

На правах рукописи

СЕЛИВАНОВА Ольга Николаевна

**МАКРОФИТЫ РОССИЙСКОГО ШЕЛЬФА БЕРИНГОВА МОРЯ,
КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ И ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ**

03.00.16 - экология

03.00.05 - ботаника

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Владивосток

2004

Работа выполнена в лаборатории гидробиологии Камчатского филиала
Тихоокеанского института географии ДВО РАН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, ст.н.с. Селедец Виталий Павлович
доктор биологических наук, профессор Азбукина Зинаида Максимовна
доктор биологических наук, профессор Титлянов Эдуард Антонинович

Ведущее учреждение:

Институт биологии моря ДВО РАН

Защита состоится « 5 » октября 2004 г. в « 10 » час. на заседании
диссертационного совета Д 212.056.02 при Дальневосточном государственном
университете по адресу: 690000, г. Владивосток, ул. Мордовцева, 12, к. 139.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Дальневосточного
государственного университета

Автореферат разослан «_____» августа 2004 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

А.В. Поддубный

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

АКТУАЛЬНОСТЬ ПРОБЛЕМЫ. Изучение видового состава любой группы организмов является основой дальнейших научных исследований, важных как для развития фундаментальной науки, так и для решения прикладных задач рационального природопользования и охраны окружающей среды. Водоросли-макрофиты являются одним из ведущих компонентов бентоса шельфа Восточной Камчатки и важнейших растительных ресурсов региона, поэтому их изучение имеет большую значимость. В настоящее время в связи с интенсивным использованием морских природных ресурсов и возрастающей угрозой сокращения биологического разнообразия прибрежных экосистем эта проблема становится особенно актуальной.

Исследования по морским водорослям прикамчатского шельфа проводятся уже давно, им посвящено большое количество работ, как общих флористических сводок, так и отдельных таксономических публикаций. Однако эта обширная акватория исследована во флористическом отношении крайне неравномерно, и наряду с хорошо изученными районами (Командорские о-ва, Авачинская губа) имеется ряд «белых пятен» (например, южная часть побережья Камчатки). Такие информационные пробелы не позволяют получить достоверное представление о современной структуре флоры всего изучаемого региона и реконструировать целостную картину истории ее формирования. Кроме того, содержащаяся в литературе фикологическая информация разрозненна, заметно устарела и требует ревизии с учетом значительных изменений в систематике водорослей, произошедших благодаря внедрению новейших методов исследования. На современном этапе развития науки для решения задач систематики традиционного морфолого-анатомического подхода недостаточно. Гораздо более точную и объективную характеристику вида и филогенетических связей между представителями отдельных групп организмов позволяют получить методы молекулярно-генетического анализа. В фикологии такие методы начали применяться относительно недавно, и полученная с их помощью новейшая информация в российской литературе пока не отражена.

Инвентаризация флоры дает неполное представление о биоразнообразии, характеризуя лишь его таксономическую составляющую. Для разработки научной концепции сохранения биоразнообразия этого недостаточно. Между тем, сохранение ныне существующего природного биоразнообразия представляется актуальным не только в научном аспекте, но и значимым для выживания человечества. Необходима оценка экологического разнообразия, обусловленного соотношением видов в экосистеме, иначе говоря, получение данных по ее структуре. Такая интегральная оценка важна для сравнения ненарушенных природных экосистем и подвергшихся антропогенному воздействию. Но надежные методы изучения экологического разнообразия пока не разработаны. Главная преграда – длительность и трудоемкость сбора первичного материала по множеству групп организмов, составляющих экосистему. Использование в качестве индикаторов отдельных видов до сих пор не обеспечивало интегральную оценку состояния экосистемы. С.И. Розановым (1999) была высказана идея более обобщенного подхода, опирающегося на сукцессионные закономерности развития экосистем, и предложена формула оценки экологического разнообразия через определение «коэффициента стенобионтности». Этот подход применим при использовании макрофитов в качестве организмов-индикаторов, но из-за сложности оценки их стенобионтности возникла необходимость в поиске иных экологических показателей. Проведенное исследование позволяет решить эту задачу.

ЦЕЛЬЮ ИССЛЕДОВАНИЯ является анализ бентосной альгофлоры мелководных зон шельфа юго-восточной Камчатки, Командорских о-вов и Берингова моря, выяснение роли водорослей-макрофитов в формировании донных морских сообществ, адаптивной стратегии и конкурентных отношений между отдельными видами водорослей, поиск интегральных показателей для оценки экологического состояния прибрежных экосистем.

ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ: 1) провести инвентаризацию видового состава макрофитов шельфа Восточной Камчатки и Командорских о-вов и ревизию сведений по морской флоре региона на

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАБОТЫ. Данная работа может быть использована в качестве справочного пособия по современной таксономии и номенклатуре морских водорослей. По результатам проведенных исследований 11 редких видов макрофитов предложены к включению в Красную Книгу Камчатской области.

Исследуемый район, за исключением Авачинской губы – один из экологически благополучных в дальневосточных морях России, и его можно считать пригодным для добычи водорослей для употребления местным населением и частичного экспорта сырья. Имеющиеся в работе сведения о видовом составе, распределении и биомассе водорослей могут быть использованы для научно обоснованных рекомендаций по их добыче.

В результате изучения поглощающей способности бурых водорослей, предложен метод очистки морской воды с помощью санитарной марикультуры. Самым подходящим объектом для культивирования является *Laminaria bongardiana*. Возможно использование высушенных тканей этих водорослей в качестве сорбентов в дополнение к другим способам очистки воды.

ЗАЩИЩАЕМЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ. 1. В результате ревизии флоры макрофитов изучаемого региона Северной Пацифики выявлены значительные информационные пробелы в отечественной литературе в области систематики водорослей. Проведенное обобщение разрозненной фикологической информации и собственных данных автора, модернизация с применением методов молекулярно-генетического анализа и унификация информации (выработка единой с зарубежными учеными трактовки таксонов) позволяют устранить или, по крайней мере, существенно сократить эти пробелы.

2. Флора морских водорослей изученных регионов, исходя из данных систематического анализа, является пестрой по видовому составу и аллохтонной по происхождению. Важнейшими экологическими факторами существования современных флор макрофитов выступают морские течения. Флора Берингова моря, предположительно, сформированная преимущественно за счет низкореальных элементов, адаптировавшихся к развивавшемуся на протяжении кайнозоя похолоданию, пополняется в результате проникновения высокореальных и арктических видов из Арктики благодаря холодноводному Восточно-Камчатскому течению. Флора Командорских о-вов, будучи, по-видимому, азиатской по происхождению, обогащается за счет проникновения американских элементов, благодаря течениям, идущим от Аляски.

3. Для шельфа Восточной Камчатки в целом типично поясное распределение макрофитов с выраженными границами между зонами, на Командорских о-вах оно ближе к мозаичному. На этих островах наблюдается нарушение вертикальной стратификации вплоть до инверсии поясов и смещение глубоководных видов и ассоциаций в более верхние горизонты, что возможно объяснить особенностями климата и гидрологии региона.

4. Метод оценки состояния экосистем по коэффициенту стенобионтности, основанный на закономерностях сукцессионных процессов и учитывающий обилие и ценотическую роль видов (экологическое разнообразие) (Розанов, 1999) может служить адекватной научной основой для биоиндикации экологического состояния морских водоемов. Главный недостаток метода – в критериях выделения стено- и эврибионтных видов. Некоторая адаптация метода с заменой показателя «бионтности» на показатель «токсобности» (устойчивости к загрязнению органической и неорганической природы), который несложно определяется у макрофитов, позволяет использовать их в качестве организмов-индикаторов при биомониторинге.

ЛИЧНЫЙ ВКЛАД СОИСКАТЕЛЯ. Основная часть данных получена автором самостоятельно, а также с участием сотрудников КФ ТИГ ДВО РАН Г.Г. Жигадловой и Е.А. Иванюшиной. Молекулярно-генетические анализы водорослей проведены в Лаборатории систематики Университета Хоккайдо (Япония) совместно с докторами Казухиро Когаме и Норишиге Йотсукурой. Химические анализы воды, использованные автором, выполнены сотрудниками Камчатской гидрохимлаборатории под руководством И.И.Коднянской. Анализ фукуса на содержание тяжелых металлов выполнен к.б.н. Т.М. Малиновской.

БЛАГОДАРНОСТИ. Выражаю глубокую и искреннюю признательность вышеупомянутым коллегам за плодотворное сотрудничество. Благодарю также докторов биологических наук К.Л. Виноградову, Н.Г. Клочкову, Ю.Е. Петрова, Л.П.Перестенко и профессоров Мичио Масуду, Шигео Кавагучи, Масафуми Ииму, Тадао Йошиду, Шоджи Кавашиму, Изабеллу Эбботт, Пола Силву, Пола Габриэльсона, Майкла Уинна, Майкла Гайри и Гэйл Хэнсен за консультации при определении водорослей и выяснении спорных проблем систематики. Благодарю д.б.н. А.И. Кафанова за критическое чтение рукописи автореферата. Особую признательность выражаю д.б.н., профессору Н.К. Христофоровой за научные консультации и всестороннюю поддержку моей работы.

АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ. Основные результаты диссертационной работы были доложены на 14 международных, 3 всероссийских (всесоюзных) и 4 региональных конференциях: I Всесоюзной конференции «Актуальные проблемы современной альгологии» (Черкассы, 1987); Региональной научно-практической конференции «Биологические ресурсы Камчатского шельфа, их рациональное использование и охрана» (Петропавловск-Камчатский, 1987); III Всесоюзной конференции по морской биологии (Севастополь, 1988); Всероссийской конференции «Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса (включая промысел)» (Астрахань, 1994); Международной конференции по долговременным изменениям в морских экосистемах (Аркашон, Франция, 1995); 31-м Европейском конгрессе по морской биологии (Санкт-Петербург, 1996); Международном симпозиуме по восстановлению среды обитания в закрытых морских акваториях (Тойохаши, Япония, 1996); Международном Океанологическом симпозиуме 'Pacific Rim-97' (Сингапур, 1997); ежегодной встрече Западного Общества натуралистов (Монтерей, Калифорния, США, 1997); четырех Международных Тихоокеанских конгрессах: PACON-96 (Гонолулу, Гавайи, США, 1996), PACON-97 (Гонконг, 1997), PACON-98 (Сеул, Корея, 1998), PACON-99 (Москва, Россия, 1999); трех научных конференциях по сохранению биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей (Петропавловск-Камчатский, 2000; 2001; 2002); Международной междисциплинарной конференции «Человек в прибрежной зоне: опыт веков» (Петропавловск-Камчатский, 2001); двух Российско-японских симпозиумах по проблемам экологии и природопользования на Камчатке – II (Петропавловск-Камчатский, Россия, 1996); III – (Токио, Япония, 1999); ежегодной встрече Фикологического Общества США (Гленеден Бич, Орегон, США, 2003); Российско-японском симпозиуме по проблемам систематики морских водорослей (Саппоро, Япония, 2003).

ПУБЛИКАЦИИ. По теме диссертации опубликовано 50 работ.

ОБЪЕМ И СТРУКТУРА ДИССЕРТАЦИИ. Диссертация состоит из введения, восьми глав, выводов, списка литературы и 5 приложений. Работа изложена на 456 страницах, имеет 19 текстовых рисунков и 12 таблиц. Список литературы включает 824 источника, из них 631 иностранных.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ ПО АЛЬГОФЛОРЕ ИЗУЧЕННОЙ МОРСКОЙ АКВАТОРИИ

Вся прибрежная акватория дальневосточных морей России была разделена на 7 крупных флористических регионов: 1) Япономорский; 2) Малокурильский; 3) Южнокурильский; 4) Северокурильский; 5) Охотоморский; 6) Берингоморский; 7) Командорский (Перестенко, 1994). Акватория, на которой нами проводились фикологические исследования, имеет большую протяженность с юга на север и захватывает почти все восточное побережье Камчатки. Она включает 2 последних из вышеперечисленных флористических регионов: Берингоморский и Командорский. В данной работе введено дополнительное подразделение Берингоморского региона на 2 практически равных по географической протяженности и флористической значимости субрегиона, которые названы собственно Берингоморским (в географических границах Берингова моря от залива Озерной до Берингова пролива) и Южно-Камчатским, который охватывает прибрежную акваторию по югу Камчатка от мыса Лопатка до Камчатского залива включительно. Все акватории рассматриваются в соответствии с их географическим положением, с юга на север, начиная с самого южного из изученных участков Южно-Камчатского субрегиона – мыса Лопатка.

Южно-Камчатский субрегион

1. Мыс Лопатка

Эта морская акватория во флористическом отношении изучена значительно хуже, чем другие участки побережья Камчатки. Литературные данные по морской флоре этой части шельфа Камчатки крайне скудны. Специальных публикаций по альгофлоре этой акватории нет, самые общие сведения о произрастающих здесь морских водорослях содержатся в работах Блиновой, Гусаровой (1971), Селивановой (1988а), Ключковой, Березовской (1997), Ключковой (Klochko, 1998) (тихоокеанское побережье) и Возжинской (1965), Возжинской, Блиновой (1970), А. Зиновой и др. (1980) (охотоморское побережье). Более подробная и конкретная информация о водорослях тихоокеанской части мыса Лопатка содержится в работе, посвященной морским водорослям Южно-Камчатского заказника (Селиванова, 2002а). Предлагаемый в данной работе список водорослей является, по сути, первым аннотированным списком, основанным на изучении оригинальных материалов автора, но список, очевидно, далеко не полон, и для его завершения необходимы дополнительные исследования.

2. Авачинский залив

Во флористическом отношении этот район – наиболее хорошо изученная акватория тихоокеанского побережья Камчатки. Сведения по альгофлоре Авачинского залива имеют уже достаточно давнюю историю и весьма многочисленны. Некоторая информация по морским водорослям этой акватории содержится в работах классиков фикологии XVIII-XIX веков: Гмелина (Gmelin, 1768), Постельса и Рупрехта (Postels et Ruprecht, 1840), Рупрехта (Ruprecht, 1850) и многих исследователей XX века, российских и зарубежных: Воронихина (1914), Савича (1914), Окамуры (Okamura, 1928), Арвидссона (Arwidsson, 1932), Нагаи (Nagai, 1933), Е. Зиновой (1933, 1954а), Гайла (1936), Виноградова (1946), Спасского (1961), Петрова (1965, 1972, 1973, 1974), Блиновой, Гусаровой (1970, 1971), Виноградовой (1974, 1979),

Виноградовой и др. (1978), Ключковой (1977), Перестенко (1982, 1983, 1988б, 1994), Гусаровой, Семкина (1986), Пржеменецкой (1988), Суховеевой, Ключковой (1990), Ключковой, Березовской (1997; 2001), Ключковой (Klochkova, 1998); Н.Г. и Т.А. Ключковых (1998); Ошуркова (2000), Кусакина и др. (2002), а также в публикациях автора (Селиванова, 1987б; 1988а, б, в; 1989; 1997; 2003; Selivanova, 1996а; 1997с; 1999; Ключкова, Селиванова, 1989; Masuda a. Selivanova, 1989). Несмотря на обширный список литературы по флоре региона, исследования пока далеки от завершения, а с учетом динамических изменений в макрофитобентосе Авачинской губы, вызванных антропогенным прессом, существует настоятельная необходимость продолжать их и сделать неременной составляющей биоценологического мониторинга этой акватории.

3. Кроноцкий и Камчатский заливы

По сравнению с Авачинским заливом флора этих двух более северных акваторий Восточной Камчатки изучена значительно слабее. Можно упомянуть лишь небольшое число статей по флоре этих заливов (Ключкова, 1976, 1977; Демешкина, 1983; Гусарова, 1987; Ключкова, Суховеева, 1987).

Командорский регион

Бентосная флора Командорских о-вов изучается уже более века. Со времени выхода в свет публикации Чельмана (Kjellman, 1889) сборы макрофитов проводились здесь с той или иной степенью регулярности. Флористические списки морских водорослей островов приведены в работах Е.А. Кардаковой-Преженцовой (1938), Е.С. Зиновой (1940), некоторые сведения содержатся также в статье Е.Ф. Гурьяновой (1935). Выполнявшиеся в последующие годы эпизодические сборы водорослей дополнили коллекцию Ботанического института РАН (Санкт-Петербург) и были обработаны А.Д. Зиновой, К.Л. Виноградовой, Л.П. Перестенко, Ю.Е. Петровым. Таксономические работы Виноградовой (1967, 1974, 1979) посвящены зеленым водорослям, Петрова (1965, 1972, 1973) - бурым, А. Зиновой (1965, 1972) и Перестенко (1967 а, б, 1973, 1975 а, б, 1976, 1977а, б, 1981, 1982 а, б, 1983, 1986, 1994) - красным водорослям. Сведения о макрофитах Командор содержатся также в ряде работ дальневосточных фикоологов (Макиенко, 1970 а, б; Тараканова, 1978; Ключкова, 1980; Ключкова, Демешкина, 1985; Селиванова, 1987а, 1988а, 1997; Ключкова, Селиванова, 1989; Masuda a. Selivanova, 1989; Иванюшина и др., 1991; Selivanova, Zhigadlova, 1993, 1997а, б, с; 1999; Кусакин, Иванова, 1995; Selivanova, 1997а, б; Селиванова, Жигадлова, 1997; 2000; 2003а). Наиболее тщательно изучены красные водоросли Командорских о-вов (Перестенко, 1994). Другие отделы водорослей изучены значительно слабее.

Таким образом, при относительной многочисленности разрозненных работ, в той или иной мере касающихся командорских водорослей, необходимо было составление подробного аннотированного списка макрофитов островов, соответствующего современным систематическим данным. Видовые списки морских водорослей Командорских о-вов в целом и о-вов Беринга и Медный в отдельности были опубликованы нами в серии статей (Selivanova, 1997а; Selivanova, Zhigadlova, 1997 а, б, с; Селиванова, Жигадлова, 1997, 2000, 2003а). Однако опубликованные сведения уже успели устареть и нуждаются в значительном обновлении с учетом современных изменений в систематике.

Берингоморский субрегион

Морская флора российской части Берингова моря, в отличие от флоры Командор, исследована значительно слабее. Хотя изучение альгофлоры Берингова моря начались более 200 лет назад, имеющиеся на настоящий

момент сведения по составу и структуре бентосной растительности весьма скудны. Здесь практически никогда не проводились регулярные полевые наблюдения, и исследования в этой акватории были редкими и эпизодическими. Поэтому литературные данные по флоре российского шельфа Берингова моря сравнительно немногочисленны. Специальные публикации на эту тему ограничиваются небольшим числом работ (Виноградова, 1973а, 1978; Перестенко, 1988а; Т. Ключкова, 1999; Жигадлова, 2000; Жигадлова, Селиванова, 2004, в печати), но некоторая информация по макрофитам этой акватории содержится в ряде более общих таксономических, флористических и гидробиологических работ (Конгиссер, 1933; Петров, 1972; Виноградова, 1973 б, в; 1974; 1979; Виноградова и др., 1978; Виноградова, Перестенко, 1978; Кусакин, Иванова, 1978; 2002; Ключкова, Демешкина, 1985; Гусарова, Семкин, 1976; Перестенко, 1994; Ключкова, Винникова, 1995; Ключкова, Березовская, 1997; Klochko, 1998; Селиванова, Жигадлова, 2003б). Наиболее подробная и современная информация по водорослям российского побережья Берингова моря содержится в статье автора, опубликованной в электронной версии по адресу: (<http://ucjeps.berkeley.edu/constancea/83/selivanova/Selivanova.html>).

Нами изучались водоросли той части российского побережья Берингова моря, которая входила в состав Камчатской области в ее прежних границах (от залива Озерной до бухты Дежнева). Акватории, расположенные севернее (от бухты Дежнева до Берингова пролива), нами не исследовались, однако информацию по водорослям этой части берингоморского шельфа можно найти в работах других отечественных ученых (Виноградова, 1973а, б, в; Толстикова, 1974; Кусакин, Иванова, 1978; Перестенко, 1988а, 1994). В целом инвентаризация флоры региона еще далека от завершения.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В данной главе описаны природно-климатические условия, характер берегов, грунтов, приливно-отливные явления, гидродинамика, температура воды, ледовая обстановка, течения, соленость и другие факторы, определяющие условия существования макрофитов в каждом из изученных регионов (Рис. 1).

2.1. Ю о-восточная Камчатка

Юго-восточный берег Камчатки простирается от мыса Лопатка на юге до мыса Камчатский на севере. Гидрологический режим района обусловлен климатическими условиями, водообменом с Беринговым морем и Тихим океаном. В районе между мысом Лопатка и Камчатским действуют два постоянных течения: Камчатское течение, идущее вблизи берега на юг, и ветвь течения Куроисио, проходящее в направлении на северо-восток от мыса Лопатка. Зимой температура воды на поверхности отличается большой неоднородностью, в открытом море она достигает +1-+3°C, по мере приближения к берегам понижается до -2°C, и появляется ледовый покров. Летом температура воды почти на всей поверхности моря +10-+13°C, а в местах выхода глубинных вод +7-+9°C. Водообмен с Тихим океаном обуславливает систему постоянных течений. Соленость воды колеблется от 31.7 до 33.3‰. Береговой сток снижает соленость и прозрачность поверхностных вод в прибрежной зоне, особенно в устьях больших рек, где прозрачность воды составляет 2-6 м. Характер прилива в районе неправильный суточный.

Юго-восточное побережье Камчатки изрезано слабо, но имеет наиболее значительные по размерам заливы: Авачинский, Кроноцкий и Камчатский.

Авачинская губа, на берегах которой расположен Петропавловск-Камчатский, входит в состав Авачинского залива и является крупнейшей бухтой тихоокеанского побережья России. Это наиболее хорошо изученный водоем побережья Камчатки. Средняя глубина водоема около 20 м, максимальная близка к 30 м. Приливы в губе, как и по всему побережью Восточной Камчатки, неправильно полусуточные. Максимальные приливно-отливные колебания наблюдаются весной и достигают амплитуды до 1.5-2 м. Береговая линия губы сильно изрезана, имеется множество мелких бухточек. Этот водоем представляет собой уникальное сочетание особенностей фьорда и лагуны с большим разнообразием абиотических факторов (грунтов, уровня солености, температуры, содержания кислорода и т.п.), которые создают разнообразные экотопы и обеспечивают благоприятные условия для развития богатой морской биоты, включая водоросли. Авачинская губа почти полностью изолирована от океана, и волнение в ней обусловлено только ветровым воздействием. Соленость воды ниже океанической, так как в губу впадают две крупные реки: Авача и Паратунка, и много мелких. Они приносят с собой большое количество растворенных веществ и взвесей, включая антропогенные загрязнения.

Далее к северу от Авачинского залива расположены Кроноцкий и Камчатский заливы. В северную часть Камчатского залива впадает крупнейшая на п-ове река Камчатка. В ее устье расположен порт Усть-Камчатск. Берега здесь приглубы, рельеф дна относительно ровный, имеется узкая материковая отмель и крутой материковый склон, но во многих местах у берега на глубинах менее 20 метров встречаются камни и рифы, покрытые зарослями водорослей.

2.2. Командорские острова

Командорские о-ва расположены на границе Берингова моря и открытого океана, между Азией и Америкой. Они являются небольшим архипелагом из островов вулканического происхождения и географически представляют собой продолжение Алеутской островной гряды.

Командорские о-ва омываются теплыми глубинными водами Тихого океана и характеризуются типичным морским умеренным климатом с мягкой, но снежной зимой и прохладным влажным летом. Здесь не бывает суровых морозов, и средняя зимняя температура воздуха составляет -2.5°C . Средняя летняя температура близка к $+9^{\circ}\text{C}$. Практически круглый год небо покрыто тучами, и число облачных дней в году достигает 295. Сплошная облачность часто сочетается с туманами и мелким дождем, благодаря чему литоральная флора не обсыхает даже в периоды наиболее сильных отливов.

Зимой преобладают ветры восточного и северо-восточного, летом – южного и юго-западного направлений. Командорские о-ва подвержены также влиянию циклонов. Часты штормы со скоростью ветра свыше 30 м/сек. Зимние штормы приносят холодные воды из Берингова моря и дрейфующие предметы с американского побережья, в том числе водорослевые выбросы.

Температура морской воды колеблется от $+7^{\circ}$ до $+12^{\circ}\text{C}$ летом и от -1.5° до 0°C – зимой. Море практически никогда не замерзает. Лед может появляться в мелководных бухтах, но штормовые ветры быстро разрушают его, при этом шуга не оказывает истирающего действия на литоральную биоту, а наоборот, защищает ее от прибоя и температурных перепадов при отливах.

Прозрачность воды у Командорских о-вов сильно изменяется по сезонам. Максимальная прозрачность отмечена до глубины 15 м, а минимальная – до 4 м. Соленость воды океаническая и колеблется от 31.7 до 33.3 ‰. Острова характеризуются неправильными приливно-отливными явлениями. Сизигийные

приливы наблюдаются раз в сутки и достигают вертикальной отметки в 4 м, а квадратурные (до 2.5 м) случаются дважды в сутки, с максимальными ночными отливами зимой и осенью. Самые низкие дневные отливы наблюдаются весной. Приливы сопровождаются мощным прибоем и заплесками, достигающими высоты 10-25 м над уровнем моря, что создает благоприятные условия для литоральной и супралиторальной растительности.

Рис. 1. Карта-схема района исследований, показывающая систему течений в северной части Тихого океана. Обследованные флористические регионы: 1 – Южно-Камчатский; 2 – Командорский; 3 – Берингоморский (на основе карты из Лоции Берингова моря, 1981, с модификациями)

2.3. Берингово море

Географическая граница Берингова моря начинается от залива Озерной на юге и простирается до Берингова пролива на севере. Берега залива Озерной, в особенности южный и юго-западный приглубы, здесь имеется подводный свал с глубинами 130-1100 м. Западный и северо-западный берега залива менее приглубы, около них имеется много подводных рифов. Приливы в южной части залива Озерной неправильные суточные, на остальной части – неправильные полусуточные. Величина прилива увеличивается с юга на север. Лед в заливе появляется в декабре и сохраняется до середины июня. Восточные ветры прижимают лед к берегам, а западные, наоборот, уносят его в море.

Далее к северу располагаются два крупных залива: Карагинский и Олюторский. Берега обоих заливов высокие и большей частью обрывистые. Местами обрывы подступают к воде, но иногда между обрывом и урезом воды имеются узкие песчаные пляжи. В бухтах и в местах с речными долинами берега пологие и низкие, здесь располагаются обширные мелководные лагуны. В середине Карагинского залива расположен самый крупный в северо-западной части Берингова моря о-в Карагинский. На параллели о-ва Карагинский от основной струи Камчатского течения отделяется ветвь, которая сначала идет на северо-запад, а затем поворачивает на запад и на юго-запад и входит в пролив Литке. По выходе из него ветвь вновь сливается с основной струей Камчатского течения. Глубины в Карагинском заливе варьируют от 20 м у берегов до 80 м у входа в залив Корфа.

Берега открытого с южной стороны Олюторского залива изрезаны мало. Олюторский залив глубоководен, с приближением к берегам глубины в нем уменьшаются равномерно. Зимой в Карагинском и Олюторском заливах преобладают северо-восточные и северные ветры, летом – южные, но они менее устойчивы. Скорость ветра зависит от рельефа местности, зимой она составляет 5-10 м/с, летом – 2-4 м/с. Штормовые ветры чаще бывают зимой, при этом скорость ветра может достигать 30 м/с. Туманы в заливах наиболее часто бывают в мае-июне. Появление льда в Олюторском заливе отмечается в середине ноября. В залив нередко заходит дрейфующий лед, который исчезает лишь во второй декаде мая. Приливы от Озерного до Олюторского залива неправильные полусуточные, а к северу вплоть до Анадырского залива преимущественно неправильные суточные. Соленость воды в акватории Берингова моря океаническая и колеблется от 32 до 33.3 ‰.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Приводимый в настоящей работе список водорослей является результатом

обработки фикологического материала, собранного автором за 20 лет (с 1983 по 2003 г.г.) на шельфе юго-восточной Камчатки (от мыса Лопатка до Камчатского залива), в Беринговом море и на Командорских о-вах. Обработано более 7000 гербарных листов, около 500 сухих образцов кораллиновых водорослей и более 250 фиксированных формалином проб различных групп макрофитов. Материал собирался с апреля по октябрь на литорали во время отливов, из штормовых выбросов, с помощью крюка на длинном шесте на глубинах 1-3 м и с использованием легководолазной техники на глубинах 1-30 м. Сборы с глубин до 100 и более м проводились с использованием драги.

Собранный фикологический материал изучался в световых микроскопах “Никон”, “Эргаваль” и “Олимпус” с приготовлением гистологических срезов вручную с помощью бритвенного лезвия, иногда с использованием микротомы. Срезы изучались большей частью неокрашенными, но иногда окрашивались раствором Люголя или анилиновыми красителями.

Помимо собственных сборов при определении материала использовались образцы водорослей из Гербария Мичиганского университета (Анн Арбор, США), Гербария Калифорнийского университета (Беркли, США), Гербария Музея Бишоп (Гонолулу, Гавайи, США), Гербария университета Британской Колумбии (Ванкувер, Канада) и Гербария университета Хоккайдо (Саппоро, Япония), в том числе типовые.

При сравнительном анализе флор сопредельных акваторий для оценки их сходства использовался коэффициент Жаккара (K_j) как наиболее понятный биологически и обоснованный математически (Шмидт, 1980).

$K_j = \frac{c}{a+b-c}$, где a – число видов в одной флоре, b – число видов в другой флоре, c – число видов, общих для двух флор.

Молекулярно-генетические анализы (секвенирование ДНК) высушенных с использованием силикагеля бурых водорослей проводились в Лаборатории систематики Университета Хоккайдо (Саппоро, Япония) и на морской биостанции г. Муроран, принадлежащей Университету Хоккайдо, совместно с докторами Казухиро Когаме (Dr. Kazuhiro Kogame) и Норишиге Йотсукурой (Dr. Norishige Yotsukura) методом ITS (Internal transcribed spacer) (ITS-1-5.8S-ITS-2 для фукусовых) и *rbc* (Rubisco spacer) (ITS-1 и ITS-2 + *rbc* spacer + *rbcL* для ламинариевых водорослей). Филогенетические связи оценивались на основе бутстрэп-анализа (MP/NJ, %, 1000 репликаций, > 50) (Serrão *et al.*, 1999).

Химические анализы воды (на содержание фенолов, детергентов, нефтепродуктов, а также растворенного кислорода), использованные автором, проводились сотрудниками Камчатской гидрохимической лаборатории по стандартной методике в соответствии с ГОСТом.

Химические анализы образцов бурых водорослей на содержание тяжелых металлов выполнены автором в лаборатории атомно-адсорбционной спектrophотометрии отдела Океанографии Гавайского Университета (Гонолулу, США).

Для оценки экологического состояния водоема, помимо химических анализов, использовался метод определения флористического коэффициента (Cheney, 1977): $P = (Ch + Rh) / Ph$ (Ch – зеленые, Rh – красные, Ph – бурые водоросли).

Для оценки экологического разнообразия экосистем применялся метод подсчета «коэффициента стенобионтности» биоценоза (Розанов, 1999):

$$K_s = \frac{(\sum N_s) n_e}{\sum N_e) n_s} \quad \text{или} \quad K_s = \frac{(\sum B_s) n_e}{(\sum B_e) n_s}$$

где N_e и N_s

При изучении конкуренции между водорослями на о-ве Беринга были выбраны 4 экспериментальные площадки. На одних площадках проводилось полное выкашивание водорослей, на других частичное, и отслеживался процесс восстановления и роста ламинарии. Пластины помечались и перфорировались на разном уровне высоты от черешка. Прирост оценивался по увеличению расстояния между перфорациями через 2 недели, 1 и 11 месяцев после начала эксперимента (Иванюшина, Жигадлова, 1994). Восстановление ценоза оценивалось в одни и те же сроки, чтобы исключить сезонную вариабельность биомассы водорослей. Учетная площадь составляла 0.25 м². О конкурентоспособности вида судили по его роли в восстановленном сообществе на 2-3-й год после выкашивания водорослей исходного сообщества: по исчезновению или восстановлению вида, подавлению роста водорослей или его активизации, степени доминирования вида в сообществе по численности или биомассе.

РЕЗУЛЬТАТЫ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

ГЛАВА 4. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК МАКРОФИТОВ ИЗУЧЕННОГО РЕГИОНА.

4.1. Предварительные замечания.

В приводимом в работе списке водорослей автор в значительной степени придерживается таксономических позиций следующих исследователей: А. Зиновой, 1965, 1972а, б, 1981; Петрова, 1965, 1972, 1973, 1974; Виноградовой, 1967, 1969, 1974, 1979; Перестенко, 1975а, б, 1977б, 1982а, б, 1983а, б, в, 1984, 1986, 1994; Lokhorst, 1978; O'Kelly a. Yarish, 1981; Golden a. Cole, 1986; Masuda a. Selivanova, 1989; Silva, 1991; Lindstrom a. Cole, 1992 а, b; Hommersand *et al.*, 1993; Wynne, 1983, 1996; Silva *et al.*, 1996; Yoshida, 1998; Gabrielson *et al.*, 2000.

Систематическая трактовка отдела Chlorophyta большей частью согласуется с мнением К.Л. Виноградовой (1979) с изменениями в соответствии с новыми таксономическими данными, которые обсуждаются в замечаниях.

Отдел Phaeophyta трактуется в основном традиционно. Сем. Acinetosporaceae (замещающее Pilayellaceae, Pedersen, 1984) выделено из сем. Ectocarpaceae, но приводится в составе порядка Ectocarpales *sensu stricto*, сем. Ralfsiaceae переносится в отдельный порядок Ralfsiales (Nakamura, 1972). Выделение сем. Leathesiaceae, Heterochordariaceae и Coilodesmaceae, принятое рядом авторов (Russel a. Fletcher, 1975; Scagel *et al.*, 1986; 1993; Gabrielson *et al.*, 2000), представляется недостаточно обоснованным и признается не всеми, так же как и слияние порядков Ectocarpales, Scytosiphonales, Dictyosiphonales, Chordariales и Ralfsiales в единый порядок Ectocarpales. Справедливости ради следует отметить, что молекулярные исследования свидетельствует в пользу Ectocarpales *sensu lato*, включающего Ectocarpales *sensu stricto*, Chordariales, Dictyosiphonales и Scytosiphonales, но не Ralfsiales (Tan a. Druehl, 1994; Kogame *et al.*, 1998; O'Clair a. Lindstrom, 2000). Но, очевидно, проблемы систематики бурых водорослей на уровне порядков пока далеки от разрешения.

Отдел Rhodophyta также трактуется большей частью традиционно, т. е. порядок Cryptonemiales считается самостоятельным, входящие в его состав семейства (в нашем случае это Dumontiaceae, Endocladiaceae, Kallymeniaceae, Halymeniaceae) не переносятся в порядок Gigartinales, как это было предложено Крафтом и Робинсом (Kraft a. Robins, 1985) и признано рядом исследователей (Scagel *et al.*, 1986; 1993; Lindstrom a. Scagel, 1987; Перестенко, 1994; Gabrielson *et al.*, 2000). Эта точка зрения не получила поддержки у других авторитетных ученых (Silva *et al.*, 1996; Silva, 2002). По мнению профессора Силвы (Silva, 2002), предложение Крафта и Робинса было ретрогрессивным, создающим

путаницу в систематике красных водорослей, поскольку Cryptonemiales и до слияния с Gigartinales был гетерогенным, и из него были выделены самостоятельные порядки: Hildenbrandiales (Pueschel a. Cole, 1982) и Corallinales (Silva a. Johansen, 1986). В западной литературе единой позиции по этому вопросу пока нет. Напротив, в последние годы развернулась дискуссия о статусе порядка, соответствующего прежнему Cryptonemiales (Saunders a. Kraft, 1996; Kraft a. Saundres, 2000; Silva, 2002). В данной работе порядок Cryptonemiales приводится в трактовке Пола Силвы (Silva, 2002). В отличие от зарубежных фикологов, автор признает самостоятельность сем. Crossocarpaceae в пределах порядка Cryptonemiales.

Объем порядка Acrochaetiales трактуется по-разному. В частности, сем. Rhodophysemataceae (Suanders a. McLachlan, 1989) включается российскими авторами в состав этого порядка (Перестенко, 1994), тогда как зарубежные относят его к порядку Palmariales (Yoshida, 1998; Yoshida *et al.*, 2000; Gabrielson *et al.*, 2000). Число родов, входящих в порядок Acrochaetiales, также является предметом дискуссии. Недавно была проведена новая классификация акрохетиевых водорослей и предложено выделить из порядка Acrochaetiales отдельный порядок Colaconematales (Harper a. Saunders, 2002a). Но до сих пор систематика этой группы водорослей остается не до конца выясненной, поэтому нами выбрана точка зрения авторов, которая представляется более убедительной (Stegenga, 1985; Gabrielson *et al.*, 2000).

4.2. Аннотированные списки зеленых, бурых и красных водорослей и морских трав изученно о ре иона

К настоящему времени в результате обработки собранного материала на шельфе юго-восточной Камчатки, Берингова моря и Командорских о-вов обнаружено 212 видов макрофитов, включая 41 вид зеленых, 48 видов бурых и 121 вид красных водорослей и 2 вида морских трав. При этом на юго-восточном побережье Камчатки обнаружено: 149 видов макрофитов (32 Chlorophyta, 34 Phaeophyta, 81 Rhodophyta, 2 Magnoliophyta); на Командорских о-вах обнаружено 164 вида макрофитов (30 Chlorophyta, 33 Phaeophyta, 100 Rhodophyta, 1 Magnoliophyta); в Беринговом море – 100 видов макрофитов (11 Chlorophyta, 22 Phaeophyta, 66 Rhodophyta, 1 Magnoliophyta). В списке имеются 10 новых для дальневосточных морей России видов (*Erythrocladia irregularis*, *Palmaria callophylloides*, *P. hecatensis*, *P. mollis*, *Opuntella californica*, *Turnerella pennyi*, *Laingia aleutica*, *Membranoptera setchellii*, *Tayloriella abyssalis*, *Beringiella labiosa*)), 35 видов оказались новыми для изучаемых регионов (одного или всех трех), наибольшее число из них – 26 видов впервые встречены на Командорских о-вах. Описан новый для науки вид красных водорослей с Командорских о-вов, принадлежащий семейству Faucheaceae – *Faucheia guiryi* Seliv., nom. prov. Представители этого семейства и рода впервые указываются в дальневосточных морях России.

Список водорослей изученной части акватории Берингова моря содержит 20 видов, которые впервые отмечены в данном регионе, а 3 вида являются новыми для дальневосточных морей России (*Palmaria mollis* (S. et G.) Van der Meer et Bird, *Opuntella californica* (Farl.) Kylin, *Membranoptera setchellii* Gardn). Кроме того, описан новый вид делессериевых водорослей, встреченный в бухтах Лаврова и Глубокой – *Phycodrys valentinae* Seliv. et Zhigad.

Описание всех приводимых в аннотированном списке видов макрофитов представлено по следующей схеме:

- Современное латинское родовое и видовое название обсуждаемого таксона с указанием авторов и даты опубликования работы.

- Базиним с цитированием оригинальной авторской работы с указанием даты и страниц опубликования базинима.

- Цитирование литературного источника, в котором содержится описание обсуждаемого вида в его современной интерпретации; цитирование наиболее важных работ по водорослям исследуемой акватории, где упоминается данный вид, а также крупных таксономических и флористических работ из других районов Северной Пацифики и Северной Атлантики, в которых содержится важная информация по данному виду. Цитируемые работы приводятся в хронологическом порядке.

- В список включены синонимы принимаемых видовых названий. Цитируются и ошибочно определенные виды, в этих случаях перед фамилией автора (-ов), указавшего (-ших) неверно определенный вид, ставится '*sensu*'.

- Данные о местонахождении вида в изучаемом регионе.

- Краткая экологическая информация и сведения по репродуктивному состоянию и распределению водорослей на шельфе Восточной Камчатки, Берингова моря и Командорских о-вов.

- Замечания, касающиеся недавних номенклатурных изменений, пересмотра систематического статуса вида. Случаи расхождения в трактовке вида отечественными и зарубежными фикологами комментируются в Замечаниях, при этом автор оставляет за собой право предпочесть точку зрения, которая представляется более убедительной. Для некоторых видов даны замечания по морфологии, отсутствующие в отечественной литературе.

- Сведения о распространении изучаемых видов в других районах Северной Пацифики, которые основаны на личных многолетних наблюдениях автора в различных районах дальневосточных морей России (Селиванова, 1987а, б; 1988а, б, в; 1989; 1997; 1998а; 2002а; 2003; Selivanova, 1997а, b; 2002а; Selivanova and Zhigadlova, 1993; 1997а, b, c; 1999; Селиванова, Жигадлова, 1997, 2000; 2003 а, б), а также на литературных данных из наиболее крупных работ отечественных и зарубежных фикологов.

Объединенный список макрофитов шельфа юго-восточной Камчатки, Командорских островов и Берингова моря (как российской части, так и Алеутских о-вов и Аляски) приводится в Приложении 3.

Таксоны высокого ранга (порядки) расположены в списке в соответствии с их систематическим положением, названия видов в пределах рода, родов в пределах семейства и семейств в составе порядков перечислены по алфавиту.

Сомнительные виды и виды с неопределенным таксономическим статусом, указывавшиеся ранее в изучаемой акватории, из списков исключены.

ГЛАВА 5. НОВЫЕ ТАКСОНЫ

5.1. *Phycodrys valentinae* sp. nov. (Delesseriaceae, Rhodophyta) с обсуждением других видов рода *Phycodrys* из Северной Пацифики

Род *Phycodrys* Kützinger, 1843, до недавнего времени относился к подсемейству Nitophylloideae в семействе Delesseriaceae, Rhodophyta. В настоящее время филогения этого рода пересмотрена на основе молекулярного анализа, и род выделен в отдельное подсемейство Phycodryoideae (Lin *et al.*, 2001). В бореальных водах Тихого океана указывались десять видов рода: *P. amchitkensis* Wynne, *P. crenata* (Gmel.) Silva (= *P. rubens* (L.) Batt.), *P. polycarpa* A. Zin., *P. pumila* A. Zin., *P. riggii* Gardn., *P. rossica* (Sinova) A. Zin., *P.*

serratiloba (Rupr). A. Zin., *P. vinogradovae* Perest. et Guss. in Perestenko, *P. radicata* (Okamura) Yamada et Inagaki in Yamada и *P. fimbriata* (De la Pyl.) Kylin. Семь из них были ранее отмечены в дальневосточных морях России: *P. amchitkensis*, *P. polycarpa*, *P. pumila*, *P. riggii*, *P. rossica*, *P. serratiloba* и *P. vinogradovae*. В результате критического анализа литературных и собственных данных автор приходит к выводу, что в действительности в дальневосточных морях России произрастают 4 известных вида рода *Phycodrys*: *P. amchitkensis*, *P. riggii*, *P. serratiloba*, *P. vinogradovae*. К этому списку добавлен новый вид – *Phycodrys valentinae*, описанный из Берингова моря. Описание сопровождается иллюстрациями и диагнозом на латинском и английском языках.

***Phycodrys valentinae* Seliv. et Zhigad., sp. nov.**

Растения до 25 см высоты с краевыми пролификациями. Пластины тонкокожистые, от розовато - красноватого до коричневатого цвета, до 8 см ширины и 30-70 мкм толщины на поперечном срезе, почти всегда двуслойные, крайне редко однослойные. Лопасты язычковидные или клиновидные. Ребра и жилки темные и выпуклые в старых частях пластины и светлые и уплощенные в более молодых частях. Старые части пластины разрушаются до ребер. Железистые клетки отсутствуют. Тетраспорангии до 90 мкм в диаметре (70 мкм без клеточной стенки), расположены на пролификациях в базальной части пластины. Цистокарпы не обнаружены.

Вид отличается от других видов рода *Phycodrys* почти всегда двуслойной пластиной и локализацией генеративных пролификаций у основания пластины.

Тип: Россия, Берингово море, бухта Глубокая, глубина 5-7 м, 26 VIII 1988, сб. О.Н. Селиванова. № 1872 - хранится в КФ ТИГ ДВО РАН.

Произрастает в сублиторали, на камнях и скалах, на глубинах 5-7 м.

Этимология видового эпитета: вид назван в честь Валентины Федоровны Пржеменецкой

слоев крупных неокрашенных овальных клеток, среди которых располагаются цепочками мелкие окрашенные клетки, что напоминает структуру *Callophyllis*. Тетраспорангии расположены по поверхности, окружены парафизами из цепочек до 10 и более мелких бесцветных клеток, разделены крестообразно. Цистокарпы расположены поверхностно и маргинально, имеют волнистую корonoобразную форму и отверстие в центральной части, вокруг которого образуется фосфоресцирующий ареол, видимый на микрофотографии.

Вид наиболее близок к *Faucheia laciniata* J. Agardh с побережья Северной Америки, но отличается более мелкими размерами, более узкими ветвями по отношению к их длине и иной формой цистокарпов, которая у нового вида в проекции сверху дисковидная или тарелочковидная, слегка напоминает плод патиссона. У *F. laciniata* цистокарпы сегментированы сильнее.

Тип: Командорские о-ва, о-в Медный (мыс Поповский), гл. 10 м, скала, *Clathromorphum nereostratum*. 23.VI 1992г. Сб. В.И. Шалуханов. С цистокарпами и тетраспорами. № 3978 – хранится в КФ ТИГ ДВО РАН.

Произрастает в сублиторали, на скалах и корковых кораллиновых водорослях на глубинах 10-16 м.

Этимология видового эпитета: вид назван в честь ирландского фиколога профессора Майкла Гайри (Michael Guiry), много лет изучающего проблемы систематики красных водорослей порядка Rhodymeniales.

ГЛАВА 6. АНАЛИЗ АЛЬГОФЛОРЫ ИЗУЧЕННОГО РЕГИОНА

6.1. Анализ нововведений к видовому списку

Список водорослей изученного региона не только пополнен, но и приведен в соответствие с современными систематическими данными. Привнесена следующая новая информация:

1. CHLOROPHYTA: 1.1. Ряд видовых названий сведен в синонимы, что признано в западной таксономической литературе, но не было отражено в отечественной: *Derbesia marina* (Lyngb.) Solier = *Halycystis ovalis* (Lyngb.) Aresch., *Ulothrix flacca* (Dillw.) Wittrock = *U. pseudoflacca* Wille; *Kornmannia leptoderma* (Kjellm.) Blid. = *K. zostericola* (Tild.) Blid.

1.2. Изменены видовые эпитеты ряда видов в связи с тем, что известные ранее названия признаны незаконными: *Chaetomorpha ligustica* (Kütz.) Kütz. (= *C. tortuosa* (Dillw.) Kleen); *Enteromorpha procera* Ahlner (= *E. ahlneriana* Blid.) (Burrows, 1991; Silva et al., 1996).

1.3. Восстановлено первоначальное название для *Epicladia flustrae* Reinke (= *Entocladia flustrae* (Reinke) Batt.) на основе морфологических признаков.

1.4. Обсуждаются новейшие данные по филогении родов *Enteromorpha* и *Ulva*, основанные на молекулярно-генетических исследованиях, их слияние вновь в единый род *Ulva*, как это было принято во времена Линнея (Hayden et al., 2003). Но в данной работе эти два рода пока представлены как отдельные.

1.5. Признается приоритетность названий *Spongomorpha duriuscula* (Rupr.) Collins versus *Acrosiphonia duriuscula* (Rupr.) Yendo и *Spongomorpha saxatilis* (Rupr.) Collins versus *Acrosiphonia saxatilis* (Rupr.) Vinogr. Статус *Acrosiphonia ochotensis* (Tokida) Vinogr. вызывает сомнения. Этот вид был описан как *Spongomorpha ochotensis*, затем переведен в род *Acrosiphonia* (Виноградова, 1979), однако Йошида (Yoshida, 1998) считает *S. ochotensis* синонимом *S. mertensii* (Yendo) S. et G.

1.6. Признано семейство Kornmanniaceae Golden et Cole, 1986, в составе порядка Ulvales.

1.7. Обсуждаются разночтения в трактовке таксонов различного ранга: от порядков до видов, в частности: **1)** Согласно Виноградовой (1979) сем. Bryopsidaceae и Codiaceae включены в порядок Siphonales. Габриэльсон и др. (Gabrielson *et al.*, 2000) признают сем. Bryopsidaceae, но считают Codiales предпочтительным названием для порядка. С точки зрения Йошиды (Yoshida, 1998; Yoshida *et al.*, 2000), корректным названием для порядка является Bryopsidales, но род *Derbesia* отнесен им в отдельное сем. Derbesiaceae. **2)** По поводу объема и корректного названия для порядка, к которому относятся роды *Chaetomorpha*, *Cladophora* и *Rhizoclonium*, имеются разночтения. Виноградова (1979) отдает предпочтение названию Siphonocladales. В западной литературе (Silva *et al.*, 1996; Gabrielson *et al.*, 2000) более распространено название Cladophorales. Японские ученые признают два порядка: Cladophorales (куда входят сем. Cladophoraceae и Anadyomenaceae) и Siphonocladales (включающий Boodleaceae, Siphonocladaceae, Valoniaceae). Вероятно, разночтения вызваны ненадежностью диагностического критерия, основанного на типе клеточного деления (Silva *et al.*, 1996). **3)** Объем порядка Ulotrichales трактуется некоторыми западными фикологами более широко, чем российскими, в него включаются представители порядков Acrosiphoniales, Phaeophyllales, Codiales и Ulvales в их традиционной трактовке (Gabrielson *et al.*, 2000). **4)** Признается предпочтительность названия порядка Prasiolales versus Schizogoniales. **5)** Сем. Gayraliaceae, выделенное Виноградовой (1969) из сем. Monostromataceae, и включающее описанный этим автором род *Protomonostroma*, общепризнано российскими фикологами. Рядом западных ученых (e.g. Gabrielson *et al.*, 2000) сем. Gayraliaceae принято, другие его не признают и относят род *Protomonostroma* к сем. Monostromataceae (Floyd and O'Kelly, 1990; Yoshida, 1998; Yoshida *et al.*, 2000) или к сем. Ulvaceae (Silva *et al.*, 1996). **6)** Флойд и О'Келли (Floyd a. O'Kelly, 1990) выделяют отдельную группу *Gayralia*, куда они, помимо гайралии, включают *Capsosiphon*, относимый российскими и большинством зарубежных фикологов к сем. Capsosiphonaceae. **7)** *Chlorochytrium inclusum*, который является гаметофитной стадией ряда видов: *Acrosiphonia*, *Chlorothrix*, *Collinsiella*, *Eugomontia*, *Gomontia*, *Monostroma*, *Protomonostroma*, *Ulothrix* и *Urospora* (Tanner, 1981; Golden a. Garbary, 1984), а также род *Codiolum*, согласно Йошиде (Yoshida, 1998) принадлежат сем. Endosphaeraceae, а не Chlorochytriaceae. Другие авторы (Gabrielson *et al.*, 2000) относят эти 2 рода к сем. Acrosiphoniaceae. **8)** Положение *Blidingia* на уровне семейства вызывает разночтения. Японские фикологи (Yoshida, 1998; Yoshida *et al.*, 2000) относят этот род к сем. Ulvaceae; западные (Gabrielson *et al.*, 2000; O'Clair a. Lindstrom, 2000) – к сем. Kornmanniaceae, российские – к сем. Monostromataceae. **9)** В российской литературе признано название *Ulvaria splendens*, в зарубежной предпочтительны: *U. fusca* Rupr. (Yoshida, 1998; Yoshida *et al.*, 2000) или *U. obscura* (Kütz.) Gayral var. *blyttii* (Aresch.) Blid. (Bliding, 1968; Yoshida *et al.*, 1985a; 1990; 1995; Scagel *et al.*, 1986; Hansen, 1997).

2. РНАЕОРНУТА: 2.1. Обсуждаются вопросы систематики бурых водорослей на уровне порядков и семейств: **1)** Слияние порядков Ectocarpales, Scytosiphonales, Dictyosiphonales, Chordariales и Ralfsiales в единый порядок Ectocarpales пока не производится. **2)** Сем. Acinetosporaceae, замещающее Pilayellaceae, Pedersen, 1984 (Guiry a. Nic Dhonncha, 2004) приводится в составе порядка Ectocarpales *sensu stricto*. **3)** Сем. Ralfsiaceae переносится в отдельный порядок Ralfsiales (Nakamura, 1972). **4)** Монотипное сем. Arthrothamnaceae считается отдельным от сем. Laminariaceae (Петров, 1974), что общепринято в

отечественной литературе, но не получило признания за рубежом.

2.2. Обсуждаются вопросы систематики таксонов более низкого ранга (родов и видов): **1)** *Ectocarpus confervoides* признается младшим синонимом *E. siliculosus*, хотя, по мнению Йошиды (Yoshida, 1998), *E. siliculosus* является отдельным видом, не связанным с *E. confervoides*, а последний трактуется как младший синоним *E. arctus* Kütz.). **2)** Род *Analipus* включается в сем. Ralfsiaceae в составе порядка Ralfsiales, хотя рядом западных фикологов (Russell a. Fletcher, 1975; Nelson, 1982; Scagel *et al.*, 1986; 1993; Gabrielson *et al.*, 2000) порядок Ralfsiales не признан. Они относят этот род к сем. Heterochordariaceae или Scytosiphonaceae (Guiry a. Nic Dhonncha, 2004) в составе порядка Ectocarpales *sensu lato*). **3)** Признается видовой статус *Chordaria chordaeformis* (Kjellm.) Kawai *et* Kim, полученный недавно в результате молекулярно-генетических исследований (Kawai a. Kim, 2002). **4)** Восстановлено прежнее видовое название *Scytosiphon lomentaria*, хотя испанскими учеными (Cremades y Perez-Cirera, 1990) была предложена иная номенклатурная комбинация: *Scytosiphon simplicissimus* (Clemente) Cremades согласно правилу приоритета. Но это предложение было оспорено (Pedersen a. Christiansen, 1994), и комбинация испанцев отвергнута (Taxon, 1997, 46). **5)** Восстановлено прежнее видовое название *Delamarea attenuata* Kjellm., предложенная номенклатурная комбинация: *Delamarea simpliuscula* (Kjellm.) Selivanova (Селиванова, 1998a) признана ошибочной. **6)** *Dictyosiphon hippuroides* (Lyngb.) Kütz. представлен как отдельный вид в составе сем. Dictyosiphonaceae и порядка Dictyosiphonales, хотя имеется мнение, что это видовое название является синонимом *D. foeniculaceus* (Yoshida, 1998). Рядом исследователей (Guiry a. Nic Dhonncha, 2004) *Dictyosiphon* относится к сем. Chordariaceae *sensu lato* в составе порядка Ectocarpales *sensu lato*. **7)** *Melanosiphon intestinalis* оставлен в сем. Punctariaceae в составе порядка Dictyosiphonales. Согласно японским исследователям (Tanaka a. Chihara, 1984), этот вид следует относить к роду *Myelophycus*, однако большинство ученых разделяют мнение Уинна (Wynne, 1969; 1990) о родовой принадлежности вида. Некоторые авторы (Christiansen, 1980; Pedersen, 1984) считают, что *Melanosiphon* должен быть перенесен в сем. Scytosiphonaceae на основании особенностей репродуктивных структур. Йошида (Yoshida, 1998) относит *Melanosiphon* к сем. Asperococcaceae. **8)** *Soranthra ulvoidea* пока отнесена к сем. Punctariaceae в составе порядка Dictyosiphonales. Однако в последнее время появилась тенденция к включению представителей сем. Punctariaceae, в том числе *Soranthra*, *Melanosiphon* и *Punctaria*, в состав сем. Chordariaceae *sensu lato* в пределах порядка Ectocarpales *sensu lato* (Guiry a. Nic Dhonncha, 2004). **9)** Признается приоритетность названий *Desmarestia aculeata* (L.) Lamour. versus *D. intermedia* P. *et* R. и sv

формально обозначенного лектотипа *L. bongardiana* (Gabrielson *et al.*, 2000). **12)** В результате изучения типового гербарного материала и анализа данных полевых наблюдений восстановлена самостоятельность *Hedophyllum sessile* (Ag.) Setch., считавшегося прежде в отечественной литературе синонимом *Laminaria bongardiana*. **13)** *Laminaria gurjanovae* A. Zin., известная с тихоокеанского побережья России, в других акваториях Тихого океана не отмечена. Образцы этого вида с Камчатки были подвергнуты молекулярно-генетическому анализу и сравнению с близкими по морфологии видами: *L. saccharina* (L.) Lamour. из Атлантики (побережье Ирландии) и *L. yendoana* Miyabe с о-ва Хоккайдо, а также с *L. cichorioides* Miyabe, *L. coriacea* Miyabe и *L. sachalinensis* (Miyabe) Miyabe с о-ов Хоккайдо и Сахалин. Выяснилось, что по последовательностям нуклеотидов ДНК *L. gurjanovae* является независимым видом, но имеет родственные связи с *L. saccharina* из Атлантики. Интересно, что у остальных 4 проанализированных тихоокеанских видов (*L. yendoana*, *L. cichorioides*, *L. coriacea* и *L. sachalinensis*) выявлено полное совпадение нуклеотидных последовательностей. Вероятно, это свидетельствует об их конспецифичности. **14)** Сделана попытка выяснить филогенетическое родство *Fucus evanescens* C. Ag. с российского побережья Тихого океана с *F. gardneri* Silva с американского побережья и *F. distichus* L. f. *evanescens* (C. Ag.) Powell с побережья Японии. Полученные данные молекулярного анализа показали, что, несмотря на значительное генетическое сходство, выводы о конспецифичности этих таксонов пока преждевременны. Парсимонная схема генетического дерева приведена в тексте. Подробная распечатка последовательностей нуклеотидов ДНК проанализированных фукусов и ламинарий - в Приложении 2.

3. RHODOPHYTA: 3.1. Описаны новые таксоны: *Phycodrys valentinae* Seliv. et Zhigad. (Delesseriaceae) (Селиванова, Жигadlova, 2003б) из Берингова моря и *Faucheia guiryi* Seliv. (Faucheaceae) с Командорских о-вов.

3.2. Восстановлена видовая самостоятельность *Phycodrys serratiloba* (Rupr.) A.Zin., долгое время считавшегося синонимом *P. riggii* Gardn.

3.3. Предложены новые номенклатурные комбинации: **1)** *Devaleraea microspora* (Rupr.) Seliv. et Kloczc. (= *Halosaccion microsporum* Rupr.); **2)** *D. compressa* (Rupr.) Seliv. et Kloczc. (= *Halosaccion compressum* Rupr.) (Клочкова, Селиванова, 1989) на основании анатомических особенностей водорослей, характерных для рода *Devaleraea* Guiry (1982); **3)** *Rhodophyllis spinulosus* (Rupr.) Seliv., comb. nov. Базионим: *Ciliaria spinulosa* Ruprecht, 1850: 61 (синоним: *R. capillaris* Tokida, 1932b: 13). Перенос данного вида в род *Fimbrifolium* (Перестенко, 1994) не принят, так как в нашем материале наблюдалось только терминальное расположение тетраспорангиев, типичное для рода *Rhodophyllis* (Selivanova, Zhigadlova, 1997с), тогда как для *Fimbrifolium* характерно их интеркалярное образование на кортикальных нитях (Hansen, 1980).

3.4. Учтены следующие изменения в систематике красных водорослей на уровне таксонов высокого ранга (порядков и семейств): **1)** Название сем. Erythrocladiaceae Skuja, 1939 заменено на Erythrotrichiaceae Smith, 1933, согласно правилу приоритета. **2)** Сем. Acrochaetiaceae из порядка Nemaliales перенесено в отдельный порядок Acrochaetiales. **3)** Сем. Hildenbrandiaceae выделено из порядка Cryptonemiales и перенесено в отдельный порядок Hildenbrandiales (Pueschel a. Cole, 1982). **4)** Сохраняется самостоятельность прежнего порядка Cryptonemiales. В его составе сем. Dilseaceae и Dumontiaceae объединены в единое сем. Dumontiaceae *sensu lato*. Признается приоритетным

название Halymeniaceae versus Cryptonemiaceae. 5) В порядке Gigartinales *sensu stricto* признается предпочтительность названия сем. Areschougiaceae versus Solieriaceae. Сем. Areschougiaceae включает в себя как виды водорослей с многоосевым строением, присущим представителям Solieriaceae, так и с одноосевым, характерным для Rhabdoniaceae (Gabrielson a. Hommersand, 1982). 6) Из этого следует, что *Opuntella* и *Turnerella*, считавшиеся принадлежащими сем. Solieriaceae, должны быть отнесены в сем. Areschougiaceae. Однако, согласно данным молекулярно-генетического анализа (Fredericq *et al.*, 1996), *Opuntella* и *Turnerella* принадлежат сем. Furcellariaceae. Эта точка зрения поддержана многими западными авторами (Gabrielson *et al.*, 2000; O'Clair a. Lindstrom, 2000; Mondragon a. Mondragon, 2003). 7) *Lukinia dissecta* Perest. (Перестенко, 1994), описанная как вид с неопределенным положением на уровне семейства, в настоящее время считается принадлежащей сем. Areschougiaceae (Guiry a. Nic Dhonncha, 2004). 8) Признана предпочтительность названия сем. Cystocloniaceae versus Rhodophyllidaceae, хотя японские ученые придерживаются противоположного мнения (Yoshida, 1998; Yoshida *et al.*, 2000). 9) Признается сем. Schizymeniaceae, относительно недавно выделенное из сем. Nemastomataceae (Masuda a. Guiry, 1995). 10) Признается новое сем. Faucheaceae, выделенное из прежнего сем. Rhodymeniaceae на основании молекулярно-генетического анализа (Saunders *et al.*, 1999).

3.5. Обсуждаются различные аспекты систематики красных водорослей, касающиеся таксонов более низкого ранга (родов и видов): 1) Признается приоритетность названия *Bangia atropurpurea* (Roth) C.Ag. versus *B. fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb. Конспецифичность пресноводной *Bangia atropurpurea* и морской *B. fuscopurpurea* была показана в экспериментальных исследованиях (den Hartog, 1972; Geesink, 1973; Reed, 1980), при этом первое название признано приоритетным. 2) Часть тихоокеанских образцов, определяемых ранее как *Porphyra purpurea* (Roth) Ag., отнесена к *Porphyra kurogii* Lindstr. (Lindstrom a. Cole, 1992a). Согласно этим авторам *P. purpurea* является исключительно атлантическим видом. По нашим данным, в Тихом океане произрастают как *P. kurogii*, так и *P. purpurea*, и оба вида представлены в нашем списке. 3) До проведения генетического анализа *Devaleraea microspora* и *D. compressa* оставлены в качестве самостоятельных видов, хотя высказано предположение об их конспецифичности (Селиванова, 1998a). Отмечено, что перевод ряда видов *Halosaccion* в род *Devaleraea* не признан некоторыми российскими (Перестенко, 1994) и японскими авторами (Yoshida, 1998; Yoshida *et al.*, 1990; 1995; 2000). 4) Признано целесообразным сохранить прежнее название *Halosaccion glandiforme* (Gmel.) Rupr. versus *H. hydrophorum* (P. et R.) Kütz., хотя согласно Перестенко (1994), типовой образец данного вида *Ulva glandiformis* утерян, а более поздний таксономический синоним *Dumontia hydrophora* P. et R. сохранился и может считаться неотипом. 5) Признано, что водоросли, нередко указываемые в отечественной литературе как *A. plicata* (Hudson) Fries, на самом деле представляют собой *A. fastigiata* (P. et R.) Mak. (Макиенко, 1970a). Согласно Мэггз с соавт. (Maggs *et al.*, 1989), *A. fastigiata* имеет широкое амфипацифическое распространение, а *A. plicata* произрастает только в Беринговом море. 6) Признается конспецифичность *Hommersandia palmatifolia* (Tokida) Perest. и *H. maximicarpa* Hansen *et* Lindstrom, хотя с оговорками из-за различий в морфологии изученных гербарных образцов *H. maximicarpa* с типового местообитания (Аляски) и *H. palmatifolia* из нашей

коллекции. 7) Признается конспецифичность *Kallymeniopsis lacera* (P. et R.) Perest. и *K. circinnata* Perest. Перестенко (1994) также рассматривает *K. circinnata* не как отдельный вид, а как форму в пределах *K. lacera*. 8) Водоросли, указываемые в отечественной литературе под названием *Neodilsea integra* (Kjellm.) A. Zin., считаются принадлежащими *Dilsea socialis* (P. et R.) Perest. (Перестенко, 1994). 9) *Neoabbottiella araneosa* (Perest.) Lindstr. считается принадлежащей сем. Halymeniaceae, авторство номенклатурной комбинации признается за Линдстромом (Lindstrom, 1985), поскольку автором данного таксона (Перестенко, 1982б) комбинация не была валидно опубликована. 10) *Euthora cristata* (L.) J.Ag. считается видом, отдельным от рода *Callophyllis*. Вид, известный как *E. cristata*, был переведен в род *Callophyllis* (Hooper a. South, 1974). Затем было предложено (Hansen, 1986) вернуть вид в род *Euthora*, поскольку ему присущи одноосевое строение и односторонность в отличие от *Callophyllis*, имеющего многоосевое строение и двусторонность (Wynne a. Heine, 1992). Японские фикологи продолжают считать этот вид принадлежащим роду *Callophyllis* (Yoshida, 1998; Yoshida et al., 2000). Но молекулярные исследования (Harper a. Saunders, 2002b) показали, что *E. cristata* образует генетически отдельную от *Callophyllis sensu stricto* группу. 11) Обсуждается статус и авторство вида *Leptophytum leave* (Strömf.) Adey. Недавние исследования (Düwel a. Wegeberg, 1996; Adey et al., 2001) выявили, что базиним вида *Lithophyllum laeve* Strömfelt, 1886 оказался более поздним омонимом *Lithophyllum leave* Kützinger, 1847. Согласно другим авторам (Woelkerling et al., 2002), имеются данные о конспецифичности голотипа *Phymatolithon* и эпитипа *Leptophytum*, что не позволяет считать эти 2 рода самостоятельными. 12) *Lithothamnion phymatodeum* Foslie более известен как *L. pacificum* (Foslie) Foslie, но согласно правилу приоритета, предпочтительнее более ранний эпитет *phymatodeum*, хотя японские авторы пока придерживаются названия *L. pacificum* (Yoshida, 1998; Yoshida et al., 2000). 13) Признана приоритетность названия *Turnerella pennyi* (Harv.) Schmitz versus *T. septentrionalis* (Kjellm.) Schmitz (Guiry a. Nic Dhonncha, 2004). Поскольку *T. glaphyra* Perest. сведена в синонимы *T. septentrionalis* (Перестенко, 1994), то она также становится синонимом *T. pennyi*. 14) *Mazzaella cornucopiae* (P. et R.) Hommersand пока представлена под этим названием, хотя имеются данные о его ошибочности. Для вида, известного с побережья Северной Америки как *Iridaea cornucopiae* P. et R., предложено иное название – *Mazzaella parksii* (S. et G.) Hughey, Silva et Hommersand (Hughey et al., 2001). Но вопрос о конспецифичности *M. parksii* и вида, известного с российского побережья Тихого океана как *M. cornucopiae*, пока не решен. 15) *Mastocarpus pacificus* (Kjellm.) Perest. считается приоритетным названием, а *M. ochotensis* (Rupr.) Mak. и *M. unalaschensis* (Rupr.) Mak. – его синонимами. Род *Mastocarpus* пока включается в сем. Petrocelidaceae (Denizot, 1968), поскольку более раннее название Mastocarpaceae (Kim, 1976) признано невалидным (Silva, 1980; Guiry et al., 1984). Однако по данным генетического анализа *Mastocarpus* следует отнести в сем. Phyllophoraceae (Fredericq a. Ramirez, 1996). 16) *Phyllophora truncata* (Pallas) Zin. представлена под прежним названием. Для данного вида была предложена комбинация *Coccotylus truncatus* (Pallas) Wynne et Heine (Wynne a. Heine, 1992). Но проведенный позднее молекулярный анализ (Fredericq a. Ramirez, 1996) не подтвердил отличие рода *Coccotylus* от *Phyllophora*, поэтому предпочтительнее более раннее название таксона (Gabrielson et al., 2000). 17) Новое название

Sparlingia pertusa (P. et R.) Saunders, Strachan et Kraft признано для вида, широко известного как *Rhodymenia pertusa* P. et R. (Saunders et al., 1999). 18) Признана предпочтительность названий *Ceramium cimbricum* H. Petersen versus *C. fastigiatum* Harvey и *Ceramium deslongchampii* Chauvin ex Duby versus *C. strictum* (Kütz.) Rabenh., так как прежние эпитеты оказались более поздними омонимами одного или сразу нескольких названий (Maggs a. Hommersand, 1993; Silva et al., 1996). 19) *Scagelia pylaisaei* (Mont.) Wynne считается полиморфным видом, включающим ряд форм, описанных как самостоятельные виды: *S. corallina*, *S. occidentale*, *S. subnuda* 20) Признается приоритетность названия *Membranoptera beringiana* (Rupr.) A. Zin. versus *M. spinulosa* (Rupr.) A. Zin. (Перестенко, 1983в), хотя в зарубежной литературе имеется обратное мнение (Yoshida, 1998). 21) Признается приоритетность названия *Polysiphonia stricta* (Dillw.) Grev. versus *P. urceolata* (Lightf. ex Dillw.) Grev. (Guiry a. Nic Dhonncha, 2004).

6. 2. Краткий систематический анализ аль офлоры ю о-восточной Камчатки, Берингова моря и Командорских о-вов.

Во флоре юго-восточной Камчатки самыми крупными порядками трех отделов являются в пределах Chlorophyta: Ulvales (содержит 3 семейства, 7 родов и 14 видов), Phaeophyta: Laminariales (3 семейства, 7 родов и 14 видов); Rhodophyta: Ceramiales (3 семейства, 15 родов и 26 видов) и Cryptonemiales (в традиционной трактовке) (5 семейств, 11 родов и 14 видов). Эти порядки включают около 46 % всего видового состава флоры региона. Самым многочисленным является отдел Rhodophyta, состоящий из 9 порядков, 20 семейств, 48 родов и 81 вида и превосходящий в сумме два других отдела (Phaeophyta + Chlorophyta) в 1.2 раза. Крупнейшими родами отдела Rhodophyta являются *Porphyra* (10 видов) и *Odonthalia* (6 видов). Самыми крупными родами отделов Chlorophyta и Phaeophyta являются соответственно *Enteromorpha* (в традиционной трактовке, отдельно от рода *Ulva*) (5 видов) и *Laminaria* (5 видов). Морские травы представлены двумя видами.

Во флоре Командорских о-вов самыми крупными порядками в составе отделов являются среди Chlorophyta: Ulvales (4 семейства, 8 родов и 12 видов), Phaeophyta: Laminariales (3 семейства, 6 родов и 11 видов) и Rhodophyta: Ceramiales (3 семейства, 22 рода и 35 видов) и Cryptonemiales (5 семейств, 13 родов и 17 видов). Эти порядки включают более 45 % всего видового состава флоры. Самым многочисленным таксоном является отдел Rhodophyta, состоящий из 12 порядков, 23 семейств, 58 родов и 100 видов и превосходящий в сумме два других отдела (Phaeophyta + Chlorophyta) в 1.6 раза. Таким образом, ядро островной флоры составляют красные водоросли, которые по относительной и абсолютной численности значительно превосходят таковые на Камчатке (100 против 81). Крупнейшими родами отдела Rhodophyta во флоре Командорских о-вов являются *Porphyra* (10 видов), *Odonthalia* (6 видов) и *Clathromorphum* (5 видов). Самыми крупными родами отделов Chlorophyta и Phaeophyta являются соответственно *Enteromorpha* и *Laminaria*, но число видов в них не превышает 4-х. Морские травы представлены одним видом.

Структура флоры Берингова моря из-за недоизученности региона представлена с учетом литературных данных. Общее число видов этой флоры (с морскими травами) включает 189 видов, 109 родов, 54 семейства, 28 порядков. Сравнение конкретных цифр, возможно, не совсем корректно, но проследить основную структуру флоры региона все же удастся. Во флоре этого региона самыми крупными порядками являются среди Chlorophyta: Ulvales (4

семейства, 7 родов и 15 видов), Phaeophyta: Laminariales (4 семейства, 6 родов и 15 видов), Rhodophyta: Ceramiales (3 семейства, 18 родов и 33 вида) и Cryptonemiales (5 семейств, 14 родов и 19 видов). Эти порядки включают более 43 % всего видового состава флоры региона. Самым многочисленным является отдел Rhodophyta, состоящий из 11 порядков, 23 семейств, 58 родов и 106 видов и превосходящий в сумме два других отдела (Phaeophyta + Chlorophyta) в 1.3 раза. Таким образом, хотя ядро флоры региона также составляют красные водоросли, их относительная численность меньше, чем на Командорских о-вах и приближается к таковой на Камчатке. Крупнейшими родами отдела Rhodophyta во флоре Берингова моря являются *Porphyra* (9 видов) и *Clathromorphum* (5 видов). Самыми крупными родами отделов Chlorophyta и Phaeophyta являются соответственно *Enteromorpha* (5) и *Laminaria* (7 видов).

Приведенные цифры позволяют судить о характере флоры. В общих чертах морская донная флора всех трех регионов может быть охарактеризована как пестрая по видовому составу и аллохтонная по происхождению. Она содержит большое число монотипных родов и семейств (на Камчатке: 9 родов и 3 семейства среди Chlorophyta; 18 родов и 8 семейств - Phaeophyta; и 30 родов и 7 семейств - среди Rhodophyta; на Командорских о-вах: 11 родов и 6 семейств у Chlorophyta; 16 родов и 8 семейств - Phaeophyta; и 33 рода и 12 семейств – у Rhodophyta; в Беринговом море: 12 родов и 4 семейства среди Chlorophyta; 19 родов и 12 семейств - Phaeophyta; и 33 рода и 13 семейств у Rhodophyta). Пестрый видовой состав подтверждает, что флористические комплексы акваторий находятся под сильным влиянием сопредельных районов. Эндемичных видов водорослей ни в одном из регионов не найдено.

Известно, что в фитогеографических исследованиях используется соотношение числа видов Rhodophyta / Phaeophyta (коэффициент Фельдмана). Однако в нашем случае применение этого подхода не оправдывает себя, так как R/P при подсчетах оказывается на Камчатке: 2.38; на Командорских о-вах: 3.03; в Беринговом море: 2.30, что, в частности, характеризует флору Командорских о-вов как близкую к субтропической. Понятно, что такая оценка флоры этого региона выглядит абсурдной. По-видимому, невозможность применения коэффициента Фельдмана в нашем случае связана, во-первых, с более слабой таксономической изученностью бурых водорослей по сравнению с красными, и во-вторых, с тем, что такие расчеты не годятся для флористических комплексов, находящихся под сильным влиянием сопредельных акваторий. Этот коэффициент ирреален еще и потому, что не учитывает изменений в соотношении видов двух отделов водорослей с глубиной, поэтому возможность его применения вообще сомнительна. Судя по составу входящих элементов, флоры регионов можно охарактеризовать как бореальные, или умеренно-холодноводные (cold-temperate, в соответствии с англоязычной терминологией).

В виду наибольшей изученности флоры Командорских о-вов и их географического положения в как бы центре изученной нами акватории (Рис. 1), проведен сравнительный анализ, в котором флора этого региона принята в качестве базовой, и основные сравнения проводятся по отношению к ней.

6.3. Сравнительный анализ флоры Командорских о-вов с флорами сопредельных акваторий

Исходя из данных видового состава, флора Командорских о-вов находится под сильным влиянием сопредельных акваторий. В настоящее время это влияние наиболее выражено со стороны Американского континента. Так,

все виды, обнаруженные нами впервые на Командорских о-вах, оказавшиеся новыми и для отечественных морей (*Erythrocladia irregularis*, *Palmaria callophyloides*, *P. hecatensis*, *Laingia aleutica*, *Beringiella labiosa*, *Tayloriella abyssalis*), являются представителями американской флоры. К этой же группе относится и *Neodilsea natashae*, описанная с американского побережья и впервые отмеченная у берегов Восточной Камчатки (Селиванова, 1988а), а затем и на Командорских о-вах (Selivanova, Zhigadlova, 1993; 1999).

Среди указанных на Командорских о-вах видов имеются те, которые более нигде в российских водах не встречаются. Таковы *Coilodesme californica*, *Fauchea guiryi*, *Pleonosporium vancouverianum*, *Microcladia borealis*, *Tokidaea serrata*, *Laingia aleutica*, *Nienburgia prolifera*, *Beringiella labiosa*, *Tayloriella abyssalis*, *Odonthalia floccosa*. Согласно мнению Перестенко (1977б), все другие сообщения о произрастании *Odonthalia floccosa* в дальневосточных морях России, помимо Командорских о-вов, ошибочны.

Наши подсчеты показывают, что во флоре островов 130 видов макрофитов являются общими с побережьем Северной Америки, но 18 видов являются исключительно приазиатскими. Сравнение видового состава макрофитов шельфа Командорских о-вов и юго-восточной Камчатки обнаруживает несомненное сходство флор этих двух районов ($K_j = 0.68$) и свидетельствует о принадлежности командорской флоры к азиатскому типу. В пользу гипотезы об азиатском происхождении командорской морской флоры говорят также геологические данные. Согласно теории дрейфа материков, тихоокеанские острова (вместе с их подводным основанием) рассматриваются как краевые цепи, отделившиеся от континентальных глыб. При общем движении земной коры по мантии, происходившем в западном направлении, они отставали и оставались на востоке. Поэтому их первоначальное положение было ближе к азиатскому побережью, чем в настоящее время (Вегенер, 1984). И хотя мобилистские представления относятся к более раннему геологическому времени, тем не менее, гипотеза об азиатском происхождении командорской морской флоры подтверждается и более поздними данными по сухопутной флоре ряда хорошо изученных в этом отношении тихоокеанских островов и архипелагов. Так, например, Гавайские о-ва имеют аборигенную флору (без учета агрокультурных интродуцентов), наиболее родственную не с флорой своего ближайшего соседа – Северной Америки, а с флорой Старого Света (Drude, 1890).

По данным автора, 114 видов макрофитов являются общими для флор Командорских о-вов и Камчатки, но видовое богатство Командорских о-вов превосходит таковое Камчатки (164 вида против 149, с учетом морских трав, которые на Камчатке, помимо *Zostera marina*, представлены еще *Potamogeton borealis*). С учетом литературных данных соотношение оказывается обратным (211 видов на Командорских о-вах против 222 на Камчатке). Хотя не все сведения из литературы представляются автору достоверными, они учтены в подсчетах K_j при сравнении флор изученных регионов.

Наибольшее сходство обнаруживается между флорами юго-восточной Камчатки и Командорских о-вов ($K_j = 0.68$), несколько меньшее – между флорами юго-восточной Камчатки и Берингова моря ($K_j = 0.63$), и наименьшее – между флорами Берингова моря и Командорских о-вов ($K_j = 0.54$). Данный феномен, вероятно, связан с особенностями системы течений в северной части Тихого океана [хотя, справедливости ради, отметим, что согласно новейшим данным А.И. Кафанова с соавт. (2004), это может быть обусловлено и чисто

статистическими причинами], влиянием Восточно-Камчатского течения, проходящего вдоль побережья Восточной Камчатки и создающего условия для проникновения в северную часть Берингова моря и распространения далее на юг арктических и высокобореальных видов, таких как *Polycerea borealis* Vinogr., *Dilsea socialis* (P. et R.) Perest., *Rhodomela sibirica* A. Zin. et Vinogr.

В то же время Командорские о-ва подвержены влиянию Американского континента за счет ветви Аляскинского течения, способствующего проникновению на острова американских элементов флоры. По-видимому, этим вызваны различия во флористических комплексах Командорских о-вов и юго-восточной Камчатки. На Командорских о-вах отмечено 47 видов водорослей, не встреченных автором на Камчатке (8 видов зеленых, 8 – бурых и 31 вид красных водорослей), тогда как число камчатских видов, не найденных на Командорских о-вах, существенно меньше (их 35: 9 видов зеленых, 10 – бурых, 15 видов красных водорослей и морская трава *Potamogeton borealis*). Флора Командорских о-вов, существенно пополненная за счет инвазии американских элементов, в значительной мере сближается с флорой Аляски и Алеутских о-вов ($K_j=0.62$). Таким образом, Командорские о-ва служат своеобразным мостом, объединяющим американскую и азиатскую флору. Этому способствует географическое положение островов на краю островной дуги между двух континентов и система морских течений в их акватории.

ГЛАВА 7. ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ШЕЛЬФА КАМЧАТКИ, ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

Проблема сохранения биоразнообразия имеет два важнейших аспекта: 1) получение достоверных сведений об объектах охраны (теоретический аспект); 2) разработка мер по их охране (практический аспект). К сожалению, произошла фактическая инверсия приоритетов, и мы начали с разработки мер охраны, не имея точных знаний об объектах, тогда как неизученность территории (или недостаточная изученность) может рассматриваться как одна из важнейших угроз сохранению ее биоразнообразия. Важные таксономические группы, составляющие основу биоразнообразия Камчатки практически не изучены, либо изучены крайне слабо. Малоизученными следует признать и надорганизменные уровни биологического разнообразия: популяции, биоценозы, экосистемы, биомы и т.п.

Существует также 2 главных аспекта биоразнообразия – таксономическое разнообразие, представленное максимально полным списком видов, обнаруженных в экосистеме, и экологическое – обусловленное численным соотношением видов, т.е. структурой экосистемы. Значимость первого аспекта очевидна, поскольку оригинальность свойств отдельных видов сообщества обуславливает продуктивность и устойчивость экосистемы в целом. Понятна и необходимость сохранения видового разнообразия. Главная опасность его потери состоит в том, что она лишает систему способности к адаптации и ставит на грань гибели в случае глубоких изменений внешних условий.

Второй аспект часто недооценивается и остается за гранью исследований. Одна из главных преград в развитии методов изучения экологического биоразнообразия заключается в длительности и трудоемкости сбора первичного материала по множеству групп организмов, составляющих экосистему. Идея биологического мониторинга как системы наблюдения за ограниченным числом групп организмов, которые достоверно отражали бы состояние экосистемы, заманчива и существует давно. Однако попытки использовать в

качестве индикаторов отдельные виды организмов не обеспечивали интегральную оценку состояния экосистемы. Возможный выход может быть найден в развитии более обобщенного подхода, опирающегося на ряд закономерностей развития экосистем и хода сукцессионных процессов. Российским ученым С.И. Розановым (1999) была высказана очень интересная идея метода оценки экологического разнообразия как показателя их сукцессионного состояния через определение «коэффициента стенобионтности» биоценоза и предложена формула расчета этого коэффициента:

$$K_s = \frac{(\sum N_s) n_e}{(\sum N_e) n_s} \quad \text{или} \quad K_s = \frac{(\sum B_s) n_e}{(\sum B_e) n_s}$$

где N_e и N_s – численности отдельных видов эври- и стенобионтов, B_e и B_s – их биомассы, n_e и n_s – количество видов эври- и стенобионтов.

Маргалефом (1992) было показано, что основной вариационный признак сукцессии – это поиск кратчайшего пути к климаксу. Биоразнообразие в таком смысле трактуется как показатель степени нарушенности экосистемы, мера ее отдаленности от климаксовой стадии. В основе идеи метода Розанова лежит постулат о том, что конкуренция между видами, сменяющими друг друга или свои позиции в ходе сукцессии, приводит к замещению видов-эврибионтов стенобионтами. Одним из возможных критериев оценки «бионтности» может служить репродуктивная стратегия видов. Хотя r - или K -стратегии и эври- или стенобионтность отражают различные ценотические свойства видов, это не исключает их взаимного перекрытия. K -стратеги, как правило, стенобионтны по одному или нескольким факторам, стабильным в типичных для них экосистемах, хотя по другим могут быть эврибионтны, в то время как r -стратеги – преимущественно эврибионты. Поэтому в сукцессии K -стратеги закономерно сменяют r -стратегов.

Автору эта идея показалась конструктивной и была использована для оценки экологического состояния Авачинской губы. Нами проводилось изучение устойчивости макрофитов к загрязнениям различной природы – токсобности и попытки сравнения с помощью этого показателя экологического состояния различающихся по степени загрязненности участков губы (олиго- и политоксобных зон). Прежние попытки такого анализа с использованием флористического коэффициента (Cheney, 1977), в нашем случае не привели к успеху, тогда как адаптация метода Розанова с использованием показателей токсобности вместо стенобионтности оказалась более продуктивной (Глава 8).

В практическом аспекте сохранения биоразнообразия подготовлены материалы по включению редких видов макрофитов в планируемую к изданию Красную Книгу Камчатской области, куда вошли 10 видов красных и 1 вид зеленых водорослей с различными статусами согласно классификации, принятой Международным Союзом Охраны Природы (МСОП). Их список с иллюстрациями приводится в Приложении 5. Все 11 видов предложены также и для включения в Красную Книгу Российской Федерации. Большинство редких видов морских водорослей произрастает в акватории, входящей в состав особо охраняемых природных территорий (ООПТ), поэтому их сохранение нельзя рассматривать в отрыве от сохранения и функционирования этих территорий. Охрана этих видов является неотъемлемой частью сохранения биоразнообразия прибрежной акватории Камчатки в широком смысле (т.е. не только видового разнообразия, но и разнообразия и устойчивости морских экосистем).

Глава 8. РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

8.1. Распределение и ценотическая роль водорослей-макрофитов на шельфе Восточной Камчатки и Командорских о-вов

Распределение макрофитов на шельфе Восточной Камчатки различается в зависимости от конкретных условий местообитания водорослей (изрезанности береговой линии, типа грунтов, гидродинамики, солености и т.п.), но все же возможно представить некую интегральную картину такого распределения.

Макрофиты являются ведущими компонентами биоценозов шельфа этой акватории, создавая в верхних отделах до 60-70 % биомассы. В количественном отношении преобладают бурые водоросли, представители порядка Laminariales. Можно отметить определенную континуальную смену нескольких видовых группировок макрофитобентоса в градиенте мареографического уровня на протяжении литорально-сублиторальной зоны. Густые заросли *Alaria fistulosa*, *Laminaria bongardiana*, *L. longipes*, часто в ассоциациях с багрянками, наблюдаются на открытых участках побережья, на камнях и скалах сублиторали до глубины 10 м. В частности, вдоль всего побережья Восточной Камчатки, четко выражена поясообразующая ассоциация *L. bongardiana* (иногда *L. longipes*) + *A. marginata* (*A. fistulosa* у мыса Лопатка) с границами распространения 2-10 м. Ниже ее закономерно сменяет пояс *Thalassiosiphonum clathrus* (или *Agarum clathratum*) + Rhodophyta, главным образом, из порядка Ceramiales, с преобладанием *N. asplenoides*, *Odonthalia* spp., *Phycodrys* spp., с границами от 10 до 17 м (Селиванова, 1987б; 2002а). Лишь иногда наблюдается смещение группировок на меньшие глубины (в затишных местах), или, наоборот, распространение на большие глубины (у далеко выдающихся мысов с повышенной прибойностью или сильными течениями). Доминирующим видом на литорали в закрытых от прибоя местообитаниях является *Fucus evanescens*. Верхнюю литораль занимают зеленые и бурые нитчатки (*Urospora*, *Acrosiphonia*, *Pilayella* и др.), среднюю и нижнюю – зеленые ульвовые водоросли (*Ulva*, *Ulvaria*, *Monostroma*), бурые из порядка Chordariales, а также красные водоросли рода *Porphyra*. В литоральных ваннах многочисленны *Pterosiphonia bipinnata*, *Neorhodomela* spp., корковые и членистые кораллиновые (*Clathromorphum* spp., *Corallina pilulifera*, *Bossiella cretacea*). Супралиторальная зона заселена в основном багрянкой *Gloiopeltis furcata*. В пределах поясов водоросли образуют не сплошные полосы, а агрегированные поселения на подходящих субстратах.

Распределение макрофитов на Командорских о-вах имеет некоторые особенности. Если для шельфа Восточной Камчатки в целом характерно поясное распределение макрофитов с хорошо выраженными границами между отдельными зонами, приуроченными к определенным глубинам, то на мелководьях Командор оно ближе к мозаичному. На акватории островов можно выделить два выраженных типа водорослевых сообществ. Это зона бурых водорослей, где в количественном отношении преобладают представители порядка Laminariales: *Laminaria* и *Alaria*, которая начинается в нижних отделах литорали и продолжается до глубины 6-12 м, и зона корковых кораллиновых водорослей, расположенная на глубинах от 6 до 30 и более м (Иванюшина и др., 1991; Ivanjushina, 1994; Oshurkov, 1994) (Рис. 2).

На основе анализа численности видов и их вертикального распределения в верхней сублиторали (от 0 до 10-12 м) выделены 3 водорослевые ассоциации с доминантами *Laminaria longipes*, *L. dentigera* и *L. bongardiana* (Ivanjushina, 1994). В зоне ламинариевых водорослей на глубинах 1-3 м доминирующим

является один из вышеперечисленных видов *Laminaria*, при этом его средняя биомасса составляет 19.3 ± 3.3 кг/м². Особенно густые заросли в пределах этого сообщества образует *L. longipes* (до 1600 экз/м², биомасса до 10.5 кг/м²). Значительного обилия в этом поясе достигают виды рода *Alaria* (например, *A. marginata* - до 2.4 кг/м²) (Селиванова, 1987а).

Пятнистость распределения водорослевых сообществ у Командорских о-вов выражается в том, что на одних и тех же глубинах и грунтах в различных районах без видимой закономерности располагаются разные сообщества (Селиванова, 1987а, 1998а; Иванюшина и др., 1991). Эта особенность командорского шельфа замечена также другими исследователями (Гурьянова, 1935; Тараканова, 1978; Кусакин, Иванова, 1995).

Нами отмечено, что сообщество *T. clathrus* (или *Agarum clathratum*) на командорском шельфе не всегда следует по глубине за сообществом *L. dentigera* (*L. bongardiana*) + *Alaria spp.*, что характерно для камчатского шельфа. Это сообщество может либо отсутствовать вовсе, либо перемежаться с другими сообществами. С другой стороны, *T. clathrus* и *A. clathratum* сами могут вклиниваться в группировки *L. dentigera* + *Alaria spp.* и даже доминировать по биомассе, чего не наблюдается в поясе *L. bongardiana* + *Alaria marginata* у побережья Восточной Камчатки. Кроме того, на Командорах отмечены изменения в характере вертикальной стратификации как отдельных видов водорослей, так и растительных ассоциаций. Многие сублиторальные водоросли поднимаются здесь в нижний и средний горизонты литорали. Такое смещение отмечено для *T. clathrus* и *A. clathratum*, которые на Командорах могут подниматься на литораль, оказываясь выше пояса *Laminaria spp.*, тогда как в других акваториях наблюдается противоположная картина, т. е. в данном случае происходит не просто смещение, а инверсия растительных поясов.

Рис. 2. Распределение водорослей-макрофитов в градиенте мареографического уровня на шельфе Командорских о-вов

Смещение вверх по вертикали наблюдается и для других ламинариевых водорослей: *L. longipes*, *L. bongardiana*, *Alaria angusta*, а также некоторых багрянок: *Beringiella labiosa*, *Odonthalia kamtschatica*, *Phycodrys riggii*, *Hymenena ruthenica* и др.

Отклонения от обычной для других акваторий вертикальной стратификации растительных сообществ вплоть до инверсии поясов на шельфе Командор, по-видимому, можно объяснить своеобразием микрорельефа, особенностями климата и гидрологии района: слабой инсоляцией, высокой влажностью, сильной океанической прибойностью и т.п., что позволяет сублиторальным видам обитать на литорали, а литоральным - подниматься в супралитораль (Глава 2).

8.2. Изменения в структуре прибрежных сообществ Командорских островов, вызванные истреблением Стеллеровой коровы.

В настоящее время Командорские о-ва – один из экологически благополучных районов в дальневосточных морях России, но он не избежал катастроф и потрясений в историческом прошлом. По-видимому, одной из таких экологических катастроф явилось для Командорских о-вов истребление Стеллеровой коровы (*Hydrodamalis gigas*). Это вызвало дисбаланс в экосистеме шельфа островов, которая была адаптирована к наличию двух основных фитофагов: морской коровы и морского ежа. За прошедшие 2.5 века баланс в

островной экосистеме не восстановился, морской еж в одиночку не справляется с функцией фитофага, о чем свидетельствуют мощные разрастания водорослей, их поднятие на меньшие глубины и явления гипоксии у побережья островов, вызванные гниением избыточной растительности (Сидоров, Бурдин, 1986; Сидоров, 1987). Кроме того, морские ежи подвергаются сейчас более мощному хищническому прессу со стороны калана, что вновь связано с вмешательством человека, восстановлением им же катастрофически подорванной численности популяции калана. Расширение области распространения и увеличение численности калана оказывает (через систему трофических связей) влияние на состав и структуру бентоса. Калан выедает ежей, а подавление ежей вызывает мощное развитие ламинарий, что, в свою очередь, влияет на популяции промысловых видов животных (Иванюшина и др., 1991; Ошурков и др., 1991). Чтобы разорвать порочный круг, целесообразно регулирование численности калана на Командорских о-вах и организация промысла водорослей. В попытке исправить вред, причиненный неразумным вмешательством в природную среду, человеку следовало бы принять на себя роль потребителя водорослей, чтобы восстановить прежний баланс в экосистеме островов (Selivanova, 2002).

8.3. Адаптивная стратегия и возможная экологическая роль морских водорослей в сохранении биоты на примере исследований в Авачинской губе

Многолетняя динамика содержания нефтепродуктов, фенолов, детергентов изучалась нами с 1982 по 1991 г.г., в период наибольшего антропогенного воздействия на акваторию Авачинской губы (Рис. 3).

Рис. 3. Межгодовая динамика максимальных концентраций загрязняющих веществ в Авачинской губе

В последующие годы антропогенный пресс в Авачинской губе пошел на убыль. В результате его временного ослабления из-за экономического кризиса в стране в конце 20-го века воды губы из класса «очень грязные» смогли перейти в класс «грязные». Однако относительная стабилизация уровня загрязнения морской воды в губе в последние годы не отражает адекватно ее реальное экологическое состояние. В Авачинской губе сосуществуют несколько факторов противоположной направленности, способствующих, с одной стороны, накоплению загрязняющих веществ в донных осадках, с другой стороны – ее естественному самоочищению.

Влияние загрязнений на морские бентосные водоросли изучалось нами в нескольких аспектах: 1) флоро-ценоотическом (изменения в видовом составе и соотношении видов в сообществах), 2) физиологическом (а именно, репродуктивном) 3) морфо-гистологическом (изменения во внешнем облике растений и в их тканях, тератогенный эффект, клеточные аномалии и т.п.); (Селиванова, Шебякина, 1994; Selivanova, Shebyakina, 1995; Selivanova, 1996a-d; 1997) и 4) химическом (адсорбция токсичных элементов в тканях водорослей) (Селиванова, 1998б; Selivanova, 1998).

Данные анализов по содержанию тяжелых металлов в тканях водорослей показали неоднозначную многолетнюю динамику: а) у ламинариевых водорослей отмечена тенденция к возрастающему накоплению этих элементов; б) с другой стороны, существенных многолетних изменений уровня содержания тяжелых металлов у фукусовых водорослей не произошло.

Благодаря уникальному геоморфологическому и гидрологическому характеру Авачинской губы здесь имеется большое разнообразие экотопов,

обуславливающих существование еще довольно богатой морской биоты, несмотря на высокий уровень загрязнения. Нами обнаружено 117 видов макрофитов, 9 из которых отмечены здесь впервые. В губе выделены относительно чистые участки с неповрежденными экотопами, названные олиготоксобными зонами, в отличие от сильно загрязненных, названных политоксобными. В политоксобных зонах отмечено заметное обеднение флоры бентосных водорослей. Загрязнение вызвало сокращение видового разнообразия Rhodophyta на 60%, Phaeophyta на 50 %, Chlorophyta на 22 %. Сократилось не только количество видов, но и обилие каждого из них. Исчезновение ряда красных водорослей, по-видимому, связано с необратимыми изменениями в их сложном репродуктивном цикле (стерилизацией, возможно, обусловленной неподвижностью гамет). Зеленые и бурые водоросли, в отличие от багрянок, оказались способными выдерживать высокий уровень загрязнения без видимых морфофизиологических изменений. В естественных условиях наблюдались единичные морфологические аномалии у бурых водорослей, но, по-видимому, они вызваны не загрязнением, а механическим повреждением меристематической зоны растения под воздействием штормовых волн или фитофагов. Морфологически измененные растения способны к нормальному размножению. С учетом устойчивости бурых водорослей к загрязнению и их способности к аккумуляции токсикантов в слоевищах высказывается идея их использования для очистки морской воды и сохранения биоты водоема. Наиболее перспективными с этой точки зрения являются водоросли из порядка Laminariales. Проблема удаления токсичных веществ из вод Авачинской губы имеет не только экологическое, но и медико-социальное значение, поскольку ряд произрастающих здесь видов водорослей добывается жителями Петропавловска в пищевых и лекарственных целях. Чтобы успешнее решить эту проблему, рекомендовано создание санитарной марикультуры.

Была предпринята попытка оценки экологического состояния Авачинской губы с использованием флористического коэффициента: $P = (Ch + Rh)/Ph$ (где Ch – зеленые, Rh –красные, Ph– бурые водоросли), предложенного Чини (Cheney, 1977) в качестве критерия при сравнении флоры морских водорослей умеренных и тропических широт и примененного А.А.Калугиной-Гутник (1989) при изучении экологического состояния одной из черноморских бухт и Ю.А.Галышевой (2003) для оценки изменений среды и биоты залива Восток (Приморье) в условиях антропогенного пресса. Выяснилось, что этот показатель, приемлемый для теплоумеренных водоемов, не отражает адекватно экологическое состояние холодноводного водоема. Кроме того, он учитывает лишь таксономическое разнообразие, но не ценотическую роль видов. Необходимо было найти более адекватный показатель. Таковым, по мнению автора, оказался коэффициент стенобионтности (КС), предложенный Розановым (1999) (Глава 7). Главным недостатком метода является трудность определения стенобионтности видов-индикаторов. По предлагаемой методике такую оценку можно провести на основе стратегии размножения видов. При использовании метода определения КС в качестве интегрального показателя состояния наземных экосистем наиболее подходящими группами организмов признаны птицы и бабочки (Ehrlich, 1986). Для морских экосистем таких надежных групп для биоценологического мониторинга пока не выявлено. Думается, ими вполне могут стать макрофиты. Однако в случае использования макрофитов в качестве индикаторов оценить их стенобионтность исходя из репродуктивной стратегии затруднительно, поскольку, по-видимому, они все г-

стратегии. Поэтому автором внесены в формулу Розанова некоторые модификации с использованием критериев устойчивости организмов к загрязнениям (токсобности) взамен критериев стено-(эври)бионтности. Применительно к макрофитам токсобность оценить легче. Как показали многолетние экологические наблюдения в Авачинской губе, большинство зеленых водорослей относятся к политоксобам

может приобретать неоспоримое преимущество, и тогда формируется монодоминантное сообщество. Другую конкурирующую пару ламинариевых образуют *T. clathrus* и *A. clathratum*, но, возможно, из-за слишком жесткой конкуренции они не образуют совместных ассоциаций. Предположительно, оба вида обладают пониженной конкурентоспособностью по сравнению с ламинариями. Виды рода *Alaria* выступают в качестве сопутствующих видов или субдоминантов в сообществах и обладают оппортунистическими свойствами по отношению к ламинариям. К активным конкурентам отнесена *Cymathere triplicata*, обладающая особым запахом свежих огурцов. Вероятно, пахучее вещество, играет роль аллелопатического фактора. Таким же типом адаптации обладают корковые кораллиновые водоросли. Они выделяют вещества с ингибирующими и репеллентными свойствами, препятствующие развитию ламинариевых. Следовательно, кораллиновые могут быть сорняками при выращивании ламинариевых в культуре. Вероятно, к слабым конкурентам принадлежат *Nereocystis luetkeana*, *Chorda filum* и *Arthrothamnus bifidus*.

Проблемы конкуренции среди макрофитов имеют важное прикладное значение для культивирования, объектами которого следует избирать виды с высокой продуктивностью и конкурентоспособностью. Таковой является *L. bongardiana* благодаря большой скорости роста, экологической пластичности и устойчивости к загрязнению, хотя ее способности к аккумуляции вредных веществ ниже, чем у *A. clathratum*. Разработки по санитарной марикультуре в дальнейшем могут послужить основой развития промышленной марикультуры для восполнения истощающихся при интенсивной эксплуатации природных ресурсов водорослей. Промышленная марикультура является перспективной отраслью развития Камчатки, которая поможет обеспечить долговременное и устойчивое развитие этого региона.

ВЫВОДЫ

1. В результате ревизии флоры морских водорослей изученного региона Северной Пацифики выявлены и устранены значительные информационные пробелы в отечественной фикологической литературе по современной таксономии и номенклатуре водорослей, решена триединая задача: **обобщения** литературной информации и собственных данных, **модернизации** информации с учетом новейших данных по систематике водорослей и ее **унификации** (т.е. выработки единой с зарубежными учеными трактовки таксонов).

2. В результате обработки собственных сборов обнаружено 212 видов макрофитов, включая 41 Chlorophyta, 48 Phaeophyta, 121 Rhodophyta и 2 Magnoliophyta. Из них 35 видов впервые отмечены для флоры изученного региона (7 Chlorophyta, 8 Phaeophyta, 20 Rhodophyta), 10 видов являются новыми для флоры ДВ морей России. Описаны 2 новых для науки вида красных водорослей: *Faucheia guiryi* (Faucheaceae), *Phycodrys valentinae* (Delesseriaceae). Список водорослей изученной акватории не только пополнен, но и приведен в соответствие с современными систематическими данными.

3. В результате проведенного сравнительного молекулярно-генетического анализа *L. gurjanovae* с побережья Камчатки с близкими по морфологии видами: *L. saccharina* с побережья Ирландии и *L. yendoana* с о-ва Хоккайдо, а также с *L. cichorioides*, *L. coriacea* и *L. sachalinensis* с о-вов Хоккайдо и Сахалин показано, что по последовательностям нуклеотидов ДНК *L. gurjanovae* является независимым видом, но имеет родственные связи с *L. saccharina* из Атлантики. У 4-х проанализированных тихоокеанских видов (*L. yendoana*, *L. cichorioides*, *L.*

coriacea и *L. sachalinensis*) выявлено полное совпадение нуклеотидных последовательностей, что, вероятно, свидетельствует об их конспецифичности.

4. При попытке выяснить филогенетическое родство *Fucus evanescens* C.Ag. с российского побережья Тихого океана с *F. gardneri* Silva с американского побережья и *F. distichus* L. f. *evanescens* (C. Ag.) Powell с побережья Японии с помощью молекулярного анализа показано, что, несмотря на значительное генетическое сходство, выводы о конспецифичности этих таксонов пока преждевременны.

5. Выявлено, что морская бентосная флора юго-восточной Камчатки, Командорских о-вов и Берингова моря является пестрой по видовому составу и аллохтонной по происхождению. Она содержит большое число монотипных родов и семейств; эндемичные виды отсутствуют. Наибольшее сходство обнаруживается между флорами юго-восточной Камчатки и Командорских о-вов ($K_j = 0.68$), несколько меньшее – между флорами юго-восточной Камчатки и Берингова моря ($K_j = 0.63$), наименьшее – между флорами Берингова моря и Командорских о-вов ($K_j = 0.54$). Одно из возможных объяснений этого феномена может быть связано с особенностями системы течений в северной части Тихого океана, способствующих проникновению в северную часть Берингова арктических и высокобореальных видов из Арктики с одной стороны, и американских элементов флоры на Командорские о-ва – с другой.

6. Установлено, что во флоре Командор 130 видов являются общими с тихоокеанским побережьем Северной Америки, но 18 видов являются исключительно приазиатскими. Высокое сходство флор Командорских о-вов и юго-восточной Камчатки ($K_j=0.68$), вероятно, свидетельствует о принадлежности островной флоры к азиатскому типу. Этот вывод согласуется с геологическими данными (теорией дрейфа материков) и данными по сухопутной флоре других тихоокеанских островов и архипелагов.

7. Показано, что для шельфа Восточной Камчатки в целом типично поясное распределение макрофитов, на Командорах оно ближе к мозаичному. На островах наблюдается нарушение вертикальной стратификации и смещение глубоководных видов и ассоциаций в более верхние горизонты, что возможно объяснить особенностями климата и гидрологии региона.

8. Установлено, что относительная стабилизация уровня загрязнения в результате временного ослабления антропогенного пресса на акваторию Авачинской губы в конце 20-го века и перевод ее вод из класса «очень грязные» в класс «грязные», не отражает адекватно экологическое состояние губы. Данные анализов по содержанию тяжелых металлов в тканях бурых водорослей показали неоднозначную многолетнюю динамику: у ламинариевых отмечена тенденция к возрастающему накоплению токсикантов, существенных многолетних изменений их содержания в фукусовых водорослях не произошло.

9. Показано, что вследствие загрязнения произошло сокращение видового разнообразия Rhodophyta на 60%, Phaeophyta на 50 %, Chlorophyta на 22 %. Сократилось не только количество видов, но и их обилие. Исчезновение ряда красных водорослей, по-видимому, связано со стерилизующим эффектом загрязнения, вызывающим необратимыми изменениями в их сложном репродуктивном цикле. Зеленые и бурые водоросли оказались способными выдерживать высокий уровень загрязнения без видимых морфологических и физиологических изменений.

10. Выяснено, что флористический коэффициент (Cheney, 1977), учитывающий таксономическое разнообразие и использованный ранее для

оценки экологического состояния теплоумеренных водоемов (Калугина-Гутник, 1989; Галышева, 2003), не приемлем для холодноводных водоемов.

11. Получена более адекватная и универсальная научная основа для биоиндикации экологического состояния морских водоемов – метод оценки состояния экосистем по коэффициенту стенобионтности, основанный на закономерностях сукцессионных процессов и учитывающий обилие и ценотическую роль видов (Розанов, 1999). Автором метод адаптирован, категории стено(эври)бионтности предложено заменить на категории олиго(поли)токсобности. У макрофитов этот показатель определить несложно, что позволяет использовать их в качестве организмов-индикаторов.

12. Установлено, что виды рода *Laminaria* с точки зрения жизненной стратегии относятся к типу «виолентов» (= «конкурентов»), среди них отмечено несколько типов адаптаций к среде обитания: а) экологические, б) морфологические (полиморфизм) и в) химические (аллелопатия). Виды рода *Laminaria*, образуют иерархическую лестницу по способностям к конкуренции, верхнюю ступеньку которой занимает *L. bongardiana*. Она признана наиболее подходящим объектом для марикультуры. Конкурирующую пару образуют *L. bongardiana* и *L. dentigera*, бидоминантные сообщества которых находятся в неустойчивом равновесии. Другую конкурирующую пару составляют *T. clathrus* и *A. clathratum*, которые не образуют совместных ассоциаций. Конкурентоспособность обоих видов ниже по сравнению с ламинариями. Виды рода *Alaria* выступают в качестве сопутствующих видов или субдоминантов в сообществах и обладают оппортунистическими свойствами по отношению к ламинариям. К активным конкурентам отнесена *Cymathere triplicata*, обладающая запахом огурцов. Пахучее вещество, по-видимому, играет роль аллелопатического фактора. Вероятно, к слабым конкурентам принадлежат *Nereocystis luetkeana*, *Chorda filum* и *Arthrothamnus bifidus*.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

Статьи, опубликованные в сборниках научных трудов:

1. Иванюшина Е.А., Ржавский А.В., Селиванова О.Н., Ошурков В.В. Структура и распределение сообществ бентоса мелководий Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. Запасы, состояние, вопросы охраны и использования. М.: Изд. МГУ, 1991. С. 155-170.
2. Селиванова О.Н. Весенний и ранне-летний состав бентосной флоры Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) // Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. Владивосток: Изд. ДВО АН СССР, 1988. С. 84-92.
3. Селиванова О.Н. Список макрофитов и беспозвоночных макробентоса Авачинской губы. Algae. // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: Изд. ДВО АН СССР, 1989. С. 93-98.
4. Селиванова О.Н. Поглощение токсических элементов некоторыми бурыми водорослями из загрязненных участков Авачинской губы // Сб. научных статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск – Токио: Изд. Госкомкамчатэкологии, 1998. С. 39-45.
5. Селиванова О.Н. Морские водоросли охраняемой прибрежной акватории Южно-Камчатского заказника // В кн. Растительность Южно-Камчатского заказника. Петропавл.-Камчатский: Камч. печатн. двор, 2002. С. 104-128.
6. Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г. Макрофиты Командорских островов // Донная флора и фауна шельфа Командорских островов. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 11-58.
7. Селиванова О.Н. Конкуренция среди водорослей и проблема выбора видов, перспективных для санитарной марикультуры // Сб. Трудов Камчатского

- института экологии и природопользования ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатн. двор. 2003. С. 152-171.
8. Селиванова О.Н., Жигadlova Г.Г. Донные макрофиты российского побережья Берингова моря (включая Командорские острова). I. Остров Медный // Сб. Трудов Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатн. двор, 2000. С. 71-108.
 9. Селиванова О.Н., Жигadlova Г.Г. Донные макрофиты российского побережья Берингова моря (включая Командорские острова). II. Остров Беринга // Сб. Трудов Камчатского института экологии и природопользования ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатн. двор. 2003, С. 172-208.
- Статьи, опубликованные в российских научных периодических изданиях:
10. Клочкова Н.Г., Селиванова О.Н. Виды *Halosaccion* Kütz. и *Devaleraea* Guiry (Palmariales, Rhodophyta) в дальневосточных морях СССР // Бот. журн., 1989. Т. 74. С. 953-958
 11. Селиванова О.Н. Дополнение к флоре морских водорослей юго-восточной Камчатки // Нов. сист. низш. раст., 1988. Т. 25. С. 57-63.
 12. Селиванова О.Н. Находка фрагментов бурой водоросли *Nereocystis luetkeana* в Авачинской губе (Камчатка) // Биол. моря, 1997. Т. 23. № 5. С. 325-326.
 13. Селиванова О.Н. Рецензия на книгу В.Ф. Пржеменецкой «Гербарий морских водорослей» (Учебное пособие) // Биол. моря, 2001, Т. 27. № 5, С. 381-382.
 14. Селиванова О.Н., Жигadlova 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.
- Статьи, опубликованные в зарубежных научных изданиях:
15. Masuda M., Selivanova O. N. Notes on *Odonthalia kamtschatica* (Ruprecht) J. Agardh (Ceramiales, Rhodophyta) // Jpn. J. Phycol., 1989. V. 37. P. 180-186.
 16. Selivanova O.N. Adaptive strategy and possible ecologic role of marine benthic algae // International Sympos. On Environmental restoration for Enclosed Seas. 1996. Toyohashi, Japan. Proc. Suppl. P. 1-30.
 17. Selivanova O.N. Peculiarities of marine benthic flora of the Commander Islands (Bering Sea) // Conf. Proc. Oceanology International 97, Pacific Rim, 'Extending the reach of ocean technologies', Singapore, 1997, V. 2. P. 57-66.
 18. Selivanova O.N. Participation of seaweeds in water purification and marine biota protection // Recent Advances in Marine Science and Technology (N. Saxena, ed.). PACON International Press, Honolulu, Hawaii, USA, 1997. P. 451-464.
 19. Selivanova O.N. Marine benthic algae of the Russian coasts of Bering Sea (from Ozernoi Gulf to Dezhnev Bay, including Karaginskii Island) // Constancea – 83, 2002: <http://ucjeps.berkeley.edu/constancea/83/selivanova/Selivanova.html>.
 20. Selivanova O.N. Changes in marine coastal ecosystems of the Commander Islands caused by extermination of Steller sea cow (*Hydrodamalis gigas*) // Proc. Internat. Conf. "Man in the coastal zone". Vladivostok, 2002, p. 99-104.
 21. Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. New and rare macrophyte species of the Commander Islands' shelf // Algologia, 1993. V. 3. N 3. P. 66- 72.
 22. Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. Marine algae of the Commander Islands. Preliminary remarks on the revision of the flora. I. Chlorophyta // Bot. Mar., 1997a. V. 40. P. 1-8.
 23. Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. Marine algae of the Commander Islands. Preliminary remarks on the revision of the flora. II. Phaeophyta // Bot. Mar., 1997b. V. 40. P. 9-13.
 24. Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. Marine algae of the Commander Islands. Preliminary remarks on the revision of the flora. III. Rhodophyta // Bot. Mar., 1997c. V. 40. P. 15-24.
 25. Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. New and rare macrophyte species of algae of the Commander Islands shelf (Russian Far East) // Internat. Journ. on Algae. 1999. V. 1. N 3. P. 99-103.
- Автореферат диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук:
26. Селиванова О.Н. Макрофиты Командорских островов (видовой состав, экология, распределение) // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВГУ,

1998. 25 с.

Тезисы докладов региональных, общероссийских и международных научных конференций:

27. Селиванова О.Н. Макрофитобентос Командорских островов и его особенности // Тез. докл. научно-практ. конф. «Биологические ресурсы камчатского шельфа, их рациональное использование и охрана». Петропавловск-Камчатский, 1987а. С. 116-118.
28. Селиванова О.Н. Видовой состав и распределение макрофитов Восточной Камчатки // Тез. докл. I Всесоюзной конф. «Актуальные проблемы современной альгологии». Киев: Наукова Думка, 1987б. С. 77.
29. Селиванова О.Н. Макрофитобентос шельфа Восточной Камчатки и сопредельных вод // Тез. докл. III Всесоюзн. конф. по морской биологии. Киев: Изд. АН УССР, 1988. С. 193-194.
30. Селиванова О.Н. Бентосные водоросли как возможный экологический фактор очистки воды и сохранения морской биоты // Тез. докл. II Российско-Японского симпозиума: Проблемы экологии и природо-пользования на Камчатке. Петропавловск-Камчатский, 1996. С. 14-16.
31. Селиванова О.Н. Проблема сохранения биоразнообразия и поиск индикаторов интегрального состояния экосистем // Тез. докл. I научной конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», Петропавловск-Камчатский: Изд. Госкомкамчатэкологии, 2000. С. 86-88.
32. Селиванова О.Н. Динамика видового разнообразия макрофитов шельфа Командорских островов // Тез. докл. II научной конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001а. С. 91-93.
33. Селиванова О.Н. Конкуренция среди водорослей, теоретические и прикладные аспекты // Тез. докл. II научной конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001б, С. 141-143.
34. Селиванова О.Н. Изменения в структуре прибрежных сообществ Командорских островов, вызванные истреблением Стеллеровой коровы (*Hydrodamalis gigas*) // Тез. докл. Международн. междисциплинар. конф. «Человек в прибрежной зоне: опыт веков». Петропавловск-Камчатский: Изд. Камчатского гос. пед. университета, 2001в, С. 160-162.
35. Селиванова О.Н. Охрана редких видов морских водорослей – одна из проблем сохранения биоразнообразия Камчатки // Тез. докл. III науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2002а. С. 138-141.
36. Селиванова О.Н. Методологические проблемы определения возраста растений // Тез. докл. III научной конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2002б. С. 142-144.
37. Селиванова О.Н., Шебякина Г.В. Влияние загрязнений на бентосные водоросли Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) // Тез. докл. Всероссийской конф. «Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса (включая промысел)», Астрахань, 1994. С. 521-523.
38. Христофорова Н.К., Малиновская Т.М., Селиванова О.Н. Оценка химико-экологического состояния Авачинской губы по содержанию тяжелых металлов в фукусовых водорослях // Тез. докл. II научной конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001. С. 191-193.
39. Чуян Г.Н., Селиванова О.Н., Лупикина Е.Г., Быкасов В.Е. Долговременное захоронение поллютантов в придонных осадках и их влияние на бентосную растительность Авачинской губы // Тез. докл. II научной конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001. С. 166-167.
40. Chuyan G.N., Selivanova O.N. Long-term retention of pollutants in the bottom

- sediments and their influence on benthic vegetation // Abstr. 3^d Internat. Conf. on the environmental management of enclosed coastal seas, Stockholm, Sweden, 1997. P. 194-196.
41. Selivanova O.N. Seaweeds as a possible ecological factor of water purification and marine biota protection // Abstr. PACON-96, Honolulu, Hawaii, 1996a. P. 179.
 42. Selivanova O.N. Benthic algae as a possible ecological factor of water cleaning and protection of marine biota // Abstr. II Russian-Japanese Sympos.: Problems of Ecology and Nature Management in Kamchatka. Petropavlovsk-Kamchatsky, 1996b. P. 52-54.
 43. Selivanova O.N. Adaptation of marine algae to unfavourable environmental factors // Abstr. 31st Europ. Congress on Marine Biology, St. Petersburg, 1996c. P. 73.
 44. Selivanova O. N. Dynamics of the species diversity of the Commander Islands marine benthic algae // Abstr., PACON-97, Hong Kong, China, 1997. P. 169.
 45. Selivanova O.N. Water cleaning ability of some kelp algae // Abstr. PACON-98, Seoul, Korea, 1998. P. 59.
 46. Selivanova O.N. Competition between main commercial algae of the Eastern Kamchatka and Commander Islands // Abstr. PACON-99, Moscow, Russia, 1999. P. 278.
 47. Selivanova O.N. Methodological problems of marine macroalgae age estimation // Abstr. of Phycological Society of America annual meetings, Oregon, June 14-19, 2003a. P. 74.
 48. Selivanova O.N. Taxonomic confusion in interpretation of some species of marine macroalgae between Russian and Japanese phycologists // Abstr. of Japanese-Russian Symposium, 2003b, Sapporo, Japan. Bulletin of Hokkaido University Museum. P.11.
 49. Selivanova O. N., Arkhipova E.A. Changes in algae - sea urchins communities of the Avacha Bay (Kamchatka) caused by pollution // 78th Annual meeting of Western Society of Naturalis. Monterey, California, USA, 1997. P. 52.
 50. Selivanova O. N., Shebyakina G.V. The pollution influence on seaweeds of Avacha Bay (Kamchatka) // Internat. Conf.: Long-term changes in marine ecosystems, Arcachon, France, 1995. P. 72.
-

Ольга Николаевна Селиванова

**МАКРОФИТЫ РОССИЙСКОГО ШЕЛЬФА БЕРИНГОВА МОРЯ,
КОМАНДОРСКИХ О-ВОВ И ЮГО-ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ**

АВТОРЕФЕРАТ

Подписано к печати 15 июля 2004 г.

Объем 39 стр.

Лицензия № ПД №14-2А002305 от 14.07.2000 г. Формат А5

Заказ №

Тираж 110 экз.

Отпечатано на полиграфической базе ЧП Романенко М.И. «Оперативная полиграфия» по адресу: 683000, Петропавловск-Камчатский, ул. Ленинская, 46