

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Камчатский филиал
Тихоокеанского института географии

ТРУДЫ

Выпуск VIII

**Биота острова Старичков
и прилегающей к нему акватории
Авачинского залива**

«Камчатпресс»
Петропавловск-Камчатский
2009

УДК 016.577

ББК 20.1

Т 78

Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива / Труды Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН. Выпуск VIII. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2009. – 350 с., ил. 6 л.

Сборник содержит результаты исследований сотрудников КФ ТИГ ДВО РАН и некоторых других организаций, выполненных на территории небольшого о. Старичков и в прилегающих к нему прибрежных водах Авачинского залива. Представленные в настоящем сборнике работы посвящены изучению морской и наземной биоты этого острова, являющегося с 1981 г. особо охраняемой природной территорией – памятником природы регионального значения «Остров Старичков».

Сборник предназначен для экологов, биологов, специалистов природоохранных организаций, преподавателей и студентов высших и средних учебных заведений биологического профиля.

Biota of Starichkov Island and adjacent waters of Avacha Gulf / Proceedings of Kamchatka Branch of Pacific Institute of Geography, Far Eastern Division, Russian Academy of Sciences. – Petropavlovsk-Kamchatskii : Kamchatpress, 2009. Issue 8. – 350 p., pt. 6.

The collection of papers contains the data of studies of the scientists of KB PIG FED RAS and some other organizations carried out on the territory of a small Starichkov Islands and adjacent water areas of Avacha Gulf. The papers presented in this issue deal with studies on marine and terrestrial biota of this Island that has the status of the specially protected nature area – The Nature Monument of the regional significance «Starichkov Island» – since 1981.

The book can be recommended for ecologists, biologists, specialists in nature protection, teachers and students of institutes and colleges specializing in biology.

Издано по решению Ученого совета Камчатского филиала
Тихоокеанского института географии ДВО РАН

Редколлегия:

К. Э. Санамян, Н. П. Санамян, д.б.н. А. М. Токранов (отв. редактор),
О. А. Чернягина

Перевод на английский язык д.б.н. О. Н. Селивановой

ISBN 978-5-9610-0128-0

© Камчатский филиал Тихоокеанского
института географии ДВО РАН,
2009

Морские водоросли-макрофиты прибрежных вод острова Старичков

О. Н. Селиванова, Г. Г. Жигадлова

Изучение морской бентосной флоры тихоокеанского побережья Камчатки в целом в значительной степени требует исследования водорослей-макрофитов особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Восточной Камчатки, имеющих морскую акваторию, которая охватывает довольно протяженную часть побережья полуострова и несколько крупных и мелких островов, как близлежащих, так и находящихся на значительном расстоянии от полуострова. ООПТ имеют также различный природоохранный статус – от памятников природы регионального значения (как, например, о. Старичков) до государственных природных биосферных заповедников (как Кроноцкий и Командорский). Подробные данные по альгофлоре некоторых ООПТ уже отражены в ряде наших публикаций. Несколько из них (Селиванова, Жигадлова, 1997; Selivanova, Zhigadlova, 1993; 1997a, b, c; 1999) посвящены водорослям-макрофитам Командорских островов, морская акватория которых практически полностью принадлежит Командорскому заповеднику. Статья Г. Г. Жигадловой (2000) касается альгофлоры заказника «Остров Карагинский», статус которого в настоящее время изменен, он более не является заказником по охране морских колониальных птиц, но входит в число охраняемых территорий, имеющих водно-болотные угодья, в соответствии с Рамсарской конвенцией (Convention, 1971; Водно-болотные угодья, 1998); а работа О. Н. Селивановой (2002) посвящена морским водорослям охраняемой акватории Южно-Камчатского государственного заказника.

В рамках работы по исследованию водорослей-макрофитов ООПТ Восточной Камчатки, имеющих морскую акваторию, мы проводили также исследования на о. Старичков, который является памятником природы регионального значения на основании решения Камчатского облисполкома (1981 г.) и постановления губернатора Камчатской области (1998 г.). Остров по всему периметру окружен 3-мильной охранной морской зоной, которая начинается от границы уреза воды в период максимального отлива.

Остров Старичков – небольшой скалистый останец площадью 0.4 км², расположен в Авачинском заливе в 3 км от камчатского по-

бережья вблизи бухты Саранной. Происхождение острова вулканическое. Глубины, отделяющие его от камчатского берега, не превышают 10–12 м. Тихоокеанские склоны в средней и нижней части представляют отвесные скальные выходы коренных пород. Узкая береговая зона представлена глыбовыми развалами, пляжи отсутствуют (рис. 1а). Противоположный склон острова, ориентированный к камчатскому побережью, при такой же крутизне отличается меньшим числом скальных выходов коренных пород, наличием пляжей (рис. 1б). Вблизи острова расположены несколько небольших островков, представляющих собой скалистые платформы, почти плоская поверхность которых обнажается во время отливов и погружается под воду во время приливов (рис. 2а, б, в, г), а также довольно высоких отвесных скальных образований – кекуров (рис. 2в, г, д, е), на которых также поселяются водоросли. Более подробную информацию по геологии и геоморфологии о. Старичков можно найти в работе Г. Н. Чуян (см. настоящий сборник).

Одной из главных особенностей острова является крупный птичий базар, занимающий практически всю его территорию (рис. 3).

Авифауна оказывает заметное влияние на химический состав прибрежных вод, вызывая их эвтрофикацию за счет продуктов жизнедеятельности птиц (Иванов, 2003). Подводный мир о. Старичков выделяется среди близлежащих к Петропавловску-Камчатскому районов необычно высоким биоразнообразием и продуктивностью бентосных организмов, включая водоросли-макрофиты.

Все же, несмотря на долголетние флористические исследования на шельфе острова, информация по макрофитам недостаточна и разрознена. Специальных публикаций по бентосной альгофлоре этой ООПТ нет, некоторые сведения о морских водорослях ее побережья можно почерпнуть в работе О. Н. Селивановой (1988) и в ряде более общих работ по альгофлоре прикамчатских вод Тихого океана, в которых о. Старичков упоминается лишь вскользь (Клочкова, Березовская, 1997; Klochkova, 1998). Таким образом, целью данной работы было составление подробного аннотированного списка видов водорослей-макрофитов, произрастающих на о. Старичков. Список представлен в виде таблицы.

Материал и методы

Приводимый в данной работе список водорослей-макрофитов является результатом обработки фикологического материала, собранного на о. Старичков в период с 1984 по 2009 г. во время экспедиций лаборатории гидробиологии КФ ТИГ (ранее КИЭП) ДВО РАН. Водоросли собирали с мая по октябрь на литорали во время отливов, из штормовых выбросов и с использованием легководолазной техники на глубинах до 25 м. Определение материала проводили с помощью светового микроскопа.



Рис. 1. Береговая полоса о. Старичков : а – крупновалунно-глыбовая литораль, б – пляжи

Вначале на острове выполняли лишь сборы водорослей для флористических исследований, но начиная с 1999 г. параллельно с этим мы приступили к экологическим наблюдениям и изучению биологии ряда мас-



Рис. 2. Рифовые платформы и кекуры вблизи о. Старичков

совых видов на экспериментальном полигоне, расположенном на одном из выступающих мысов острова (рис. 4). Здесь проводили наблюдения по определению возраста растений на примере бурой водоросли *Fucus evanescens* С. Ag. Нами были предприняты попытки использования морфобиометрического подхода (по числу дихотомических ветвлений) согласно методике, описанной О. В. Максимовой (1980). В дополнение к этому для контроля полученных с помощью морфобиометрического метода данных проведены полевые наблюдения меченых растений по аналогии с опытами лаборатории гидробиологии КИЭП ДВО РАН на экспериментальных полигонах о. Беринга (Командорские острова), позволившие применить хронометрический метод. Подробно методика проведения этих экспериментов описана в работах Е. А. Иванюшиной, Г. Г. Жигадловой (1994), В. В. Ошуркова (2000), О. Н. Селивановой (2003).



Рис. 3. Птичьи базары на о. Старичков

Экспериментальные площадки, заложенные в 1999 и 2002 гг. и расположенные в различных участках Авачинского залива (в Авачинской

губе и у о. Старичков), обследовались с интервалом от двух недель до одного месяца в течение полевых сезонов 2002–2009 гг. (с конца мая по середину октября).

Молекулярно-генетические анализы (секвенирование ДНК на аппарате ABI PRISM 310 Genetic Analyzer) высушенных с использованием силикагеля бурых водорослей проводились в Лаборатории систематики Университета Хоккайдо (Саппоро, Япония) и на морской биостанции Муроран, также принадлежащей Университету Хоккайдо, совместно с докторами Казухиро Когаме (Dr. Kazuhiro Kogame) и Норишиге Йотсукурой (Dr. Norishige Yotsukura) методом ITS (Internal transcribed spacer) (ITS1, ITS2). Объектами исследования явились бурые водоросли из порядков Laminariales (*Laminaria* spp.) и Fucales (*Fucus* spp.). Филогенетические связи между видами оценивались на основе бут-стрэп анализа с использованием метода объединения ближайших соседей (neighbour-joining method) (Swofford, 2002; Serrão et al., 1999).

Образцы изученных водорослей хранятся в лаборатории гидробиологии КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский).

Результаты

Как следует из таблицы, таксономическое разнообразие макрофитов о. Старичков достаточно велико и представлено 3 отделами: Chlorophyta, Ochrophyta, Rhodophyta, 17 порядками, 32 семействами, 59 родами и 87 видами.

Виды водорослей-макрофитов, произрастающие в акватории о. Старичков

№	Таксон	Место-обитание	Репродуктивное состояние
1	2	3	4
	Империя Chromalveolata		
	Царство Straminopilae		
	Отдел Ochrophyta		
	Класс Phaeophyceae		
	Порядок Desmarestiales		
	Семейство Desmarestiaceae		
1	<i>Desmarestia aculeata</i> (L.) Lamour.	С	Ст
2	<i>D. viridis</i> (O.F.Müll.) Lamour.	С	Ст
	Порядок Ectocarpales		
	Семейство Chordariaceae		
3	<i>Chordaria chordaeformis</i> (Kjellm.) Kawai et Kim	Л, С	Ст
4	<i>C. flagelliformis</i> (O.F.Müll.) C. Ag.	Л, С	Ф
5	<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i> (Hudson) Grev.	Л	Ст
6	<i>Soranthra ulvoidea</i> Post. et Rupr.	Л, Эп	Ф

1	2	3	4
	Порядок Scytosiphonales Семейство Scytosiphonaceae		
7	<i>Petalonia fascia</i> (O. F. Müll.) Kuntze	Л	Ст
8	<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyndb.) Link	Л	Ф
	Порядок Laminariales Семейство Alariaceae		
9	<i>Alaria angusta</i> Kjellm.	Л, С	Ф
10	<i>A. marginata</i> Post. et Rupr.	Л, С	Ф
	Семейство Costariaceae		
11	<i>Agarum clathratum</i> Dumortier	С	Ст
12	<i>Thalassiophyllum clathrus</i> (Gmel.) Post. et Rupr.	С	Ст
	Семейство Laminariaceae		
13	<i>Laminaria longipes</i> Bory	С	Ф
14	<i>Saccharina bongardiana</i> (Post. et Rupr.) Seliv., Zhigad. et Hansen	Л, С	Ф
15	<i>S. dentigera</i> (Kjellm.) Lane, Mayes, Druehl et Saund.	Л, С	Ст
16	<i>S. gurjanovae</i> (A. Zin.) Seliv., Zhigad. et Hansen	Л, С	Ст
	Порядок Ralfsiales Семейство Heterochordariaceae		
17	<i>Analipus japonicus</i> (Harvey) Wynne	Л	Ф
	Порядок Fucales Семейство Fucaceae		
18	<i>Fucus evanescens</i> C. Ag.	Л	Ф
	Империя Eukaryota Царство Plantae Подцарство Biliphyta Отдел Rhodophyta Класс Compsopogonophyceae Порядок Erythropeltidales Семейство Erythrotrichiaceae		
19	<i>*Erythrocladia irregularis</i> Rosenv.	Эп	Ст
	Класс Bangiophyceae Порядок Bangiales Семейство Bangiaceae		
20	<i>Porphyra gardneri</i> (Smith et Hollenb.) Hawkes	Л	Ф
21	<i>P. miniata</i> (C. Ag.) C. Ag.	С	Ф
22	<i>P. ochotensis</i> Nagai	Л	Ф
23	<i>P. pseudolinearis</i> Ueda	Л	Ф
24	<i>P. tasa</i> (Yendo) Ueda	Л	Ст
25	<i>P. variegata</i> (Kjellm.) Kjellm.	С	Ф
	Класс Florideophyceae Порядок Corallinales Семейство Corallinaceae		

1	2	3	4
26	<i>Corallina pilulifera</i> Post. et Rupr.	Л, С	Ф
27	<i>Pachyarthron cretaceum</i> (Post. et Rupr.) Manza	Л, С	Ф
28	<i>P. compressum</i> (Kloczcova) Schneider et Wynne	Л, С	Ф
	Семейство Hapalidiaceae		
29	<i>Clathromorphum circumscriptum</i> (Strömf.) Foslíe	Л, С	Ф
30	<i>C. nereostratum</i> Lebednik	Л, С	Ф
31	<i>Lithothamnion phymatodeum</i> Foslíe	Л, С	Ф
	Порядок Acrochaetiales		
	Семейство Acrochaetiaceae		
32	** <i>Acrochaetium humile</i> (Rosenv.) Børg.	Эп	Ст
33	* <i>A. parvulum</i> (Kyl.) Hoyt	Эп	Ф
	Порядок Palmariales		
	Семейство Palmariaceae		
34	<i>Halosaccion firmum</i> (Post. et Rupr.) Kütz.	Л, С	Ст
35	<i>H. glandiforme</i> (Gmel.) Rupr.	Л	Ф
36	<i>Palmaria callophyloides</i> Hawkes et Scagel	Л	Ст
37	* <i>P. mollis</i> (Setch. et Gardn.) van der Meer et Bird	Л, С	Ф
38	<i>P. stenogona</i> (Perest.) Perest.	Л, С	Ф
	Порядок Ceramiales		
	Семейство Ceramiaceae		
39	<i>Scagelia pylaisaei</i> (Montagne) Wynne	С	Ст
	Семейство Wrangeliaceae		
40	<i>Neoptilota asplenioides</i> (Esper) Kyl.	Л, С	Ф
41	<i>Pleonosporium kobayashii</i> Okamura	С	Ф
42	<i>Ptilota serrata</i> Kütz.	С	Ф
	Семейство Delesseriaceae		
43	<i>Hymenena ruthenica</i> (Post. et Rupr.) A. Zin.	С	Ф
44	<i>Membranoptera beringiana</i> (Rupr.) A. Zin.	С	Ст
45	<i>Phycodrys riggii</i> Gardn.	С	Ф
46	* <i>P. valentinae</i> Seliv. et Zhigad.	С	Ст
	Семейство Rhodomelaceae		
47	<i>Neorhodomela larix</i> (Turn.) Masuda	Л	Ф
48	<i>N. oregona</i> (Doty) Masuda	Л	Ф
49	<i>Odonthalia annae</i> Perest.	Л	Ст
50	<i>O. kamtschatica</i> (Rupr.) J. Ag.	Л, С	Ст
51	<i>O. setacea</i> (Rupr.) Perest.	С	Ст
52	* <i>Polysiphonia morrowii</i> Harvey	Л	Ст
53	<i>Pterosiphonia bipinnata</i> (Post. et Rupr.) Falkenb.	Л, С	Ф
	Порядок Cryptonemiales		
	Семейство Crossocarpaceae		
54	<i>Kallymeniopsis lacera</i> (Rupr.) Perest.	С	Ст
55	<i>Velatocarpus pustulosus</i> (Post. et Rupr.) Perest.	С	Ф
	Семейство Dumontiaceae		
56	<i>Constantinea rosa-marina</i> (Gmelin) Post. et Rupr.	С	Ф

1	2	3	4
57	<i>C. subulifera</i> Setch.	С	Ф
58	<i>Neodilsea natashae</i> Lindstrom	С	Ф
59	<i>N. yendoana</i> Tokida	Л	Ф
	Семейство Endocladiaceae		
60	<i>Gloiopeltis furcata</i> (Post. et Rupr.) J. Ag.	Сл, Л	Ф
	Семейство Kallymeniaceae		
61	<i>Callophyllis radula</i> Perest.	С	Ф
62	<i>C. rhynchocarpa</i> Rupr.	С	Ф
63	<i>Euthora cristata</i> (C. Ag.) J. Ag.	Л, С	Ф
	Порядок Gigartinales		
	Семейство Furcellariaceae		
64	<i>Opuntella ornata</i> (Post. et Rupr.) A. Zin.	С	Ст
65	<i>Turnerella mertensiana</i> (Post. et Rupr.) Schmitz	С	Ф
	Семейство Gigartinaceae		
66	<i>Mazzaella parksii</i> (Setch. et Gardn.) Hughey, Silva et Hommersand	Л	Ф
	Семейство Phyllophoraceae		
67	<i>Mastocarpus pacificus</i> (Kjellm.) Perest.	Л	Ф
	Подцарство Viridaeplantae		
	Отдел Chlorophyta		
	Порядок Cladophorales		
	Семейство Cladophoraceae		
68	<i>Chaetomorpha ligustica</i> (Kütz.) Kütz.	Л	Ф
69	<i>Ch. linum</i> (O. F. Müll.) Kütz.	Л	Ст
70	<i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Harvey	Л	Ст
	Порядок Ulotrichales		
	Семейство Capsosiphonaceae		
71	<i>Capsosiphon groenlandicus</i> (J. Ag.) Vinogr.	Л	Ст
	Семейство Gomontiaceae		
72	<i>Monostroma grevillei</i> (Thur.) Wittr.	Л	Ф
	Семейство Ulotrichaceae		
73	<i>Chlorochytrium inclusum</i> Kjellm.	Эд	Ст
74	<i>Spongomorpha duriuscula</i> (Rupr.) Collins	Л	Ст
75	<i>Ulothrix flacca</i> (Dillw.) Thur.	Л	Ст
76	<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) Aresch.	Л	Ф
	Порядок Ulvales		
	Семейство Kornmanniaceae		
77	<i>Blidingia minima</i> (Näg. ex Kütz.) Kyl.	Л	Ст
78	<i>Kornmannia leptoderma</i> (Kjellm.) Blid.	Л	Ф
	Семейство Ulvaceae		
79	<i>Ulva fenestrata</i> Post. et Rupr.	Л, С	Ф
80	<i>U. linza</i> L.	Л	Ст
81	<i>U. prolifera</i> O. F. Müll.	Л	Ф
82	<i>Ulvaria splendens</i> Rupr.	Л	Ф

1	2	3	4
	Семейство Ulvellaceae		
83	**<i>Acrochaete geniculata</i> (Gardn.) O'Kelly	Эп	Ст
84	**<i>A. repens</i> Pringsh.	Эд	Ст
85	<i>A. viridis</i> (Reinke) R. Nielsen	Эп	Ст
86	<i>Pringsheimiella scutata</i> (Reinke) Höhn. ex Marschew.	Эп	Ст
87	**<i>Pseudulvella prostrata</i> (Gardn.) Setch. et Gardn.	Эп	Ст

Принятые в таблице сокращения: С – сублитораль; Л – литораль;
 Сл – супралитораль; Эп – эпифит; Эд – эндофит; Ф – фертильный;
 Ст – Стерильный

Обсуждение

При составлении видового списка, представленного в таблице, учитывались заметно изменившиеся представления о систематическом положении различных групп водорослей в связи с появлением новых методов молекулярно-генетических исследований, очень популярных в настоящее время в мировой фикологии.

Эти изменения коснулись представителей всех трех прежних отделов макрофитов (Chlorophyta, Phaeophyta, Rhodophyta), но особенно сильно отразились на отделе бурых водорослей (Phaeophyta).

Статус отдела Phaeophyta кардинально пересмотрен. Согласно новым данным, бурые водоросли трактуются не как самостоятельный отдел, а как класс Phaeophyceae в отделе Ochrophyta Cavalier-Smith, 1995, который входит, по одной из версий, в царство Chromista в составе империи Eukaryota (Draisma et al., 2003; M. Guiry and G. Guiry, 2009), а по другой – в отдельное царство Straminopilaе в составе империи Chromalveolata (Белякова и др., 2006). Мы принимаем последнюю точку зрения, попутно отметив, что в любом случае бурые водоросли не относятся более к царству растений (Plantae), в отличие от зеленых и красных водорослей. Из существенных изменений, которые произошли в пределах класса Phaeophyceae, нами признается слияние порядков Ectocarpales, Dictyosiphonales, Chordariales в единый порядок Ectocarpales и в пределах последнего порядка – слияние семейств Chordariaceae, Dictyosiphonaceae, Punctariaceae в единое семейство Chordariaceae (M. Guiry and G. Guiry, 2009). Порядки Scytosiphonales и Ralfsiales рассматриваются как самостоятельные (Tan, Druehl, 1994; Kogame et al., 1998). Из других порядков прежнего отдела Phaeophyta особенно заметной реорганизации подвергнут Laminariales, большинство представителей которого являются массовыми промысловыми видами. В пределах этого порядка описано новое семейство Costariaceae Lane, Mayes, Druehl et Saunders, выделен-

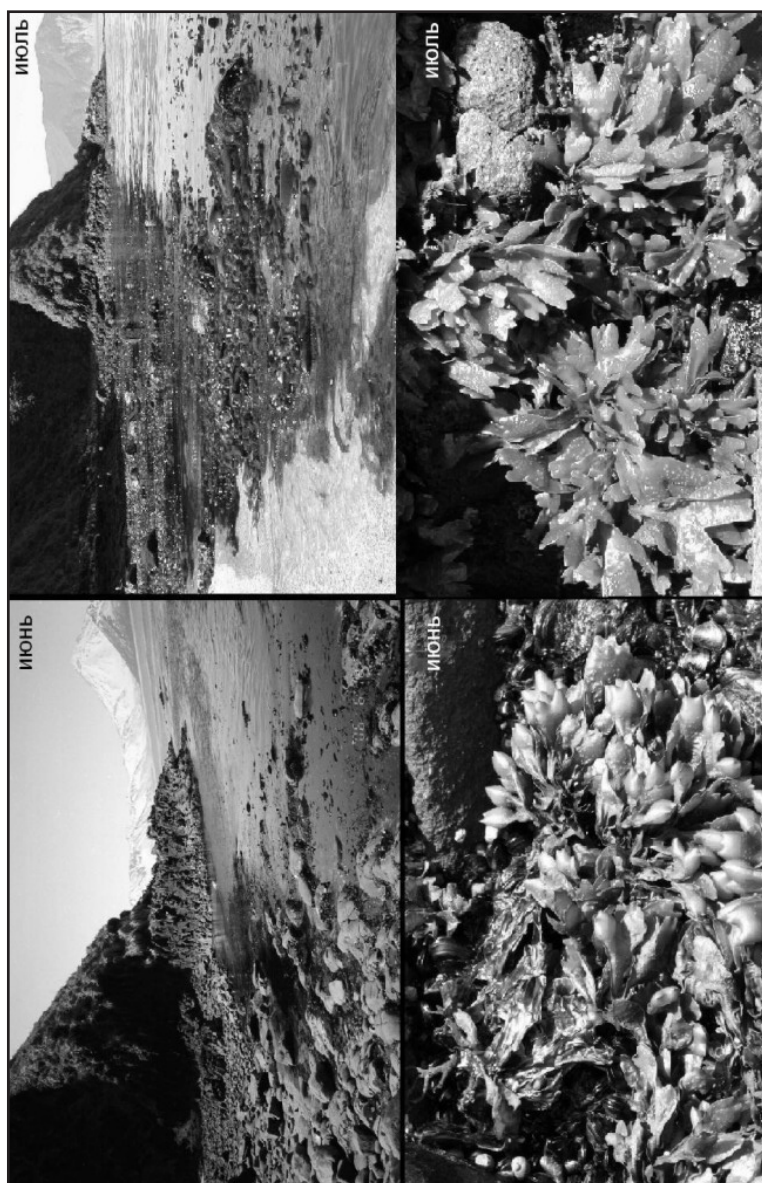


Рис. 4. Экспериментальный фикологический полигон. *Fucus evanescens* на полигоне

ное из семейства Laminariaceae, а в составе последнего восстановлен род *Saccharina* Stackhouse, в который переведено большинство видов широко известного рода *Laminaria* Lamouroux и предложен целый ряд новых номенклатурных комбинаций (Lane et al., 2006).

Разделение рода *Laminaria* потребовало пересмотра систематики ламинарий из прикамчатской акватории. Полученные нами результаты генетического анализа привели к переводу двух видов рода *Laminaria* и ряда внутривидовых таксонов в род *Saccharina*. Были предложены новые номенклатурные комбинации: *Saccharina bongardiana* (Postels et Ruprecht) Selivanova, Zhigadlova et G.I. Hansen с пятью формами и *Saccharina gurjanovae* (A. Zinova emend. Petrov) Selivanova, Zhigadlova et G.I. Hansen с двумя формами (Селиванова и др., 2007).

В последнее время в значительной степени пересмотрена систематика и объем таксонов высокого ранга (семейств и порядков) отдела Chlorophyta. Порядок Ulvales в настоящее время включает в себя 5 семейств: Stenocladaceae, Kornmanniaceae, Phaeophilaceae, Ulvaceae и Ulvellaceae. Порядок Ulotrichales в его современной трактовке включает в себя семейства Ulotrichaceae, Capsosiphonaceae, Chlorocystidaceae, Gomontiaceae и Gayraliaceae (Gabrielson et al., 2006). Порядок Acrosiphoniales и семейство Acrosiphoniaceae, по одним данным, оказались упраздненными (Gabrielson et al., 2006), а по другим – семейство Acrosiphoniaceae, сохранив свой статус, оказалось включенным в порядок Codiolales (Sussmann, DeWreede, 2002). Серьезные изменения претерпели и другие таксоны отдела Chlorophyta. В частности, О'Келли с соавт. (O'Kelly et al., 2004b) показали, что по правилу приоритета предпочтительным названием для семейства, известного как Monostromataceae Kunieda, является Gomontiaceae De Toni, при этом данное семейство переведено из порядка Ulvales в порядок Ulotrichales. Род *Blidingia* Kylin, относимый ранее к семейству Monostromataceae, в настоящее время на основании генетических данных включен в семейство Kornmanniaceae, которое осталось по-прежнему в составе порядка Ulvales (Lindstrom et al., 2006). Кроме того, молекулярно-филогенетические исследования (O'Kelly et al., 2004a) позволили объединить роды *Acrochaete* Pringsheim, *Entocladia* Reinke, *Epicladia* Reinke, *Endophyton* Gardner, *Pseudodictyon* Gardner и *Pseudopringsheimia* Wille в единый род *Acrochaete*, относимый к семейству Ulvellaceae (порядок Ulvales), а не Chaetophoraceae (Chaetophorales), как прежде. Два рода ульвовых водорослей: *Enteromorpha* Link и *Ulva* Linnaeus объединены в единый крупный род *Ulva* на основании молекулярно-генетических исследований (Hayden et al., 2003), что стало общепризнанным у большинства зарубежных фикологов (Hayden, Waaland, 2004; Gabrielson et al., 2006; M. Guiry and G. Guiry, 2009).

Водоросли отдела Rhodophyta в настоящее время являются объектами многочисленных молекулярно-генетических исследований, и их

систематика находится в процессе активного пересмотра. В работе Йона с соавт. (Yoon et al., 2006) представлен общий обзор генеалогии красных водорослей на основании молекулярно-генетических данных и рассмотрены значительные изменения в систематике таксонов высокого ранга. Этими авторами предложено подразделение отдела Rhodophyta на два новых подотдела: Cyanidiophytina с единственным классом Cyanidiophyceae и Rhodophytina с 6 классами, среди которых два являются давно известными и общепризнанными: Bangiophyceae и Florideophyceae, а остальные описаны в последнее десятилетие: Rhodellophyceae (Cavalier-Smith, 1998), Compsopogonophyceae (Saunders, Hommersand, 2004), Porphyridiophyceae и Stylonematophyceae (Yoon et al., 2006).

Красные водоросли, обнаруженные к настоящему времени у берегов Камчатки, представлены только тремя из вышеперечисленных классов: Compsopogonophyceae, Bangiophyceae и Florideophyceae. При этом порядок Erythropeltidales в составе класса Compsopogonophyceae пока рассматривается нами как самостоятельный, хотя, исходя из филогенетических данных (Müller et al., 2001), он должен быть объединен с монотипным порядком Rhodochaetales.

Согласно современным таксономическим воззрениям, в составе класса Florideophyceae выделены 4 подкласса: Hildenbrandiophycidae с единственным порядком Hildenbrandiales; Ahnfeltiophycidae также с единственным порядком Ahnfeltiales; подкласс Nemaliophycidae с порядками Corallinales, Acrochaetiales, Colaconematales, Nemaliales, Palmariales и, наконец, самый большой по объему подкласс Rhodymeniophycidae, включающий порядки Ceramiales, Bonnemaisoniales, Gelidiales, Gigartinales, Halymeniales, Rhodymeniales (Gabrielson et al., 2006).

Авторы данной статьи в основном придерживаются предложенной трактовки отдела Rhodophyta, в которой основание филогенетической системы составляют порядки Hildenbrandiales, Ahnfeltiales, Corallinales, Acrochaetiales и Colaconematales. Однако, в отличие от предложенной системы, мы признаем прежний порядок Cryptonemiales Schmitz, а не замещающий его Halymeniales Saunders et Kraft, разделяя точку зрения профессора П. Силвы (Silva, 2002) в его полемике с авторами порядка Halymeniales (Saunders, Kraft, 1996; Kraft, Saunders, 2000). Также, в отличие от зарубежных фикологов, нами признается самостоятельность семейства Crossocarpaceae (Перестенко, 1975) в пределах прежнего порядка Cryptonemiales.

В составе традиционного порядка Gigartinales семейство Solieriaceae признается дублирующим и принадлежащие ему роды *Turnerella* Schmitz in Engler et Prantl и *Opuntella* Kylin переносятся либо в семейство Areschougaceae, либо семейство Furcellariaceae, причем последняя точка зрения, которую мы разделяем, подтверждается данными молекулярно-генетического анализа (Fredericq et al., 1996). Извест-

ная в отечественной литературе как *Mazzaella cornucopiae* (Postels et Ruprecht) Hommersand водоросль нами представлена под названием *Mazzaella parksii* (Setchell et Gardner) Hughey, Silva et Hommersand, поскольку имеются данные об ошибочности видового названия базиса вида *Iridaea cornucopiae* Postels et Ruprecht (Hughey et al., 2001). *Mastocarpus pacificus* (Kjellman) Perestenko перенесен из семейства Petrocelidaceae в семейство Phyllophoraceae на основании данных генетического анализа (Fredericq and Ramirez, 1996).

В порядке Corallinales, в свое время выделенном из порядка Cryptonemiales, в последнее десятилетие также произошли заметные изменения. В частности, на основании филогенетического анализа было восстановлено отдельное семейство Hapalidiaceae, включающее подсемейства Choreonematoideae, Austrolithoideae и Melobesioideae (Harvey et al., 2003). В семейство Hapalidiaceae входят представители корковых кораллиновых водорослей, тогда как членистые кораллиновые составляют семейство Corallinaceae. В пределах последнего изменения коснулись одного из широко распространенных видов – *Bossiella cretacea* (Postels et Ruprecht) Johansen, для которого было предложено восстановление более раннего названия – *Pachyarthron cretaceum* (Postels et Ruprecht) Manza (Woelkerling et al., 2008). Второй представитель рода *Bossiella*, обнаруженный нами на о. Старичков, – *B. compressa* Kloczcova также был переведен в род *Pachyarthron* (Schneider and Wynne, 2007).

Систематика порядка Ceramiales также претерпела в последнее время заметные изменения, в частности семейство Wrangeliaceae J. Agardh (1851), долгое время включавшееся в состав Ceramiaceae, типового семейства порядка, выделено из него как самостоятельное (Choi et al., 2008). Благодаря молекулярным исследованиям Лин с соавт. (Lin et al., 2001), в составе другого семейства – Delesseriaceae выделено новое подсемейство Phycodryoidae. Описанный нами из Берингова моря вид – *Phycodrys valentinae* Selivanova et Zhigadlova (Селиванова, Жигadlova, 2003) относится именно к этому подсемейству.

Наш список составлен не только с учетом новых данных по систематике водорослей, но и пополнен видами, ранее не отмеченными на тихоокеанском побережье Камчатки: *Acrochaete geniculata* (Gardner) O'Kelly, *Acrochaete repens* Pringsheim, *Pseudulvella prostrata* (Gardner) Setchell et Gardner, *Acrochaetium humile* (Rosenvinge) Børgesen (отмечены в табл. **), в некоторых случаях наши находки водорослей на о. Старичков уточняют и расширяют ранее известные ареалы видов: *Phycodrys valentinae*, *Erythrocladia irregularis* Rosenvinge, *Palmaria mollis* (Setchell et Gardner) Van der Meer et Bird, *Acrochaetium parvulum* (Kylin) Hoyt, *Polysiphonia morrowii* Harvey (отмечены в табл. *).

Несомненно, таксономический список водорослей, состоящий из 87 видов, нельзя назвать обширным в абсолютном смысле, но для столь небольшой площади изученной акватории он достаточно репрезентати-

вен. Кроме того, список далек от завершения, и можно с уверенностью сказать, что при дальнейших флористических исследованиях он будет существенно расширен.

Распределение водорослей о. Старичков изучено неравномерно. К настоящему времени литоральные сообщества островного шельфа исследованы достаточно хорошо, но распределение водорослей в сублиторали остается пока недоизученным. Несмотря на близость острова к тихоокеанскому побережью Камчатки и удаленность от Командорских островов, можно отметить значительное сходство водорослевых сообществ о. Старичков с командорскими (Иванюшина и др., 1991) благодаря сходству экологических факторов. Как на Командорском архипелаге, так и на о. Старичков глубины от нижних отделов литорали до 12 м занимают крупные бурые ламинариевые водоросли (келп), в качестве эпифитов на них часто произрастают красные водоросли, обычно представители порядков Cryptonemiales и Ceramiales. Далее по глубине следует зона кораллиновых водорослей (главным образом корковых из рода *Clathromorphum*, а также членистых, таких как *Pachyarthron*), среди которых нередко в качестве сопутствующих видов произрастают криптонемиевые водоросли – представители семейств Crossosagraceae и Kallymeniaceae (цветная вкладка, рис. 3). Для литорали островов также свойственно обилие известковых корковых и членистых водорослей порядка Corallinales, особенно в литоральных ваннах, где они формируют ассоциации с красными водорослями семейства Rhodomelaceae. Здесь же в результате эвтрофикации воды за счет существования птичьих базаров и лежбищ тюленей в массовом количестве произрастают полисапробные виды *Chaetomorpha ligustica* (Kütz.) Kütz., *C. linum* (Müller) Kütz., *Soranthera ulvoidea* P. et R., *Neorhodomela oregona* (Doty) Masuda и др. Помимо уже упомянутых багрянок на литорали в массе встречаются представители порядка Palmariales (*Palmaria*, *Halosaccion*), произрастают также бурые (из родов *Fucus*, *Soranthera*, *Chordaria*) и зеленые водоросли (*Ulva*, *Ulvaria*, *Monostroma*) (цветная вкладка, рис. 4).

Остров омывается водами обычной океанической солености. Однако в местах впадения пресноводных ручейков образуется зона пониженной солености, где на литоральных валунах доминируют зеленые водоросли, выдерживающие опреснение: *Spongomorpha*, *Urospora*, *Chaetomorpha*. Сильное волновое воздействие, которому подвергаются берега острова, и штормовые заплески обуславливают особенности литоральной и супралиторальной растительности, в частности вызывают повреждение талломов таких литоральных видов, как *Fucus evanescens* C. Ag., *Palmaria stenogona* (Perest.) Perest., но с другой стороны позволяют багрянке *Gloiopeltis furcata* (Post. et Rupr.) J. Ag. в изобилии селиться в супралиторали (цветная вкладка, рис. 4).

Остров Старичков и прилегающая к нему акватория – уникальная природная система, аналогов которой на побережье вблизи от

Петропавловска-Камчатского нет. Благодаря высокому биоразнообразию, он является ценным для науки объектом. Здесь расположены полигоны для исследования, в частности, о. Старичков является местом наших многолетних наблюдений по биологии некоторых массовых видов водорослей. Результаты этой работы приводятся в следующем разделе.

Наблюдения по биологии ряда массовых видов водорослей на экспериментальном полигоне острова Старичков

1. Методологические проблемы определения возраста растений.

Экспериментальный полигон на о. Старичков заложен нами в 1999 г. для выполнения ряда задач по изучению экологии и биологии некоторых массовых видов водорослей в полевых условиях. Одной из задач было определение возраста и продолжительности жизни растений на примере изучения бурой водоросли *Fucus evanescens*, которое проводилось на одном из мысов о. Старичков в 1999, 2002–2009 гг. Эта несложная, на первый взгляд, задача потребовала, тем не менее, решения довольно непростых методологических проблем.

Определить возраст любого организма можно по времени его рождения. Этот общеизвестный метод возрастной диагностики называется хронометрическим; он весьма точен, поскольку время является абсолютным критерием, не зависимым от внешних условий. К сожалению, установить дату рождения удается далеко не всегда. В таких случаях приходится прибегать к дополнительным косвенным методам датировки. В частности, при определении возраста долгоживущих организмов хронометрический метод неприменим из-за сравнительно короткой продолжительности жизни самого исследователя. К числу таких организмов можно отнести большинство древесных форм сосудистых растений. Однако для определения их возраста уже давно разработан метод подсчета годичных колец на спилах стволов. Относительная регулярность годичных колец, возникновение которых обусловлено сезонными различиями в погодных условиях, позволяет датировать сохранившиеся остатки деревьев с достаточно высокой степенью достоверности. Такой метод возрастной диагностики классифицируется нами как морфобиометрический. Однако, как и всякий косвенный метод, он имеет ряд серьезных недостатков: во-первых, в необычных условиях за год образуется иногда не одно кольцо, а два и более, и, во-вторых, соседние годичные кольца не всегда бывают четко разграничены, что ведет к появлению ошибок в определении возраста. В связи с этим, когда требуются более точные данные, приходится прибегать к другим способам датировки, например к радиоуглеродному методу (Гэлстон и др., 1983). Кроме того, морфобиометрический метод часто сопряжен с нарушением целостности организма, его изъятием из природы и гибелью.

Морфобиометрические методы определения возраста используются и для более короткоживущих растений, например морских бентосных водорослей. В частности, существует методика возрастной диагностики фукоидов по числу дихотомических разветвлений и рядов воздушных пузырей. Литература, посвященная этой проблеме, довольно обширна (Возжинская, 1970; Толстикова, 1980; Максимова, 1980; Березовская, 2002; Березовская, Чмыхалова, 2001; Клочкова, Чмыхалова, 2003; Чмыхалова, 2000, 2002, 2005 и др.), но нередко методика определения возраста водорослей либо не описана, либо дана отрывочно и нечетко. Наиболее ясно она изложена в работе О. В. Максимовой (1980). По мнению этого автора, существующие методики возрастной диагностики фукоидов не всегда надежны, так как связаны с необходимостью учитывать многие допущения и оговорки, поэтому применение их на практике затруднено и нередко дает неверные результаты. Из той же работы следует, что имеются существенные расхождения в данных по биологии фукоидов, полученных разными авторами, изучавшими одни и те же виды (*Fucus vesiculosus* L., *F. distichus* L., *F. serratus* L.) из близко расположенных географических районов (в данном случае из Белого и Баренцева морей). Тем большей осторожности требует экстраполяция методики для изучения других видов (например *Fucus evanescens* C. Ag.), произрастающих в отдаленных географических районах, таких как побережье Тихого океана.

Имелись и другие попытки использовать морфобиометрический подход для определения возраста морских бентосных водорослей. Так сотрудники лаборатории гидробиологии КИЭП (ныне КФ ТИГ) предположили, что метод подсчета годичных колец применим к определению возраста ламинарии, у которой в стволике имеются концентрические круги, напоминающие годичные кольца в стволах деревьев. Кроме того, была сделана попытка определения возраста другой ламинариевой водоросли – талассиофиллума – по числу спиральных витков пластины вокруг черешка, которые также образуют подобие колец, напоминающих годичные кольца высших растений. Для контроля полученных с помощью морфобиометрического метода данных проведены полевые наблюдения на экспериментальных полигонах о. Беринга (Командорские острова), с частичным и тотальным, однократным и повторяющимся выкашиванием макрофитов, позволившие применить хронометрический метод.

Результаты исследования и сравнения с данными, полученными при хронометрическом определении возраста растений, оказались обескураживающими. Достоверной закономерности в возрастной диагностике ламинарии по числу колец в стволике выявить не удалось. При использовании морфобиометрического метода по числу витков пластины вокруг черешка талассиофиллума возраст наиболее крупных экземпляров был предположительно оценен в 13–15 лет (Oshurkov, Ivanjushina, 1994). Однако наши последующие наблюдения выявили, что примене-

ние этого метода приводило к резкому (иногда многократному) завышению подлинного возраста растений.

Убедившись в ненадежности морфобиометрического метода для определения возраста ламинариевых, мы предприняли попытку проверить степень достоверности результатов, полученных с помощью этого метода, для фукусовых водорослей, на примере широко распространенного в прикамчатских водах Тихого океана фукуса исчезающего (*Fucus evanescens*). В рамках данного исследования нами была поставлена задача определения подлинного возраста растений с применением хронометрического метода и сравнения этих данных с данными морфобиометрического анализа. Отметим, что изначально целью нашей работы было гораздо более широкое комплексное изучение биологии ряда видов бурых водорослей, включая *F. evanescens*, произрастающих у берегов юго-восточной Камчатки. Большая часть этих бурых водорослей принадлежит к порядку ламинариевых (Laminariales) и относится к промысловым видам, поэтому знание их биологии представляет не только теоретический, но и очевидный практический интерес. *F. evanescens* принадлежит другому систематическому порядку (Fucales) и не входит пока в список промысловых водорослей, однако важность получения достоверных сведений по его биологии обусловлена тем, что это массовый, поясообразующий вид, играющий важную роль в структуре прибрежных сообществ и представляющий интерес в качестве потенциально промыслового вида. Изучение биологии фукуса было лишь одной из составных частей более обширного исследования по биологии бурых водорослей. Однако не зависящие от исполнителей сложные обстоятельства не позволили осуществить его в полном объеме. Удалось получить и опубликовать лишь данные по содержанию тяжелых металлов в фукусах Авачинской губы (Христофорова и др., 2001). Остальная часть работы по проекту осталась нереализованной. Тем не менее в 2002 г. исследования были возобновлены и основное внимание сосредоточено на определении возрастных показателей *F. evanescens* из Авачинского залива (Авачинская губа, побережье о. Старичков, бухты Саранная, Вилучинская и Русская). Привлекался также материал из других районов Восточной Камчатки. Предварительные результаты этих исследований представлены одним из авторов данной статьи на международной конференции в США (Selivanova, 2003).

Как было уже сказано, достоверной закономерности в возрастной диагностике ламинарии по числу колец в стволике выявить не удалось. По нашему мнению, эти кольца вообще не имеют отношения к возрасту растений, а связаны с различиями в плотности тканей черешка (коры, подкорового слоя и сердцевины). Их присутствие в одинаковом количестве обнаруживается у растений разных размерно-возрастных групп.

С другой стороны, по мнению Е. А. Иванюшиной (личное сообщение), кольца на срезах являются годовичными (центральный диск

относится к 0+ году жизни). Попытки определения возраста водорослей по числу колец в стволиках дали следующие результаты: возраст *Saccharina bongardiana* (как *Laminaria bongardiana*) определялся в 2–3 года максимум, *L. dentigera* – до 5 лет, *Agarum clathratum* – до 5–6 лет, *Thalassiophyllum clathrus* – до 13–15 лет. Эта гипотеза, как и степень ее достоверности и полученных на ее основании результатов являются прерогативой ее автора (Е. А. Иванюшиной). Оговоримся, что эти результаты не были опубликованы, за исключением сведений о максимальном возрасте талассиофиллума в 13–15 лет (Oshurkov, Ivanjushina, 1994). Однако наши последующие наблюдения не подтвердили эффективности данной методики для определения возраста ламинариевых водорослей, так как оценочные данные расходились с реальным возрастом растений в несколько раз.

Как бы то ни было, в наших сборах не отмечено ни одного растения *Fucus evanescens*, возраст которого достоверно превосходил бы 3 года. На экспериментальных полигонах в Авачинской губе, выбранных летом 1999 г., в районе мыса Казак (со стороны бухты Крашенинникова) ни одно из помеченных нами растений не сохранилось до лета 2002 г. Наиболее вероятным объяснением такого тотального исчезновения помеченных водорослей является то, что они попросту не доживают до трехлетнего возраста. Скорее всего, растения отрываются от субстрата под воздействием штормов и истираются зимним льдом. Однако выбранный нами район исследований был не самым удачным с точки зрения его изолированности и защищенности от постороннего вмешательства. Поэтому мы постарались выбрать полигон в менее посещаемых людьми местах, одним из которых оказался о. Старичков.

На скалистой литорали о. Старичков, который нам удалось многократно посетить в течение летне-осенней вегетации 2002–2009 гг., были получены наиболее показательные данные. Специального выкашивания водорослей нами не проводилось, поскольку на большинстве из площадок старые растения элиминировались естественным путем к концу вегетационного периода (к началу сентября). Однако с интервалом примерно в 2 недели (15 сентября) эти участки побережья оказались вновь заселенными молодыми проростками фукуса из осенней генерации (рис. 5).

Еще через 2 недели (29 сентября) обследованные нами растения увеличились в размерах по меньшей мере вдвое и образовали от 2 до 5 дихотомических ветвлений. Вполне сопоставимые результаты получены на фукусах из бухты Турпанка, собранных в другие годы, но примерно в те же сроки (23–24 сентября) (рис. 6).

Итак, наши наблюдения показали крайнюю ненадежность метода определения возраста фукоидов по числу дихотомических ветвлений. Достоверной зависимости числа ветвлений от возраста выявлено не было. Если судить по нашим данным, трехлетнее растение фукуса (если

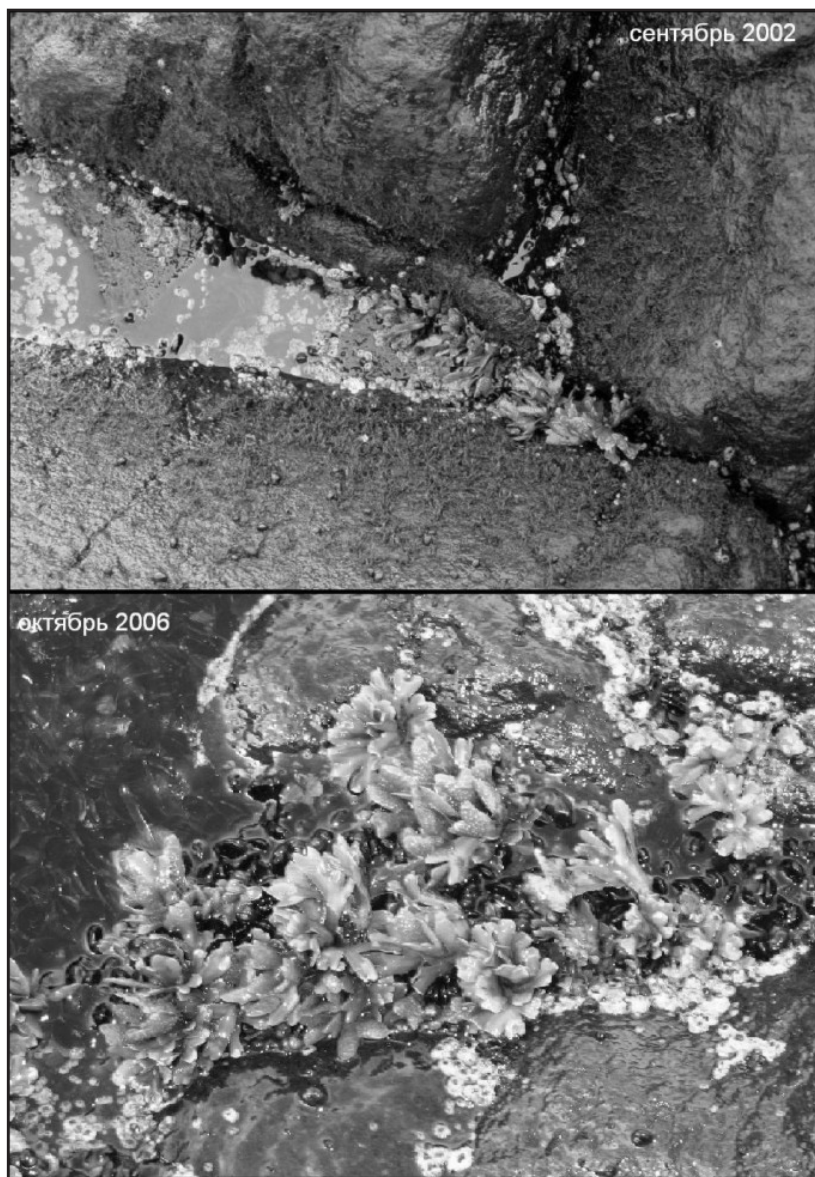


Рис. 5. Первогодние образцы фукуса в природных условиях

оно доживет до этого возраста) может иметь до 15 дихотомических ветвлений. Полагаю, что недооценка количества возможных ветвлений,

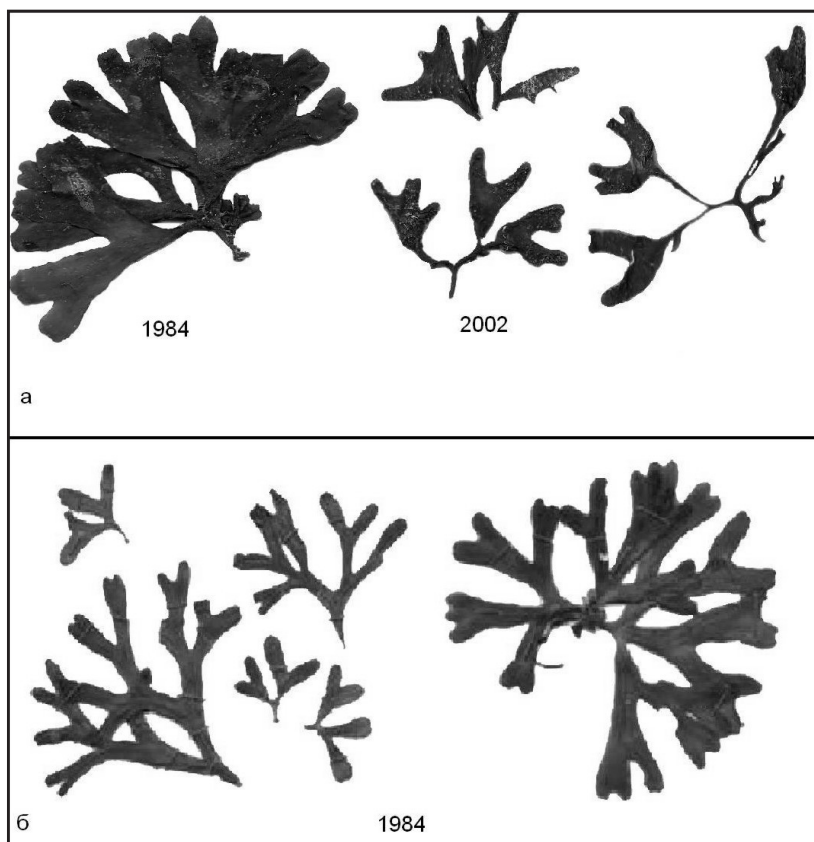


Рис. 6. Сканированные первогодние образцы фукусов из осенней генерации (сентябрь): а – побережье о. Старичков, б – бух. Турпанка (Авачинская губа)

образующихся в первый год жизни растений, и является причиной резкого завышения подлинного возраста фукусов. В литературе имеются сведения о 5–8-летней продолжительности жизни этих водорослей у берегов Камчатки и даже о нахождении 12-летних образцов (Чмыхлова, 2005). Наши исследования свидетельствуют о значительно более короткой продолжительности жизни фукусов (как уже сказано, ни одно из помеченных нами растений не сохранилось в течение 3 лет). Даже если предположить, что отдельные водоросли и вправду являются многолетними, тем не менее возраст растения определяется по средним для популяции показателям, а не по отдельным «долгожителям», которым повезло сохраниться до преклонного возраста благодаря благоприятному стечению обстоятельств. Кроме того, среди изученных образцов фу-



Рис. 7. Политомический тип ветвления фукуса

куса нередко встречались экземпляры не с обычным дихотомическим, а с политомическим типом ветвления (рис. 7), что делает определение возраста таких растений еще более затруднительным.

Данное исследование показало, что пока не существует более надежного и достоверного метода определения возраста морских водорослей в природных условиях, кроме хронометрического.

Великолепную возможность для получения достоверной информации по биологии водорослей предоставляет работа с растениями, выращиваемыми в культуре, в лабораторных условиях, что, к сожалению, пока нам недоступно из-за отсутствия необходимого оборудования и оснащения. Тем не менее нами была предпринята попытка искусственного культивирования водорослей в природных условиях, иначе говоря, начат эксперимент по внедрению марикультуры на Камчатке. Летом 2002 г. в бухте Вилучинской в рамках выполнения совместного проекта КамчатНИРО и компании «Пасифик Маркет» были установлены коллекторы по выращиванию ламинариевых водорослей у берегов Камчатки. В качестве объекта культивирования выбрана сахарина Бонгарда (*Saccharina bongardiana*), как наиболее массовый промысловый вид, который обладает сочетанием морфологических и экологических адаптаций к среде обитания и к тому же значительной скоростью роста. Такое сочетание свойств делает *S. bongardiana* очень сильным конкурентом по сравнению с другими видами, что, вероятно, обеспечивает ее природную численность и облегчает искусственное культивирование. К сожалению, необходимые для успешного выращивания сахарины технологические приемы в начале эксперимента оказались не выполнены, что, возможно, резко снизило урожайность водорослей (Архипова, Селиванова, 2004). Работа была лишь первой попыткой выяснить биологическую возможность и экономическую целесообразность искус-

ственного выращивания водорослей у берегов Камчатки. Но удручающие результаты первого года эксперимента и прекращение дальнейшего финансирования проекта не позволили завершить его. Это вызывает большое сожаление, так как, наряду с решением практических задач, в ходе выполнения проекта планировалось получить достоверную научную информацию по биологии ряда камчатских видов водорослей, в частности, сравнить полученные с помощью морфобиометрического метода данные (по количеству колец в черешке сахарины) с имеющимися точными возрастными данными водорослей (по дате высева спор и начала развития организма растения). Провести такую проверочную работу пока не удалось.

Поэтому в природных условиях, даже в случае применения морфобиометрического подхода, например для определения возраста фукоидов, его необходимо подкреплять данными хронометрического метода, в качестве наиболее надежного контроля. Единственным существенным недостатком хронометрического метода является его длительность. Все же его достоинство – абсолютная точность – значительно перекрывает этот недостаток, потому что достоверное определение возраста водорослей, в особенности промысловых, крайне важно для организации их рационального промысла и принятия правильных решений по сохранению биоразнообразия морских экосистем.

2. Размножение водорослей. Другой задачей наших исследований на полигоне о. Старичков являлось изучение размножения как важнейшей характеристики биологии водорослей. Объектом исследований, как и в первом случае, был выбран фукус исчезающий. Наши наблюдения свидетельствуют о том, что растения *Fucus evanescens* могут начать размножение уже на первом году жизни. Образцы с о. Старичков из осенней генерации, достоверно определяемые нами как первогодние, поскольку за 2 недели до их появления данный участок скалы был практически голым (точнее говоря, лишенным крупноразмерной растительности, хотя мелкие, но все же видимые невооруженным глазом проростки были представлены в изобилии), уже несут рецептакулы (рис. 6). Это категорически не согласуется с информацией, приводимой в работе Чмыхаловой (2005), утверждающей, что «в ненарушенной природной среде растения вступают в размножение в возрасте 4 лет... в грязной среде растения становятся половозрелыми в возрасте 3 лет» (с. 22–23). Также в противоположность утверждению В. Б. Чмыхаловой (2005) о краткосрочности периода созревания и высева гамет фукуса, который якобы заканчивается в первой декаде сентября в экологически благоприятных условиях и в последней декаде августа – в загрязненной среде, нами отмечено, что период спороношения у фукуса растянут во времени, по крайней мере, достоверно с мая по октябрь (т. е. в течение всего периода наших сезонных наблюдений) (рис. 8). К сожалению, нам не удалось получить информацию о развитии этой водоросли на

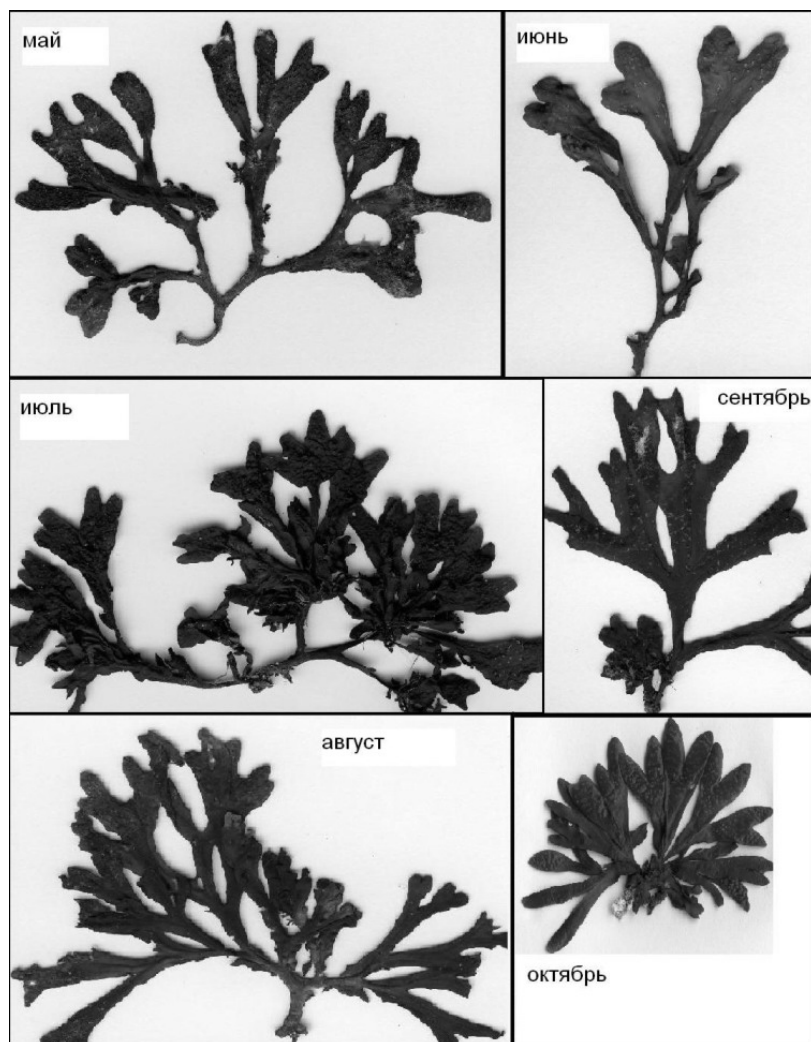


Рис. 8. Фертильные образцы фукусов с мая по октябрь

о. Старичков в другие сезоны года из-за труднодоступности района исследований ранней весной, поздней осенью и зимой. Однако в наших сборах имеются фертильные образцы фукуса, собранные из выбросов на Халактырском пляже в ноябре 2005 г.

В литературе имеются данные о развитии водорослей близкородственного вида рода *Fucus* на американском побережье (южная часть

Аляски, Орегон), а именно – одной из карликовых форм *F. gardneri* Silva, указываемой чаще всего как *F. cottonii* Wynne et Magne, свидетельствующие о том, что в некоторых популяциях эта водоросль способна размножаться в зимний период половым путем, а также вегетативным способом – фрагментацией. У фертильных растений образуются эллипсоидной формы рецептакулы на верхушках основных ветвей, в которых развиваются двуполые концептакулы с 8 оогониями, что типично для рода в целом. После завершения цикла размножения рецептакулы отпадают от растений и обычно не обнаруживаются до поздней весны (Serrão et al., 2006).

В отечественной фикологической литературе, в соответствии с точкой зрения Ю. Е. Петрова (1965), признается наличие только одного вида фукуса в акватории дальневосточных морей, приоритетным названием которого считается *Fucus evanescens* C. Ag. Вид под таким названием указывался ранее и на американском тихоокеанском побережье (Scagel, 1957; 1961; Widdowson, 1965), но в настоящее время в западной литературе он указывается как *F. gardneri*. На побережье Японии отмечается *F. distichus* Linnaeus f. *evanescens* (C. Ag.) Powell. Вопрос о конспецифичности водорослей, известных из разных акваторий Тихого океана под этими названиями, пока открыт и требует дальнейших исследований. Полученные нами данные молекулярно-генетического анализа (см. схему парсимонного генетического дерева образцов *F. gardneri* с тихоокеанского побережья Северной Америки и *F. evanescens* с побережья Сахалина, Камчатки и о. Хоккайдо) пока не дали однозначных результатов. Исходя из этой схемы, исследованные образцы *F. evanescens* из Авачинского залива (о. Старичков) имеют достаточно большое генетическое родство с сахалинскими и японскими образцами этого вида, а также с образцами *F. gardneri* с американского побережья.

На рис. 9 приведено парсимонное дерево уровней генетического сходства различных видов фукуса из Северной Пацифики и Северной Атлантики, включающее данные из работы Серрао и др. (Serrão et al., 1999).

Проведенное ITS-исследование показало, что окончательные выводы о конспецифичности *F. evanescens*, *F. gardneri* и *F. distichus* f. *evanescens* преждевременны. Образцы фукуса с побережья России и Японии не отличаются существенно от *F. gardneri* с тихоокеанского побережья Америки по ITS-данным, но это еще не означает, что водоросли с азиатского и американского побережий Тихого океана конспецифичны (Селиванова, 2004). Поэтому данные об особенностях размножении *F. gardneri* не следует экстраполировать безоговорочно на развитие *F. evanescens*.

Что же касается вышеупомянутого *F. cottonii*, то, согласно данным генетического анализа, оснований для выделения отдельного от *F. gardneri* тихоокеанского вида недостаточно, поскольку *F. cottonii* имеет с ним об-

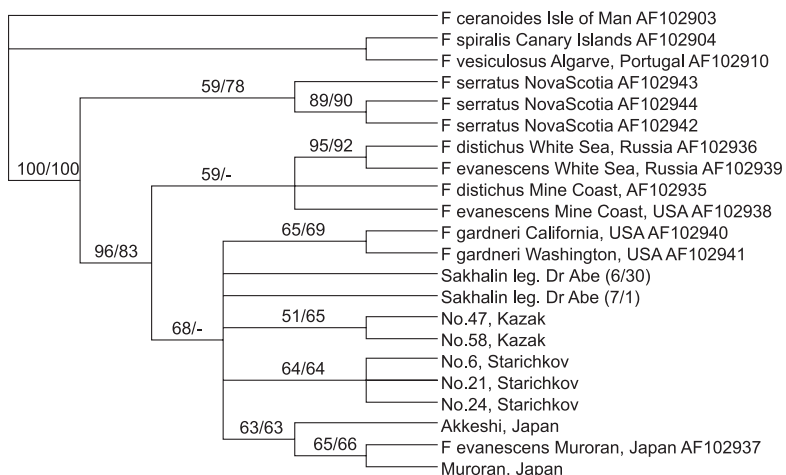


Рис. 9. Схема максимально приближенного (MP-maximum parsimony) филогенетического дерева видов рода *Fucus*, полученная с использованием метода объединения ближайших соседей (NJ-neighbour-joining method) (MP/NJ, %, 1000 репликаций, >50)

щие аллели во всех локусах за исключением одного, что обосновывает выделение лишь отдельной формы, а не вида (Serrão et al., 2006).

Помимо данных по размножению фукуса, мы также вели наблюдения по развитию других групп водорослей. В частности, ламинарии и сахарины, которые достигают пика обилия в июле – августе, имеют в этот период на своих пластинах спороносные пятна той или иной степени зрелости и практически полностью элиминируются к октябрю. Представители рода *Алярия*, у которых имеются специализированные образования, несущие органы размножения, спорофиллы, вступают в период активного спороношения несколько раньше – в июне и спороносят до сентября. Другие представители отдела бурых водорослей (*Scytosiphon*, *Chordaria*) также фертильны с конца июля по август. Большинство красных водорослей размножаются с июня по август (*Palmaria*, *Gloiopeltis*, *Hymenena*, *Phycodrys*, *Pterosiphonia*, *Neorhodomela* и др.).

Кроме того, нами отмечено одновременное развитие в июле – августе всех органов размножения как мужских и женских генеративных структур, так и тетраспорангиев, у некоторых представителей семейства *Rhodomelaceae* (*Neorhodomela* (рис.10) и *Pterosiphonia*). Судя по всему, наблюдается параллельное существование и развитие нескольких поколений этих багрянок, бесполой и половых. Также в августе отмечено массовое развитие микроскопических эпифитов: *Acrochaetium*, *Erythrocladia* (Rhodophyta) и *Pringsheimiella*, *Pseudulvella*, *Acrochaete* (Chlorophyta), которые обнаруживаются главным образом на поверхности пальмариевых водорослей.



Рис. 10. Фертильные образцы *Neorhodomela*

Заключение

Небольшой о. Старичков в Авачинском заливе оказался удивительно интересным объектом исследований с флоро-фаунистической точки зрения. Благодаря географическому положению, особенностям геологического строения и уникальному сочетанию экологических факторов, остров имеет очень высокие показатели биоразнообразия на единицу площади. А как известно, сохранение биологического разнообразия является одним из ключевых условий устойчивости биосферы. В 1995 г. Россия ратифицировала Конвенцию о биологическом разнообразии (1993), после этого акта изучение биоразнообразия стало не просто одним из направлений научных исследований, но составной частью

Национальной стратегии России. Камчатка, как регион с уникальными природными комплексами, шесть из которых включены в Список Всемирного Природного и Культурного Наследия ЮНЕСКО, должна быть в эпицентре таких исследований. Хотя о. Старичков не входит в эту категорию, а является только памятником природы регионального значения, тем не менее видовое богатство флоры и фауны этого островка и прилегающей к нему морской акватории, где обитают редкие виды, позволяет считать его не менее значимым объектом с точки зрения изучения и сохранения биоразнообразия Камчатки.

Благодарности

Авторы признательны докторам Норишиге Йотсукуре (Norishige Yotsukura) из Университета Хоккайдо (г. Муроран, Япония) и Казуhiro Когаме (Kazuhiro Kogame) (г. Саппоро, Япония) за проведение молекулярно-генетических анализов водорослей. В данной работе в качестве иллюстраций помимо авторских фотографий и сканированных образцов водорослей были использованы также фотографии и коллажи других сотрудников КФ ТИГ и фото из мировой базы данных по водорослям (www.algaebase.org): О. В. Грачевой, В. Е. Кириченко, Н. П. Санамян, В. Г. Степанова и Г. Н. Чуян, а также Дирка Шориеса (Dirk Schories). Выражаем им всем свою благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Архипова Е. А., Селиванова О. Н. Предварительные данные по культивированию *Laminaria bongardiana* на Камчатке // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : матер. V науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. 2004. С. 204–207.

Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника. В 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. – М. : Изд. Центр «Академия». 2006. 320 с.

Березовская В. А. Макрофитобентос как показатель состояния среды в прибрежных водах Камчатки. Автореф. дисс. ... докт. географ. наук. – Владивосток. 2002. 49 с.

Березовская В. А., Чмыхалова В. Б. Видовое разнообразие сообщества *Fucus evanescens*, его продукционные характеристики и размерно-возрастная структура поселений в Авачинской губе // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : матер. II науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камшат. 2001. С. 26–28.

Водно-болотные угодья России. Т. 1. Водно-болотные угодья международного значения (под ред. В. Г. Кривенко) – М. : Wetlands International Publication. 1998. № 47. 256 с.

Возжинская В. Б. Беломорские фукоиды, их распределение, биология развития, продукция // Основы биологической продуктивности океана. – М. : Наука. 1971. С. 172–182.

Гэлстон А., Дэвис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. – М. : Мир. 1983. 350 с.

Жигадлова Г. Г. Проблемы изучения и сохранения биоразнообразия морских донных водорослей Карагинского залива (Берингово море) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : матер. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Госкоскамчатэкология. 2000. С. 133–134.

Иванов А. Н. Орнитогенные геосистемы малых островов северной Пацифики // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : матер. IV науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. 2003. С. 47–51.

Иванюшина Е. А., Жигадлова Г. Г. Биология ламинарии *Laminaria bondardiana* на литорали острова Беринга // Биол. моря. 1994. Т. 20. № 5. С. 374–380.

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. : МГУ. 1991. С. 155–170.

Клочкова Н. Г., Березовская В. А. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. – Владивосток, Петропавловск-Камчатский : Дальнаука. 1997. 155 с.

Клочкова Н. Г., Чмыхалова В. Б. Продукционные характеристики *Fucus evanescens* и размерно-возрастная структура его поселений в Авачинской губе в летний период // Матер. науч.-технич. конф. «Ресурсы и средства рациональной эксплуатации прибрежных акваторий Камчатки». – Петропавловск-Камчатский. 2003. С. 99–102.

Конвенция о биологическом разнообразии. Программа Организации Объединенных Наций по окружающей среде // Центр программной деятельности по праву окружающей среды и природоохранным механизмам. Июнь 1992. 57 с. (принята в Рио-де-Жанейро, Бразилия, 1993 г.)

Максимова О. В. Некоторые сезонные особенности развития и определения возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей. – М. : Наука. 1980. С. 73–78.

Ошурков В. В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бореальных вод. – Владивосток : Дальнаука. 2000. 205 с.

Петров Ю. Е. *Fucus distichus* L. emend. Powell и *F. evanescens* C. Ag. // Новости сист. низш. раст. 1965. Т. 2. С. 64–70.

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

Селиванова О. Н. Морские водоросли охраняемой прибрежной акватории Южно-Камчатского заказника // Растительность Южно-Камчатского заказника (Тр. Камч. ин-та экологии и природопользования ДВО РАН. Вып. III). – Петропавловск-Камчатский : Камч. печатный двор. 2002. С. 104–128.

Селиванова О. Н. Конкуренция среди водорослей и проблема выбора видов, перспективных для санитарной марикультуры // Тр. Камч. ин-та экологии и природопользования ДВО РАН. – Петропавловск-Камчатский : Камч. печатный двор. 2003. Вып. IV. С. 152–171.

Селиванова О. Н. Предварительные данные по молекулярно-генетическому анализу некоторых бурых водорослей с побережья Камчатки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : матер. V науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. 2004. С. 244–247.

Селиванова О. Н., Йотсукура Н., Кавашима С. Сравнительный анализ некоторых видов водорослей порядка Laminariales Тихоокеанского побережья России и Японии // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. VI науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. 2005. С. 69–72.

Селиванова О. Н., Жигadlova Г. Г. Макрофиты Командорских островов // Донная флора и фауна шельфа Командорских островов. – Владивосток : Дальнаука. 1997. С. 11–58.

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.

Селиванова О. Н., Жигadlova Г. Г., Хэнсен Г. И. Пересмотр систематики водорослей порядка Laminariales (Phaeophyta) из дальневосточных морей России // Биол. моря. 2007. Т. 33. № 5. С. 329–340.

Толстикова Н. Е. Наблюдения за развитием *Fucus vesiculosus* L. и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis в течение года на литорали Восточного Мурмана // Донная флора и продукция краевых морей. – М. : Наука. 1980. С. 81–84.

Христофорова Н. К., Малиновская Т. М., Селиванова О. Н. Оценка химико-экологического состояния Авачинской губы по содержанию тяжелых металлов в фукусовых водорослях // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: матер. II науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камшат. 2001. С. 191–193.

Чмыхалова В. Б. Изменение продукционной и ценообразующей роли промысловой бурой водоросли *Fucus evanescens* под воздействием антропогенного загрязнения // Тез. докл. науч.-техн. симпозиума «Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов». – СПб. : Гипрорыбфлот. 2000. Т. 1. С. 52–55.

Чмыхалова В. Б. Результаты изучения размерно-возрастной структуры популяции *Fucus evanescens* на острове Парамушир // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : матер. III науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. 2002. С. 298–299.

Чмыхалова В. Б. Развитие бурой водоросли *Fucus evanescens* Ag. в прикамчатских водах. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский : КГТУ. 2005. 25 с.

Agardh J. G. Species, genera et ordines algarum. Algas florideas complectens. II (2), Lundae. Sweden, 1851. P. 337–505.

Burrows E. L. Seaweeds of the British Isles. Vol. 2. Chlorophyta // London : Nat. Hist. Museum Pubs. 1991. 238 pp.

Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. 1998. Vol. 73. P. 203–266.

Choi H. G., Kraft G. T., Kim H. S., Guiry M. D., Saunders G. W. Phylogenetic relationships among lineages of the Ceramiales (Ceramiales, Rhodophyta) based on nuclear small subunit rDNA sequence data // J. Phycol. 2008. Vol. 44. P. 1033–1048.

Convention on Wetlands of International Importance, especially as Waterfowl Habitats, signed on February 2, 1971 in Ramsar (Iran).

Draisma S. G. A., Peters A. F., Fletcher R. L. Evolution and taxonomy of the Phaeophyceae: effects of the molecular age on brown algal systematics // Out of the

past: collected reviews to celebrate the jubilee of the British Phycological Society. (T. A. Norton, ed.). The British Phycological Society, Belfast, 2003. P. 87–102.

Fredericq S., Hommersand M. H., Freshwater D. W. The molecular systematics of some agar- and carrageenan-containing marine red algae based on *rbcL* sequence analysis // *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 326/327. P. 125–135.

Fredericq S., Ramirez M. E. Systematic studies of the Antarctic species of the Phyllophoraceae (Gigartinales, Rhodophyta) based on *rbcL* sequence analysis // *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 326/327. P. 137–143.

Gabrielson P. W., Widdowson T. B., Lindstrom S. C. Keys to the seaweeds and seagrasses of Southeast Alaska, British Columbia, Washington and Oregon // *Phycological Contributions*, University of British Columbia. 2006. Vol. 7. 209 pp.

Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase version 4.2. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. 2009. <http://www.algaebase.org>

Harvey A. S., Broadwater S. T., Woelkerling W. J., Mitrovski P. J. *Choreonema* (Corallinales, Rhodophyta): 18S rDNA phylogeny and resurrection of the Hapalidiaceae for the subfamilies Choreonematoideae, Austrolithoideae and Melobesioideae // *J. Phycol.* 2003. Vol. 39. P. 988–998.

Hayden H. S., Blomster J., Maggs C. A., Silva P. C., Stanhope M. J., Waaland J. R. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera // *European J. Phycol.* 2003. Vol. 38. P. 277–294.

Hayden H. S., Waaland J. R. A molecular systematic study of *Ulva* (Ulvaceae, Ulvales) from the northeast Pacific // *Phycologia*. 2004. Vol. 43. P. 364–382.

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

Klochova N. G. An Annotated Bibliography of Marine Macroalgae on Northwest Coast of the Bering Sea and the Southeast Kamchatka: the First Revision of Flora // *Algae*. 1998. Vol. 13. № 4. P. 375–418.

Kogame K., Horiuchi H., Yoshida T., Masuda M. Morphology, phenology and culture of *Analipus gunjii* (Ralfsiales, Phaeophyceae) // *Bot. Mar.* 1998. Vol. 41. P. 339–344.

Kraft G. T., Saunders G. W. Bringing order to red algal families: taxonomists ask the jurists ‘Who’s in charge here?’ // *Phycologia*. 2000. Vol. 39. P. 358–361.

Lane C. E., Mayes C., Druehl L. D., Saunders G. W. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization // *J. Phycol.* 2006. Vol. 42. C. 493–512.

Lin S. M., Fredericq S., Hommersand M. H. Systematics of the Delesseriaceae (Ceramiales, Rhodophyta) based on LSU rDNA and *rbcL* sequences, including the Phycodryoideae, subfam. nov. // *J. Phycol.* 2001. Vol. 37. P. 881–889.

Lindstrom S. C., Hanic L. A., Golden L. Studies on the green alga *Percursaria dawsonii* (= *Blidingia dawsonii* comb. nov., Kornmanniaceae, Ulvales) in British Columbia // *Phycol. Res.* 2006. Vol. 54. P. 40–56.

Müller K. M., Oliveira M. C., Sheath R. G., Bhattacharya D. Ribosomal DNA phylogeny of the Bangiophycidae (Rhodophyta) and the origin of secondary plastids // *Amer. J. Bot.* 2001. Vol. 88. P. 1390–1400.

O’Kelly C. J., Bellows W. K., Wysor B. Phylogenetic position of *Bolbocoleon piliferum* (Ulvophyceae, Chlorophyta): evidence from reproduction, zoospore and

gamete ultrastructure and small subunit rRNA gene sequences // J. Phycol. 2004a. Vol. 40. P. 209–222.

O'Kelly C. J., Wysor B., Bellows W. K. *Colliensiella* (Ulvophyceae, Chlorophyta) and other ulotrichalen taxa with shell-boring sporophytes form a monophyletic clade // Phycologia. 2004b. Vol. 43. P. 41–49.

Oshurkov V. V., Ivanjushina E. A. The benthic associations of the Commander Islands // Bridges of Science between North America and the Russian Far East. Proc. of the 45th Arctic Science Conference. 1994. P. 99–103.

Saunders G. W., Hommersand M. H. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. P. 1494–1507.

Saunders G. W., Kraft G. T. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). II. Recognition of the Halymeniales ord. nov. // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. P. 694–707.

Scagel R. F. An annotated list of the marine algae of British Columbia and Northern Washington // Nat. Mus. Canada, Bull. 150, biol. ser. 1957. Vol. 52. P. 1–289.

Scagel R. F. The distribution of certain benthonic algae in Queen Charlotte Strait, British Columbia, in relations to some environmental factors // Pacific Science. 1961. Vol. 15. P. 494–539.

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

Selivanova O. N. Methodological problems of marine macroalgae age estimation // Abstr. of Phycological Society of America annual meetings, Oregon, June 14–19, 2003. P. 74.

Selivanova O. N., Zhigadlova G. G. New and rare macrophyte species of the Commander Islands' shelf // Algologia. 1993. Vol. 3. № 3. P. 66–72.

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. Vol. 40. P. 1–8.

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. Vol. 40. P. 9–13.

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. Vol. 40. P. 15–24.

Selivanova O. N., Zhigadlova G. G. New and rare macrophyte species of algae of the Commander Islands shelf (Russian Far East) // Int. Journal on Algae. 1999. Vol. 1. № 3. P. 99–103.

Selivanova O., Yotsukura N., Kawashima S. Comparison of some *Laminaria* species from Pacific coasts of Russia and Japan // Phycologia. 2005. № 4 (supplement). P. 92–93.

Serrão E. A., Alice L. A., Brawley S. H. Evolution of the Fucaceae (Phaeophyceae) inferred from nrDNA-ITS // J. Phycol. 1999. Vol. 35. P. 382–394.

Serrão E., Vliet M., Hansen G. I., Perrin C., Maggs C., Pearson G. Molecular characterization of the "cottoni" form of *Fucus* in the Northeastern Pacific versus

the Atlantic // Abstr. Annual meetings of Phycological Society of America, Juneau, Alaska, July 7–12, 2006. P. 75.

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

Sussmann A. V., DeWreede R. E. Host specificity of the endophytic sporophyte phase of *Acrosiphonia* (Codiolales, Chlorophyta) in southern British Columbia, Canada // Phycologia. 2002. Vol. 41. P. 169–177.

Swofford D. L. PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods) Version 4.0b10 PPC. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2002.

Tan I. H., Druehl L. D. A molecular analysis of *Analipus* and *Ralfsia* (Phaeophyceae) suggests the order Ectocarpales is polyphyletic // J. Phycol. 1994. Vol. 30. P. 721–729.

Widdowson T. B. A survey of the distribution of intertidal algae along a coast transitional in respect to salinity and temperature // J. Fish. Res. Board of Canada. 1965. Vol. 22. P. 1425–1454.

Woelkerling W. J., Millar A. J. K., Harvey A., Baba M. Recognition of *Pachyarthron* and *Bossiella* as distinct genera in the Corallinaceae, subfamily Corallinoideae (Corallinales, Rhodophyta) // Phycologia. 2008. Vol. 47. P. 265–293.

Yoon H. S., Müller K. M., Sheath R. G., Ott F. S., Bhattacharya D. Defining the major lineages of red algae (Rhodophyta) // J. Phycol. 2006. Vol. 42. P. 482–492.

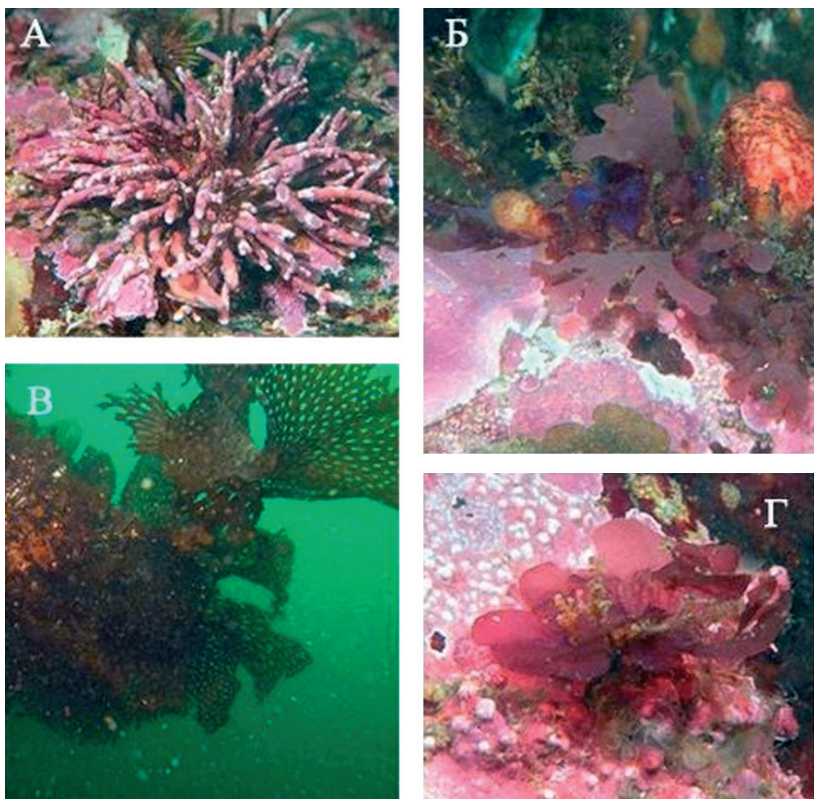


Рис. 3. Сообщества водорослей сублиторали у о. Старичков:
 А – кораллиновая водоросль *Rachyarthron cretaceum*; Б – *Callophyllis radula*
 на корковых кораллиновых водорослях из рода *Clathromorphum*; В – бурая
 ламинариевая водоросль *Thalassiophyllum clathrus*; Г – корковые корралиновые
 из рода *Lithothamnion* и пластинчатые криptonемиевые водоросли.
 Фото: А, Б, Г – Н. П. Санамян; В – Дирка Шориеца (Dirk Schories)
 из мировой базы данных по водорослям www.algaebase.org

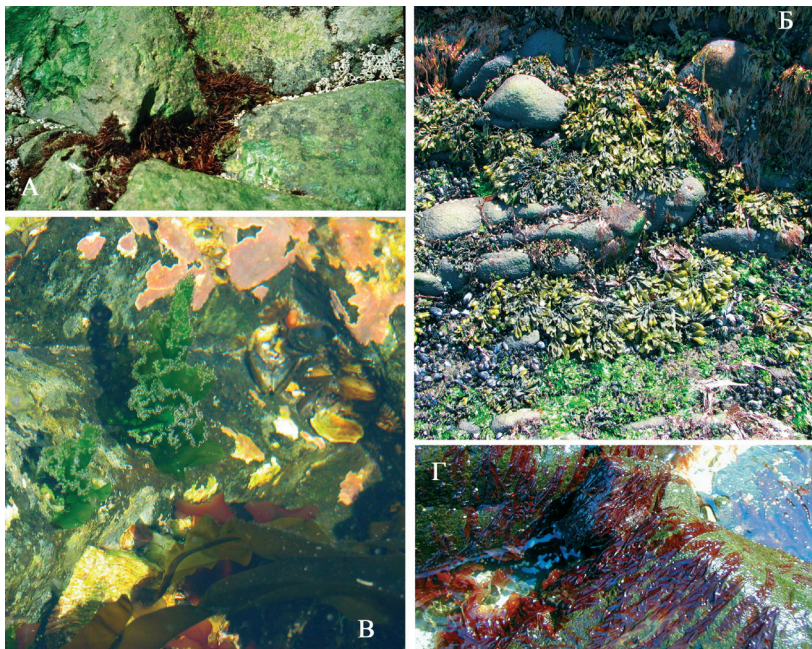


Рис. 4. Сообщества водорослей супралиторали (А) и литорали (Б – Г)
 о. Старичков: А – *Gloiopeltis furcata* и зеленые нитчатые (*Urospora*, *Ulothrix*);
 Б – *Porphyra* sp., *Fucus evanescens* и зеленые ульвовые водоросли на литорали
 во время отлива; Б, Г – сообщества литоральных ванн (Б – корковые
 кораллиновые, ламинариевые водоросли и фотосинтезирующие слоевища
Kornmannia leptoderma; Г – сообщество с доминированием
Porphyra pseudolinearis). Фото О. Н. Селивановой