Growth of the conchocelis phase of *Porphyra columbina* (Bangiales, Rhodophyta) at different temperatures and levels of light, nitrogen and phosphorus // *Phycological Research*, 1995. – Vol. 43. – P. 249-253.
208. Fredericq S., Hommersand M.H., Freshwater D.W. The molecular systematics of some agar- and carrageenan-containing red algae based on rbcL sequence analysis // *Hydrobiologia*, 1996. – Vol. 326/327. – P. 125-135.

209. Fredericq S., Freshwater D.W., Hommersand M.H. Observations on the phylogenetic systematics and biogeography of the Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) inferred from *rbcL* sequences and morphological evidence // Proceedings of the International Seaweed Symposium, 1999. – Vol. 16. – P. 25-38.
210. Freshwater D.W., Fredericq S., Butler B.S., Hommersand M.H., Chase M.W. A gene phylogeny of the red algae (Rhodophyta) based on plastid *rbcL* // Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 1994. – Vol. 91. – P. 7281-7285.
211. Fries L. Temperature optima of some red algae in axenic culture // Botanica Marina, 1966. – Vol. 9, Issue 1-2. – P. 12-14.
212. Fritsch F.E. The structure and reproduction of the algae. – UK.: Cambridge University Press, 1945. – Voll. 2.
213. Gabrielson P.W., Garbary D.J., Scagel R.F. The nature of the ancestral red alga: Inferences from a cladistic analysis // BioSystems, 1985. – Vol. 18. – P. 335-346.
214. Gabrielson P.W., Garbary D.J. Systematics of red algae (Rhodophyta) // CRC Critical Reviews in Plant Sciences, 1986. – Vol. 3, Issue 4. – P. 325-366.
215. Gabrielson P.W., Thomas B.W. Lindstrom S.C. Keys to the seaweeds and seagrasses of Southeast Alaska, British Columbia, Washington and Oregon. – Phycological Contribution, University of British Columbia, 2006. – Vol. 7. – P. 1-209.
216. Gachon C.M.M., Sime-Ngando T., Strittmatter M., Chambouvet A. and Kim G.H. Algal diseases: spotlight on a black box // Trends Plant Sci., 2010. – Vol. 15. – P. 633-640.
217. Gmelin S.G. Historia fucorum. – Petropoli.: Academia Scientarum, 1768. – 239 p.
218. Goff L.J. The biology of parasitic red algae // Prog. Phycoll. Res., 1982. – Vol. 1. – P. 289-369.
219. Graham L.E., Wilcox L.W. Algae. – USA: Intern. Prentice Hall, 2000. – 640 p.
220. Gretz M.R., McCandless E.L., Aronson J.M., Sommerfeld M.R. The galactan sulfates of the *Conchocelis* phases of *Porphyra leucostricta* and *Bangia atropurpurea* (Rhodophyta) // Journal Exp. Botany, 1983. – Vol. 34. – P. 705-711.

221. Grunow A. Algen und Diatomaceen aus dem Kaspischen Meere // In: Naturwissenschaftliche Beiträge zur Kenntniss der Kaukasusländer (Schneider O ed.). auf Grund seiner Sammelbeute. – Dresden, 1878. – P.98-132.
222. Guiry M.D. The importance of sporangia in the classification of the Florideophycidae // In: Modern approaches to the taxonomy of red and brown algae. D.E.G. Irvine and J.H. Price [eds.]. – Academic Press, London. UK. – 1978. – P. 111-144.
223. Guiry M.D., Cunningham E.M. Photoperiodic and temperature responses in the reproduction of north-eastern Atlantic *Gigartina acicularis* (Rhodophyta: Gigartinales) // Phycologia, 1984. – Vol. 23. – P. 357-367.
224. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2013. – URL: <http://www.algaebase.org>.
225. Gupta R. Red Algae's and its Medicinal and Therapeutic Uses // International Journal of Science Inventions Today, 2012. – Vol. 1. – P. 27-31.
226. Hansen G.I. A revised checklist and preliminary assessment of the macro-benthic marine algae and seagrasses of Oregon // Conservation and Management of Native Flora and Fungi. – Kaye T.N., Liston A., Love R.M., Luoma D.L., Meinke R.J. and Wilson M.V. [Eds.] – Native Plant Society of Oregon, Corvallis, Oregon. 1997. – P. 175-200.
227. Hansen G., Lindstrom C. A morphological study of *Hommersandia maximicarpa* gen. sp. nov. (Kallymeniaceae, Rhodophyta) from the North Pacific // J. Phycol., 1984. – Vol. 20. – P. 476-488.
228. Harder R., Koch W. Life-history of *Bonnemaisonia hamifera* (*Traillella intricata*) // Nature, 1949. – Vol. 163. – P. 106.
229. Harper J.T., Saunders G.W. Molecular systematics of the Florideophyceae (Rhodophyta) using nuclear large and small subunit rDNA sequence data // J. Phycol., 2001. – Vol. 37. – P. 1073-1082.
230. Harper J.T., Saunders G.W. Using molecular data to resolve the taxonomic limits of the genera *Callophyllis*, *Euthora* and *Pugetia* (Kallymeniaceae, Rhodophyta) // Phycological Research, 2002. – Vol. 50, N. 4. – P. 275-282.
231. Hoek van den C. World-wide latitudinal and longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of

Rhodophytan genera // Helgoland Marine Research, 1984. – Vol. 38, N. 2. – P. 227-257.

232. Hommersand M.H., Ott D.W. Development of the carposporophyte of *Kallymenia reniformis* J. Ag. // J. Phycol., 1970. – Vol. 6, N. 4.

233. Hommersand M.H., Fredericq S., Freshwater D.W. Phylogenetic systematics and biogeography of the Gigartinaceae (Gigartinales, Rhodophyta) based on sequence analysis of rbcL // Botanica Marina, 1994. – Vol. 37. – P. 193-203.

234. Hommersand M.H., Fredericq S., Freshwater D.W., Hughey J. Recent developments in the systematics of the Gigartinaceae (Gigartinales, Rhodophyta) based on rbcL sequence analysis and morphological evidence // Phycological Research, 1999. – Vol. 47. – P. 139-152.

235. Hong D.D., Kim T.H., Hwang M.S., Chung I.K., Lee C.-H. Effects of salinity on chlorophyll fluorescence from *Porphyra* thalli and comparison of species with different intertidal distribution // Journ. of Fisheries science and technology, 1998. – Vol. 1, N. 1. – P. 122-128.

236. Hoppe H.A. Marine algae: Their products and constituents // Marine algae in pharmaceutical science. – Berlin; New York, 1982. – Vol. 2. – P. 3-48.

237. Hughey J.R., Silva P.C., Hommersand M.H. Solving taxonomic and nomenclatural problems in Pacific Gigartinaceae (Rhodophyta) using DNA from type material // J. Phycol., 2001. – Vol. 37. – P. 1091-1109.

238. Jiang H., Gao K. Effects of UV radiation on the photosynthesis of conchocelis of *Porphyra haitanensis* (Bangiales, Rhodophyta) // Phycologia, 2008. – Vol. 47. – P. 241-248.

239. Jones P.L., Woelkerling W.J. Some effects of light and temperature on the growth and conceptacle production in *Fosliella cruciata* Bressan (Corallinaceae, Rhodophyta) // Phycologia, 1983. – Vol. 22. – P. 449-452.

240. Kapraun D.F., Freshwater D.W. Estimates of nuclear DNA content in red algal lineages // AoB Plants, 2012.

241. Kasahara K. On the life history of *Turnerella mertensiana* (Rhodophyta, Gigartinales) // Bot. Mag. Tokyo., 1980. – Vol. 93, N. 1030. – P. 117-123.

242. Khotimchenko S.V., Vaskovsky V.E., Klochkova N.G. Polar lipids of marine macrophytic algae as chemotaxonomic marker // Biochem. syst. and ecology, 1990. – Vol. 18, N. 2/3. – P. 93-101.
243. Kjellman F.R. Om Beringhafvets algflora // Kongl. Sven. Vetensk. Akad. Handl., 1889. – Vol. 23, N. 8. – P. 1-58.
244. Klochkova N.G. An annotated bibliography of marine macroalgae of the northwest coast of the Bering Sea and southeast Kamchatka: the first revision of flora // Algae, 1998. – Vol. 13, N. 4. – P. 375-418.
245. Klochkova T.A., Shim G.B., Hwang M.S., Kim G.H. Host-parasite interactions and host species susceptibility of the marine oomycete parasite, *Olpidopsis* sp., from Korea that infects red algae // J. Appl. Phycol., 2012. – Vol. 24. – P. 135-144.
246. Klochkova T.A., Pisareva N.A., Lee J.H., Han J.W., Klochkova N.G., Kim G.H. A gomphonemoid diatom, *Pseudogomphonema kamtschatikum* (Naviculaceae, Ochrophyta), lives inside the red algae *Neoabbottiella* (Halymeniaceae, Rhodophyta) // Phycologia, 2013. – In press.
247. Kraft G.T. Rhodophyta: morphology and classification // In: The biology of seaweeds. Botanical monographs. C.S. Lobban, W.J. Wynne [eds.]. – London, 1981. – Vol. 17. – P. 1-786.
248. Kraft G.T., Robins P.A. Is the order Cryptonemiales (Rhodophyta) defensible? // Phycologia, 1985. – Vol. 24. – P. 67-77.
249. Kraft G.T., Saunders G.W. Bringing order to red algal families: taxonomists ask the jurists 'Who's in charge here?' // Phycologia, 2000. – Vol. 39. – P. 358-361.
250. Kylin H. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. – K. Sven. Vetenskapsakad. Handl., 1923. – Vol. 63. – P. 1-139.
251. Kylin H. The marine red algae in the vicinity of the biological station of Friday Harbor, Wash. // Lunds Univ. Arsskr. N. F. – 1925. – Avd. 2. – Bd. 21. – N. 9. – S. 1-87.
252. Kylin H. Entwicklungsgeschichte der Florideen. – Lunds Univ. Arsskr. – 1928. – N. F. Avd. 2. – P. 1-127.

253. Kylin H. Die Florideenordnung Gigartinales // Lunds Univ. Arsskr. N. F., 1932. – Adv. 2, Bd 28, N. 8. – S. 1-88.
254. Kylin H. Die Gattungen des Rhodophyceen // CWK Gleerups Förlag. Berling, Lundae, 1956. – 673 s.
255. Laing W.A., Christeller J.T., Terzaghi B.E. The effect of temperature, photon flux density and nitrogen on growth of *Gracilaria sordida* Nelson (Rhodophyta) // Botanica Marina, 1989. – Vol. 32. – P. 439-445.
256. Lamouroux M.J.V. Essai sur les genres de la famille des Thalassiophytes non articulées // Ann. Mus. Hist. nat., 1813. – T. 20. – P. 21–47.
257. Lapointe B.E., Duke C.S. Biochemical strategies for growth of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyta) in relation to light intensity and nitrogen availability // J. Phycol., 1984. – Vol. 20. – P. 488-495.
258. Lee J.I., Kim H.G., Geraldino P.L.J., Hwang I.K., Boo S.M. Molecular classification of the genus *Grateloupia* (Halymeniaceae, Rhodophyta) in Korea // Algae, 2009. – Vol. 24. – P. 231-238.
259. Lee R.E. Phycology. Forth edition. – Cambridge University Press. – 2008. – 547 p.
260. Lee R.K.S. A catalogue of the marine algae of the Canadian Arctic National Museum of Canada // Publications in Botany, 1980. – Vol. 9. – P. 1-82.
261. Lee Y., Kang S. A catalogue of the seaweeds in Korea. – 2001. – 662 p.
262. Le Gall L., Saunders G.W. A nuclear phylogeny of the Florideophyceae (Rhodophyta) inferred from combined EF2, small subunit and large subunit ribosomal DNA: establishing the new red algal subclass Corallinophycidae // Mol. Phylogenet. Evol. – 2007. – Vol. 43, N. 3. – P. 1118-1130.
263. Lindstrom S.C. An annotated bibliography of the benthic marine algae of Alaska. – Alaska department of Fish and Game. – 1977. – 172 p.
264. Lindstrom S.C. New blade initiation in the perennial red alga *Constantinea rosa-marina* (Gmelin) Postels et Ruprecht (Cryptonemiales, Dumontiaceae) // Jap. J. Phycol., 1980. – Vol. 28. – P. 141-150.

265. Linstrom S.C. Female reproductive structures and strategy in a red alga, *Constantinea rosa-marina* (Gmelin) Postels et Ruprecht (Dumontiaceae, Cryptonemiales) // Jap. J. Phycol., 1981. – Vol. 29. – P. 251-257.
266. Linstrom S.C., Scagel R.F. The marine algae of British Columbia, northern Washington, and southeast Alaska: division Rhodophyta (red algae), class Rhodophyceae, order Gigartinales, family Dumontiaceae, with an introduction to the order Gigartinales // Can. J. of Botany, 1987. – Vol. 65, N. 11. – P. 2202-2232.
267. Lueder U.H., Wiencke C., Knoetzel J. Acclimation of photosynthesis during and after six months of darkness in *Palmaria decipiens* (Rhodophyta): a study to simulate Antarctic winter sea ice cover // J. Phycol., 2002. – Vol. 38, N. 5. – P. 904-913.
268. Lund S. The marine algae of East Greenland. I. Taxonomical part. Meddr Grønland. 1959. – Vol. 1. – P. 1-247.
269. Maegawa M, Kunieda M., Kida W. The influence of ultraviolet radiation on the photosynthetic activity of several red algae from different depths // Jap. J. Phycol., 1993. – Vol. 41. – P. 207-214.
270. Maggs C.A., Gabrielsen T.M. Red algal systematics: 25 years of turbulent progress // In: Out of the Past; collected reviews to celebrate the jubilee of the British Phycological Society. T.A. Norton [ed.]. – The British Phycological Society, Belfast, Ireland, 2003 – P. 103-114.
271. Makarov M.V. Influence of ultraviolet radiation on the growth of the dominant macroalgae of the Barents Sea // Chemosphere: Global Change Science. Climate Change Effect on Northern Terrestrial and Freshwater Ecosystems. – 1999. – Vol. 1, N. 4. – P. 461-469.
272. Makarov V.N., Makarov M.V., Schoschina E.V. Seasonal dynamics of growth in the Barents Sea seaweeds: endogenous and exogenous regulation // Botanica Marina, 1999. – Vol. 42, N. 1. – P. 43-49.
273. Masuda M., Abe T., Kawaguchi S., Phang S.M. Taxonomic notes on marine algae from Malaysia I. Six species of Rhodophyta // Botanica Marina, 1999. – Vol. 42. – P. 449-458.

274. Martinez B., Rico J.M. Seasonal variation of P content and major N pools in *Palmaria palmata* (Rhodophyta) // J. Phycol., 2002. – Vol. 38. – P. 1082-1089.
275. Masuda M., Kurogi M. The life history of *Gigartina ochotensis* (Ruprecht) Ruprecht (Rhodophyta) in culture // Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, 1981. – Series V (Botany). – Vol. 12. – P. 165-171.
276. Meeuse B.J.D., Andries M., Wood J.A. Floridean starch // J. Exp. Bot., 1960. – Vol. 11. – P. 129-140.
277. Mondragon J., Mondragon Jeff. Seaweeds of the Pacific Coast: common marine algae from Alaska to Baja California. – Monterey, California, 2003. – 96 p.
278. Monotilla W.D., Notoya M. Growth and development of *Porphyra marcosii* (Bangiales, Rhodophyta) under different temperatures and photoperiod // Philippine Journal of Science, 2010. – Vol. 139, N. 2. – P. 197-206.
279. Nagai M. Meeresalgen aus Kamtschatka // Thrans. Sapporo Nat., Hist. Soc. – 1933. – Vol. 13, N 1. – P. 12-19.
280. Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. I // J. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ., 1940. – Vol. 46. – P. 1-137.
281. Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. II // J. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ., 1941. – Vol. 46. – P. 139-310.
282. Nakashima et al. Antiretroviral activity in a marine red alga: reverse transcriptase inhibition by an aqueous extract of *Schizymenia pacifica* // Journ. Cancer Res. Clin. Oncol., 1987. – Vol. 113. N. 5. – P. 413-416.
283. Neushul M. Antiviral carbohydrates from marine red algae // Hydrobiologia, 1990. – Vol. 204-205, N. 1. – P. 99-104.
284. Nonomura A.M., West J.A. Host specificity of *Janczewskia* (Ceramiales, Rhodophyta) // Phycologia, 1981. – Vol. 20. – P. 251-258.
285. Norris R.E. Morphological studies on the Kallymeniaceae // University California Publish. Botany, 1957. – Vol. 28. – P. 251-334.
286. Okamura K. Icones of Japanese algae // Tokyo. 1914. – Vol. 3, N. 5. – P. 79-98.

287. Okamura K. Algae from Kamtschatka // Rec. Oceanogr. Works Jap. – Tokyo, 1928. – Vol. 1, N. 1. – P. 52-55.
288. O'Clair R.M., Lindstrom S.C. North Pacific Seaweeds. – Auke Bay Alaska: Plant Press, 2001. – 159 p.
289. Oltmanns F. Morphologie und Biologie der Algen. – Fischer, Jena, Germany, 1904-1905.
290. Ottmann F. Evaluating carbon metabolism of *Porphyra* based on irradiance, temperature and nutrient concentrations // J. Phycol., 2001. – Vol. 37, N. 3. – P. 39.
291. Poll WH van de, Eggert A., Buma A.G.J. and Breeman A.M. Temperature dependence of UV radiation in Arctic and temperate isolates of three red macrophytes // Eur. J. Phycol., 2002. – Vol. 37. – P. 59-68.
292. Powell J. A short day photoperiodic response in *Constantinea subulifera* // Am. Zool., 1986. – Vol. 26. – P. 479-487.
293. Printz H. Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes // Skr. Norske Vidensk.-Akad., 1926. – Vol. 5. – P. 1-274.
294. Pueschel C.M., Cole K.M. Rhodophycean pit plugs: an ultrastructural survey with taxonomic implications // Amer. J. of Botany, 1982. – Vol. 69. – P. 703-720.
295. Rennis D.S., Ford T.W. A survey of antigenic differences between phycoerythrins of various red algal (Rhodophyta) species // Phycologia, 1992. – Vol. 31, N. 2. – P. 192-204.
296. Rico J.M., Fernández C. Seasonal nitrogen metabolism in an intertidal population of *Gelidium latifolium* (Gelidiaceae, Rhodophyta) // Eur. J. Phycol., 1996. – Vol. 31. – P. 149-155.
297. Rosenvinge L.K. Grønlands Havalger Meddelelser om Grønland. 1893. – Vol. 3. – P. 763-981.
298. Rosenvinge L.K. The marine algae of Denmark: Contributions to their natural history. Part IV. Rhodophyceae. IV (Gigartinales, Rhodymeniales, Nemastomatales) // K. danske Vidensk. Selsk. Skr. 7 Raekke Nat. Math. Afd. 7. 1931. – P. 489-628.

299. Ryabushko L.I. Fouling diatoms on the benthic plants of the Black Sea by cape Omega // *Hydrobiol. Journ.*, 1996. – Vol. 32, N. 2. – P. 15-22.
300. Sailling P. Recent developments in the international seaweed industry // 17th Intern. Seaweed Sympos. – Cape Town, South Africa, 2001. – P. 84.
301. Saunders G.W. A DNA barcode examination of the red algal family Dumontiaceae in Canadian waters reveals substantial cryptic species diversity. 1. The foliose *Dilsea*–*Neodilsea* complex and *Weeksia* // *Botany*, 2008. – Vol. 86, N. 7. – P. 773-789.
302. Saunders G.W., Kraft G.T. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). II. Recognition of the Halymeniales ord. nov. // *Can. J. of Botany*, 1996. – Vol. 74. – P. 694-707.
303. Saunders G.W., Chiovitti A., Kraft G.T. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 3. Recognizing the Gigartinales sensu stricto // *Can. J. of Botany*, 2004. – Vol. 82. – P. 43-74.
304. Saunders G.W., Hommersand M.H. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data // *Amer. J. of Botany*, 2004. – Vol. 91. – P. 1494-1507.
305. Saunders G.W., Kraft G.T. A molecular perspective on red algal evolution: focus on the Florideophycidae // *Plant Systematics and Evolution (Supplement)*. – 1997. – Vol. 11. – P. 115-138.
306. Scagel R.F. An annotated list of the marine of British Columbia and Northern Washington // *Nat. Mus. Canada. Bull.* 150, biol. ser., 1957. – Vol. 52. – P. 1-289.
307. Scagel, R.F., Gabrielson, P.W., Garbary, D.J., Golden, L., Hawkes, M.W., Lindstrom, S.C., Oliveira, J.C. & Widdowson, T.B. A synopsis of the benthic marine algae of British Columbia, southeast Alaska, Washington and Oregon. – *Phycological Contributions*, University of British Columbia, 1989. – 532 p.
308. Schmitz F. Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen // *Flora*. – 1889. Bd 72. – H. 5. – S. 435–456.

309. Schmitz F. [6. Klasse Rhodophyceae] 2. Unterklasse Florideae // In A. Engler [ed.], Syllabus der Vorlesungen u.ber specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik ... Grosse Ausgabe, 16–23. – Gebr. Borntraeger, Berlin, Germany, 1892.

310. Schmitz F., Hauptfleisch P.. Rhodophyllidaceae // In: Engler A., Prantl K. [eds.] Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten. Teil 1, Abteilung 2., 1897. – P. 366-382.

311. Schneider C.W., Wynne M.J. A synoptic review of the classification of red algal genera a half century after Kylin's "Die Gattungen der Rhodophyceen" // Botanica Marina, 2007. – Vol. 50. – P. 197-249.

312. Schotter G. Recherches sur les Phyllophoracees. Notes posthumes publiees par J. Feldmann et M.-F. Magne // Bul. Inst. Oceanogr. Monaco, 1968. – T. 67, N. 1383. – 99 p.

313. Selivanova O.N. *Gloiocladia guiryi* (Selivanova) comb. nov. – a new name for the first member of the family Faucheaceae (Rhodymeniales, Rhodophyta) from the Russian Pacific // Phycologia, 2009. – Vol. 48, N. 5. – P. 439-440.

314. Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. Marine algae of the Commander Islands. Preliminary remarks on the revision of the flora. III. Rhodophyta // Botanica Marina, 1997. – Vol. 40. – P. 15-24.

315. Setchell W.A. Notes on algae. I // Zoe. 5. – 1901. – P. 121-129.

316. Setchell W.A. A revision of the genus *Constantinea* // Nuova Notarisia, 1906. – Vol. 17. – P. 162-173.

317. Silva P.S. Comments on the commentary by Kraft & Saunders [Phycologia 39: 258-261 (2000)] // Phycologia, 2002. – Vol. 41. – P. 99-100.

318. Silva P.C., Johansen H.W. A reappraisal of the order Corallinales (Rhodophyceae) // British Phycological Journal, 1986. – Vol. 21. – P. 245-254.

319. South G.R., Hooper R.G. The life history of *Turnerella pennyi* (Harv.) Schmitz // British Phycological Journal, 1972. – Vol. 7. – P. 221-233.

320. Sussmann A., DeWreede R. Seasonality of red algal crust '*Petrocelis franciscana*' (Gigartinales, Rhodophyta) on boulder-strewn shores of Southern British Columbia, Canada // *Phycological Research*, 2001. – Vol. 49. – P. 51-59.
321. Sutherland J.E., Lindstrom S.C., Nelson W.A., Brodie J., Lynch M.D.J., Hwang M.S., Choi H.-G., Miyata M., Kiruchi N., Oliveira M.C., Farr T., Neefus Ch., Mols-Mortensen A., Milstein D., Müller K.M. A new look at an ancient order: generic revision of the Bangiales (Rhodophyta) // *J. Phycol.*, 2011. – Vol. 47. – P. 1131-1151.
322. Tai V., Lindstrom S.C., Saunders G.W. Phylogeny of the Dumontiaceae (Gigartinales, Rhodophyta) and associated families based on SSU rDNA and internal transcribed spacer sequence data // *J. Phycol.*, 2001. – Vol. 37, N. 1. – P. 184-196.
323. Takenouti A., Ohtani K. Currents and water masses in the Bering Sea: A review of Japanese work // *Oceanography of the Bering sea with emphasis on renewable resources.: Proc. of Intern. Symp. for Bering Sea Study* (31 Jan. – 4 Feb. 1972, Hokodate, Japan). – Fairbanks, Alaska, 1974. – P. 39-57.
324. Tokida J. Notes on some new or little known marine algae (2) // *J. Jap. Botany*, 1948. – Vol. 22, N. 3-4. – P. 37-40.
325. Tokida J. The marine algae of Southern Saghalien // *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1954. – Vol. 2, N. 1. – P. 1-264.
326. Umezaki I. The life history of *Hyalosiphonia caespitosa* (Dumontiaceae, Rhodophyta) // *J. Jap. Botany*, 1972. – Vol. 47, N. 9. – P. 277-288.
327. Usov A.I., Klochkova N.G. Polysacharides of algae. 45. Polysacharide Composition of Red Seaweeds from Kamchatka Coastal Waters (Northwestern Pacific) Studied by Reductive Hydrolysis of Biomass // *Botanica Marina*, 1992. – Vol. 35, N. 5. – P. 371-387.
328. Vergés A., Rodriguez-Prieto C. Vegetative and reproductive morphology of *Kallymenia patens* (Kallymeniaceae, Rhodophyta) in the Mediterranean Sea // *Botanica Marina*, 2006. – Vol. 49, N. 4. – P. 310-314.
329. Voskoboinikov G.M., Breeman A., Hoek C., Makarov V., Shoshina E. Influence of temperature and photoperiod on the growth of northeast Atlantic isolates of *Phycodrys rubens* from different latitudes // *Botanica Marina*, 1996. – Vol. 39. – P. 341-346.

330. West J.A. The life history of *Petrocelis franciscana* // Brit. Phycol. J., 1972. – Vol. 7. – P. 299-308.
331. West J.A., Hommersand M.H. Rhodophyta: life histories // In: C.S. Lobban and M.J. Wynne [eds.], The biology of seaweeds. – Blackwell Scientific, Oxford, UK., 1981. – P. 133-193.
332. Withall R.D., Saunders G.W. Combining small and large subunit ribosomal DNA genes to resolve relationships among orders of the Rhodymeniophycidae (Rhodophyta): recognition of the Acrosymphytales ord. nov. and Sebdeniales ord. nov. // Eur. J. Phycol., 2006. – Vol. 41, N. 4. – P. 379-394.
333. Woelkerling WJ. An introduction // In: Cole K.M., Sheath R.G. [eds.]. – Biology of the red algae. – Cambridge: Cambridge University Press, 1990. – P. 1-6.
334. Womersley H.B.S. The marine benthic flora of southern Australia. Part IIIA – Bangiophyceae and Florideophyceae (Acrochaetiales, Nemaliales, Gelidiales, Hildenbrandiales and Gigartinales sensu lato). – Canberra: Australian Biological Resources Study, 1994. – P. 1-508.
335. Wynne M.J., Heine J.N. Collections of marine red algae from St. Matthew and St. Lawrence Islands, the Bering Sea // Nova Hedwigia, 1992. – Vol. 55. – P.55-97.
336. Yamada Y. Marine algae from Urup, Middle Kuriles, especially from the Vicinity of Iema Bay // Scientific Papers of the Institute of Algological Research. Hokkaido Imperial University. – Vol. 1, N. 1. – 1935.
337. Yoon H.S., Muller K.M., Sheath R.G., Ott F.D., Bhattacharya D. Defining the major lineages of red algae (Rhodophyta) // J. Phycol., 2006. – Vol. 42, N. 2. – P. 482-492.
338. Yoshida T. Marine algae of Japan. – Tokyo: Uchida Rorakuho publishing, 1998. – 1222 p.
339. Yoshida T., Nakajima Y., Nakata Y. Check-list of marine algae of Japan (revised in 1990) // Jap. J. Phycol., 1990. – Vol. 38. – P. 269-320.