

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования «Камчатский государственный технический университет»  
(ФГБОУ ВО «КамчатГТУ»)

На правах рукописи

Очеретяна Светлана Олеговна

**ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА АЛЬГОСООБЩЕСТВ «ЗЕЛЕННЫХ  
ПРИЛИВОВ» В АВАЧИНСКОЙ ГУБЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ ЗЕЛЕННЫХ  
ВОДОРΟΣЛЕЙ-МАКРОФИТОВ К НЕБЛАГОПРИЯТНОМУ  
ВОЗДЕЙСТВИЮ**

03.02.08 – Экология (биология)

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель  
к.б.н. Т.А. Клочкова

Петропавловск-Камчатский – 2017

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР.....	12
1.1. Развитие таксономии зеленых водорослей.....	12
1.2. История альгофлористических исследований в Авачинской губе.....	14
1.3. «Зеленые приливы» как экологическое явление.....	17
ГЛАВА 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ.....	20
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	27
ГЛАВА 4. АЛЬГОФЛОРА ВОДОРΟΣЛЕЙ-МАКРОФИТОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В ФОРМИРОВАНИИ «ЗЕЛЕННЫХ ПРИЛИВОВ» В АВАЧИНСКОЙ ГУБЕ.....	35
4.1. Морфология, экология и особенности развития в условиях антропогенного загрязнения у изученных видов водорослей из «зеленых приливов».....	36
4.2. Фитогеографические особенности альгофлоры зеленых водорослей района исследования.....	100
ГЛАВА 5. ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ ВОДОРΟΣЛЕЙ, ФОРМИРУЮЩИХ «ЗЕЛЕННЫЕ ПРИЛИВЫ».....	104
5.1. Условия произрастания водорослей в литоральной зоне Авачинской губы.....	104
5.2. Сезонная динамика видового состава и структуры сообществ зеленых водорослей в Авачинской губе.....	114
5.3. Межгодовые изменения структуры сообществ «зеленых приливов».....	122
5.4. Сезонные изменения альгоценозов зеленых водорослей в условиях высокой эвтрофикации и опреснения прибрежных вод.....	132
ГЛАВА 6. ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА И СТРАТЕГИЯ ВЫЖИВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ.....	139
6.1. Воздействие комплексного загрязнения на состояние зеленых водорослей.....	139
6.2. Адаптационные стратегии выживания отдельных видов зеленых водорослей в стрессовых условиях среды.....	139
ВЫВОДЫ.....	152
ЛИТЕРАТУРА.....	164
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	187

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования и степень разработанности выбранной темы.** С середины прошлого столетия в связи с усиливающимся загрязнением прибрежных морских вод резко обозначилась проблема сокращения биоразнообразия прибрежных экосистем и деструкции морских донных биоценозов (Н. Клочкова, Березовская, 2001; Адрианов, 2004). Изменение видового состава и структуры сообществ затронуло все уровни экосистемы, включая продукционный, который в мелководной зоне шельфа обеспечивают, главным образом, многолетние водоросли-макрофиты и морские травы. Трансформацию донных сообществ регистрируют в прибрежных зонах разных районов Мирового океана. В сообществах макроводорослей она протекает достаточно однообразно и выражается в сокращении экологической и ценотической роли красных и бурых водорослей и увеличении доли зеленых (Н. Клочкова, Березовская, 2001). Абсолютное доминирование в подводной растительности представителей последней группы получило в морской экологии название «зеленый прилив», и его появление свидетельствует об экологическом неблагополучии прибрежной экосистемы (Очеретяна и др., 2015). В последние десятилетия массовое цветение зеленых водорослей регистрировали по всему миру, в морских акваториях с субтропическим и тропическим климатом, а также в районах с более умеренным и холодным климатом (Fletcher, 1996; Ohno et al., 2001; Blomster et al., 2002; Теюбова, Ефимова, 2003; Largo et al., 2004; Набивайло и др. 2005; Leliaert, 2009), включая юго-восточную Камчатку (Н. Клочкова, Березовская, 2001; Овсянникова, 2006; Хайнасова, 2006; Очеретяна, Н. Клочкова, 2010). Массовое развитие зеленых макроводорослей может охватывать огромные участки побережья, и в самых экстремальных случаях требуются значительные усилия по ликвидации последствий этого неблагоприятного явления (Leliaert, 2008).

У берегов Камчатки самой грязной из бухт является Авачинская губа, хотя прежде она характеризовалась высочайшими биопродуктивностью и биоразнообразием (Н. Клочкова, Березовская, 1997, 2001). Благодаря большому

разнообразие биомических типов побережья, здесь встречались практически все свойственные биоте юго-восточной Камчатки представители литоральной и сублиторальной флоры и фауны. Со временем значительная часть прибрежных районов губы стала зоной городской застройки. Вдоль ее побережья были построены причалы, портовые сооружения, размещены плавмастерские, заводы, доки, другие промышленные объекты. По канализационным коллекторам в воды Авачинской губы потекли неочищенные или частично очищенные промышленные, сельскохозяйственные и хозяйственно-бытовые стоки городов Петропавловск-Камчатский, Вилючинск и Елизово. К концу 90-х г. это привело к деградации подводных зарослей водорослей-макрофитов и морских трав (Н. Клочкова, Березовская, 2001). В настоящее время у побережья Авачинской губы почти повсеместно пояс водорослей сужен до нескольких метров и поджат к нижнему урезу воды. Большинство видов прежде богатейшей литоральной флоры здесь уже не встречаются. Место высокопродуктивных сообществ литоральных бурых и красных водорослей заняли представители отдела Chlorophyta.

Анализ научной литературы, содержащей сведения по зеленым водорослям, показывает, что она посвящена, в основном, изучению их таксономии, распространения и распределения. Представители этой группы макрофитов нередко становились объектами изучения жизненных циклов водорослей, цитологии, культивирования (Hoeck et al., 1995; Bae et al., 2010). Однако в настоящее время в связи с появлением новых типов альгоценозов, формируемых исключительно короткоцикловыми эфемерными видами, необходимо всестороннее изучение закономерностей их функционирования. Экологическая ситуация, складывающаяся в прибрежных морских водах российского Дальнего Востока, требует ответа на целый ряд вопросов: насколько устойчивы зеленые водоросли к стрессовому воздействию среды, насколько гибка стратегия их воспроизводства, существуют ли закономерности, определяющие структуру их сообществ, что определяет их изменчивость и смену одних эфемерных видов другими, насколько эти сообщества восполняют потребности гидробионтов в первичной продукции.

Решение этих и связанных с ними вопросов имеет важное научное и

практическое значение, поскольку, с одной стороны, зеленые водоросли могут служить объектами изучения способов адаптации видов к комплексному антропогенному загрязнению, с другой стороны, они – последние представители литорального макрофитобентоса, и их исчезновение чревато полным опустыниванием морского дна и последующим катастрофическим снижением биоразнообразия донных биоценозов. Все сказанное выше определяет актуальность проведенных нами исследований и определяет его цель и задачи.

**Цель** работы – определить состав альгофлоры зеленых водорослей Авачинской губы, закономерности формирования и сезонную смену их сообществ, способы адаптации видов к стрессовому воздействию, сохранения их жизнедеятельности и способности к воспроизводству в неблагоприятных условиях.

Для достижения цели было необходимо решить следующие **задачи**:

1. Провести инвентаризацию альгофлоры зеленых водорослей района исследования и определить степень ее оригинальности на основе проведения фитогеографического анализа и выявления особенностей географического распространения ее родов и видов.

2. На основе многолетних круглогодичных наблюдений за изменениями состава и структуры альгоценозов выявить виды, активно участвующие в формировании «зеленых приливов» в разные сезоны, определить периоды их вегетации, срок жизни одной генерации и термотолерантные характеристики.

3. Определить влияние комплексного металлического, нефтяного и фенольного загрязнений на морфофизиологическое состояние массовых видов зеленых водорослей и выявить аномалии их развития в загрязненной среде.

4. На основании изучения биологии развития определить степень устойчивости отдельных видов к экстремальным воздействиям экологических факторов: перепадам температуры и освещения, длительному обезвоживанию и замораживанию, биогенному питанию.

5. Изучить воздействие экологических факторов на реализацию жизненных циклов зеленых водорослей, выявить механизмы, обеспечивающие их ускоренное успешное воспроизводство и адаптацию к стрессовому воздействию.

**Научная новизна.** Показано, что состав массовых видов Chlorophyta, формирующих «зеленые приливы» в Авачинской губе, включает не менее 26 видов и характеризуется высоким уровнем банальности. Обнаружено, что *Prasiola borealis*, *Percursaria percursa* и *Urospora vancouveriana* большую часть своего жизненного цикла проводят в покоящихся стадиях. В форме многоклеточных макроскопических растений они появляются в губе эпизодически, не каждый год. На основе проведения многолетних сезонных исследований зеленые водоросли разделены на 4 группы с разными термотолерантными характеристиками. Впервые обнаружены и описаны закономерности последовательной смены видового состава и ценотической структуры альгоценозов зеленых водорослей и показано, что в стрессовых условиях даже у самых короткоживущих видов заметно сокращаются сроки вегетации. Показано, что виды *Kornmannia zostericola* и *Protomonostroma undulatum* при этом способны к неотеническому развитию в холодную половину года. У *Blidingia minima* впервые обнаружена способность к формированию апланоспор и апланоспорангиев в ответ на стрессовое воздействие. Впервые описаны способность к восстановлению активной жизнедеятельности у видов *Prasiola delicata* и *Rosenvingiella constricta* после 3–4-х летнего экстремального обезвоживания и у *B. minima* после 3-х летнего замораживания. У пластинчатых водорослей *Ulvaria splendens* и *Ulva fenestrata* зарегистрирована способность к формированию слоевищ трубчатой формы.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Данные проведенного исследования могут быть использованы для оценки экологического состояния морских прибрежных экосистем. Они дают основание предложить вид *Ulvaria splendens* как показатель загрязнения среды свинцом, никелем, а нитчатые виды родов *Ulothrix* и *Urospora* – медью и цинком. Данные, полученные в ходе изучения сезонной вегетации водорослей в условиях высокой эвтрофикации, повышенного прогрева и пониженной солености дают возможность разработки биотехники их культивирования в условиях Камчатского климата. В целом данные диссертационного исследования могут быть использованы в учебном процессе при подготовке морских экологов и гидробиологов.

**Методология и методы диссертационного исследования.** Описанные в диссертации виды водорослей культивировались автором в лабораторных условиях. Изучение структуры водорослевых сообществ на выбранных полигонах проводилось систематически в разные сезоны года в течение нескольких лет. В ходе исследования были использованы современные методы морфолого-анатомических, экологических, химических и гидробиологических исследований.

**Положения, выносимые на защиту.**

1. Антропогенная трансформация флоры Авачинской губы к настоящему времени завершилась чрезвычайным ее обеднением, утратой ее оригинальности и формированием вдоль большей части побережья «зеленых приливов».

2. Существуют определенные закономерности сезонной смены видового состава и структуры сообществ зеленых водорослей, обусловленные существованием 4-х разных по термотатическим характеристикам групп видов.

3. Отдельные виды зеленых водорослей способны сохранять исключительную жизнеспособность и способность к активному расширенному воспроизводству в условиях стрессового воздействия среды.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность диссертационной работы подтверждена большим объемом обработанного материала и многолетними исследованиями, которые отражены в 8 отчетах по следующим темам НИР: «Адаптация короткоцикловых и многолетних видов водорослей-макрофитов к изменяющимся условиям среды и антропогенному загрязнению морских водоемов» (РК № И 130226042751, Петропавловск-Камчатский, 2013); «Видовой состав и структура макрофитобентоса, их ихтиофауны и орнитофауны в местах воспроизводства тихоокеанской сельди у побережья Восточной Камчатки» (РК № 2150126000106, Петропавловск-Камчатский, 2014); «Биология развития массовых видов Камчатской морской альгофлоры как показатель физиологического состояния растений и состояния среды обитания» (РК № 1 150121056772, Петропавловск-Камчатский, 2015); «Влияние природных и антропогенных факторов на изучения состава, структуры и биологии развития его массовых представителей у побережья восточной Камчатки» (Регистрационный номер НИОКТР АААА-А16-

116072810063-1, Петропавловск-Камчатский, 2016) и др.

**Личный вклад автора.** Автор собрала изученные виды водорослей и культивировала их в лабораторных условиях, самостоятельно выполнила все микроскопические исследования и фотографирование объектов. Планирование исследовательских работ по теме диссертации, их реализация и последующий анализ полученных данных выполнены автором также самостоятельно. Автор была организатором, ответственным исполнителем и участником исследований, проведенных в Авачинской губе, участвовала в обработке собранных материалов, их последующем анализе и обобщении.

**Апробация результатов.** Результаты, представленные в диссертационной работе, докладывались автором на следующих международных, всероссийских и региональных научных конференциях и форумах: Международные научные чтения «Приморские зори – 2009» (Владивосток, 2009); Региональная научно-практическая студенческая конференция «Человек и природа: взгляд молодого исследователя» (Петропавловск-Камчатский, 2009); Межрегиональная научно-практическая конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Природно-ресурсный потенциал региона: современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование» (Петропавловск-Камчатский, 2010); ежегодная конференция Корейского альгологического общества (Korean Society of Phycology (KSP), Вандо, Республика Корея, 2010); XI международная научная конференция «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 2010); Тихоокеанско-азиатский альгологический форум (Asian Pacific Phycological Forum, Ёсу, Республика Корея, 2011); Межрегиональная научно-практическая конференция «Теория и практика современных гуманитарных и естественных наук» (Петропавловск-Камчатский, 2011, 2013); III, IV, V Всероссийская научно-практическая конференция «Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование» (Петропавловск-Камчатский, 2012-2014); XIII съезд Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 2013); заседания Камчатского отделения Русского ботанического общества (Петропавловск-Камчатский, 2013, 2016, 2017).



Инновационный проект автора «Зеленые водоросли Камчатского шельфа как объекты марикультуры для производства пищевой лечебно-профилактической продукции» участвовал в выставке молодежных проектов «Инициатива-2012» (диплом I ст., Петропавловск-Камчатский, 2012); технологической экспертизе «Зворыкинская премия» (Москва, о. Селигер, 2012); молодежном научно-инновационном конкурсе «У.М.Н.И.К.» Государственного Фонда содействия развитию малых форм предприятий в научно-технической сфере (Владивосток, 2010; Петропавловск-Камчатский, 2012); XII Всероссийской выставке научно-технического творчества молодежи (Петропавловск-Камчатский, 2013); региональном этапе Всероссийской выставки научно-технического творчества молодежи «Шаг в будущее-2013» (диплом II ст., Петропавловск-Камчатский, 2013).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 19 работ, в том числе 4 статьи в рецензируемых научных журналах из списка ВАК.

**Структура и объем диссертационной работы.** Диссертация изложена на 191 странице, состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения, включает 51 рисунок и 29 таблиц. Список литературы включает 282 публикации, из них 219 иностранных и 2 ссылки на интернет-источники.

**Благодарности.** Выражаю благодарность научному руководителю к.б.н., доценту ФГБОУ ВО «КамчатГТУ» Т.А. Клочковой и директору ЦНОНИП «КамчатГТУ» д.б.н. Н.Г. Клочковой за ценные указания, консультации и помощь в выполнении исследований и написании настоящей диссертации. Автор весьма признательна директору ФГУ «Камчаттехмордирекции» Е.В. Каспирович и заведующей кафедрой «Технология пищевых продуктов» «КамчатГТУ» М.В. Ефимовой за сотрудничество в исследованиях по тяжелым металлам и определению пигментного состава у зеленых водорослей, сотрудникам отдела науки и инноваций «КамчатГТУ» А.В. Климовой и КФ ТИГ ДВО РАН: к.б.н. Н.А. Лопатиной, к.б.н. Н.П. Санамян, к.б.н. Е.Г. Паниной за помощь в сборе научного материала. Автор также благодарит профессора Национального университета Конджу (Республика Корея), Г.Х. Кима (Prof., Dr. Kim Gwang Hoon, Kongju National University), в лаборатории которого она проходила стажировку в 2011 г., за возможность использовать научное оборудование его лаборатории и предоставление литературы по зеленым водорослям.

## ГЛАВА 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

### 1.1. Развитие таксономии зеленых водорослей

Отдел Chlorophyta (зеленые водоросли), изучению представителей которого посвящена настоящая работа, является наиболее крупным среди водорослей (Guiry, Guiry, 2017). Основное большинство его представителей – одноклеточные растения (т.е. микроводоросли), но в него также входит обширная группа многоклеточных растений, которую принято относить к водорослям-макрофитам. Часть из них являются постоянными компонентами морских альгоценозов, играя, обычно, соподчиненную роль, поскольку по своей численности они намного уступают красным и бурым водорослям.

В основе организации зеленых макроводорослей лежит нить. У представителей разных классов она может быть простой или разветвленной, состоящей из одно- или многоядерных клеток или крупных многоядерных сифонов, разделенных или неразделенных клеточными перегородками (Виноградова, 1979; Н. Ключкова и др., 2009, Вае et al., 2010). При делении клеток нити в двух или трех разных направлениях могут возникать пластинчатая, мешковидная, трубчатая, или иная форма растений. В целом многоклеточные представители отдела Chlorophyta по сравнению с большинством бурых и красных водорослей имеют примитивную морфологическую организацию (Виноградова, 1979), что в значительной степени затрудняет выбор устойчивых таксономических признаков для их внутривидовой и внутривидовой дифференциации. Именно поэтому систематика этой группы остается еще недостаточно разработанной и постоянно подвергается пересмотру (Вае et al., 2010). В настоящее время для идентификации зеленых водорослей активно используются методы молекулярно-генетического анализа.

Первое описание зеленых водорослей принадлежит основателю биологической систематики К. Линнею (Linnaeus, 1753), а в числе самых первых видов он описал *Ulva lactuca* для берегов Швеции. Революционные преобразования систематики зеленых водорослей длились с начала и до конца XIX в., и именно

тогда были описаны их многие известные ныне роды (Саут, Уиттик, 1991). Среди первых исследователей стоит упомянуть А.Д. Рота (Roth, 1806), А. Брауна (Braun, 1855), Я.Е. Арешуга (Areschoug, 1866), Р.К. Гревилля (Greville, 1826, 1830) и У.Г. Харви (Harvey, 1833, 1858). Однако наибольший вклад в систематику морских зеленых водорослей внесли шведские альгологи К.А. Агард (С.А. Agardh) и Я.Г. Агард (J.G. Agardh), опубликовавшие обширные флористические сводки. В своих широко известных работах «Виды водорослей» и «Система водорослей» К.А. Агард описал 233 вида водорослей и дал первоописание 49 новым видам (Виноградова, 1979). Большой вклад в изучение зеленых водорослей внес также Ф.Т. Кютцинг (Kützing, 1843).

В конце 19-го века, когда большое число видов и родов водорослей уже были описаны, Г.Б. Де Тони (De Toni, 1889) опубликовал сводку водорослей «*Sylloge Algarum*», в которой обобщил все имевшиеся к тому времени данные по таксономии и номенклатуре морских водорослей-макрофитов, в том числе зеленых. Более поздние исследования по зеленым водорослям Я.Н.Ф. Вилле (Wille, 1899, 1901, 1909) включали выполненные им таксономические ревизии и имевшиеся к тому времени литературные данные. Важными вехами в становлении морской альгологии прошлого века были ставшие классическими сводки Ф. Олтманса (Oltmanns, 1904-1905) и Ф.Е. Фритча (Fritsch, 1945), в которых, при всем многообразии обобщающих работ других авторов, были наиболее полно представлены основы таксономии водорослей и другие аспекты морской альгологии.

Подавляющее большинство упомянутых выше ученых, заложивших основы морской альгологии, работали по материалам, собранным в Атлантике или в атлантическом секторе Арктики. Среди исследователей, изучавших флору водорослей-макрофитов Северной Пацифики, следует упомянуть американских ученых У. А. Сетчелла и Н.Л. Гарднера (Setchell, Gardner, 1920), Г.М. Смита (Smith, 1944), И.А. Абботт и Ц.Й. Холленберга (Abbott, Hollenberg, 1976). Итоги изучения северо-восточного побережья Америки были представлены в виде библиографической сводки (Lindstrom, 1977). Позже С. Линдстром опубликовала результаты собственных флористических исследований у берегов Аляски (Lindeberg,

Lindstrom, 2010). Во всех упомянутых сводках встречаются сведения о видовом составе, распространении и распределении зеленых водорослей.

Из числа специальных работ, посвященных представителям отдела Chlorophyta, следует особо упомянуть публикации Р.Ф. Скагеля (Scagel, 1957, 1966), посвященные таксономической ревизии зеленых водорослей североамериканского побережья, основанной на результатах изучения их морфологии, внутреннего строения, экологии и распространения.

К наиболее значимым таксономическим работам по зеленым водорослям российского Дальнего Востока, следует отнести флористические сводки Е.С. Зиновой (1933, 1940, 1954а,б,в), работы японских авторов М. Нагаи (Nagai, 1940) и Ю. Токиды (Tokida, 1954), а также работы К.Л. Виноградовой (1974, 1979), Л.П. Перестенко (1980) и Н.Г. Ключковой (1996), Н.Г. Ключкова и др. (2009).

В 70-х г. прошлого века в морской альгологии стали активно изучаться жизненные циклы водорослей в лабораторных культурах. Благодаря этим исследованиям были выявлены особенности развития зеленых водорослей от споры до споры и установлены группы родов с изоморфной и гетероморфной сменой поколений (Hoeck et al., 1995).

## **1.2. История альгофлористических исследований в Авачинской губе**

История изучения зеленых водорослей дальневосточных морей берет начало с эпохи освоения прибрежных восточных окраин Российской империи, во время Второй Камчатской экспедиции В. Беринга в 1737-43 г. и первой кругосветной экспедиции Ф.И. Крузенштерна в 1821-22 г. Наиболее крупными флористическими работами, содержащими списки обнаруженных видов, описание новых таксонов и критические замечания к ранее описанным видам, являются публикации русских ботаников А. Постельса и Ф.И. Рупрехта по водорослям северной части Тихого океана в Охотском море и у берегов российских владений в Азии и Америке (Постельс, Рупрехт, 1840; Ruprecht, 1850). Вплоть до начала XX в. их работы являлись единственными отечественными альгофлористическими сводками,

содержащими сведения по морским водорослям Камчатки. При этом практически весь камчатский альгологический материал, датированный XVIII и XIX веками, был собран у юго-восточного побережья полуострова и Командорских островов (Виноградова, 1979).

В XX в. география альгологических исследований в обсуждаемом районе и их интенсивность увеличились. В 1908-09 г. в ходе работы комплексной камчатской экспедиции, сотрудниками Ботанического института В.Л. Комаровым, Н.Н. Ворониным и П.В. Савичем были собраны достаточно обширные коллекции водорослей в Авачинском и Кроноцком заливах. Ботанические труды экспедиции содержат обширный список водорослей и первое для восточной Камчатки подробное описание их распределения в Авачинской губе.

Период с конца 1920-го до начала 1940-го г. является наиболее плодотворным по результатам изучения водорослей Камчатки. В эти годы исследование морских биологических ресурсов дальневосточных морей начало проводиться по единой общегосударственной программе, руководителем которой был профессор К.М. Дерюгин. Большое место в ней уделялось и водорослям.

Наиболее значимые работы по зеленым водорослям появились уже в советское время. Это, прежде всего, публикации Е.С. Зиновой, посвященные водорослям дальневосточных морей (Зинова, 1933, 1940, 1954а,б,в). Они вплоть до появления первых региональных определителей и циклов статей по отдельным систематическим группам водорослей использовались как основные источники информации по альгофлоре этого обширного и малоизученного региона. Новые данные в изучение зеленых водорослей северо-пацифической флоры внесли работы японских альгологов М. Нагаи (Nagai, 1940) по Курильским островам и Ю. Токиды (Tokida, 1954) по Сахалину. В этих работах имеются сведения и о нахождении тех или иных видов у Камчатки.

Первая ревизия камчатской флоры была выполнена Е.С. Зиновой (1954б), последующие – К.Л. Виноградовой и др. (1979) по результатам обработки альгологического материала гидробиологической экспедиции ДВНЦ АН СССР. Последняя крупная ревизия, представлявшая собой библиографическую сводку всей

флоры восточной Камчатки, в том числе и зеленых водорослей, была опубликована в конце прошлого столетия (N. Klochkova, 1998). Эта сводка также включала в себя информацию о неправильно определенных видах и синонимах валидных видов. Для этого ее автор провела критический анализ имеющихся литературных данных и в ряде случаев ревизию образцов из гербариев альгологов, изучавших камчатские коллекции водорослей-макрофитов (N. Klochkova, 1998).

Водоросли Авачинской губы, в которой автор диссертации провела свои основные исследования, впервые подробно изучались П.В. Савичем, во время работы комплексной Камчатской экспедиции Ф.И. Рябушинского в 1908-09 г. Материалы, собранные П.В. Савичем позже использовали в своих работах Е.С. Зинова (1954б), К.Л. Виноградова (1974, 1979), Н.Г. Клочкова (1998) и другие исследователи. В 1970 г. в Авачинской губе проводила работу гидробиологическая экспедиция Института биологии моря ДВНЦ АН СССР с целью изучения донного населения литоральной зоны шельфа. В качестве альгологов в ней принимали участие Н.Г. Клочкова и К.Л. Виноградова. Собранные ими альгологические материалы послужили основой для составления и дополнения флористических списков зеленых водорослей разных районов Камчатки (Н. Клочкова, 1976, 1977; Виноградова и др., 1978).

С начала 1980-х г. исследования альгофлоры Авачинской губы стали носить регулярный характер в связи с организацией лаборатории альгологии в КИЭП ДВО РАН и лаборатории промысловых беспозвоночных и водорослей в КамчатНИРО. С начала 1990-х г. альгологические и альгохимические исследования в Авачинской губе проводили Н.Г. Клочкова и В.А. Березовская (1997, 2001). Так, по их данным исходная альгофлора Авачинской губы до 1970-х г. включала более 150 видов водорослей-макрофитов, однако к 2000 г. из-за антропогенного загрязнения их количество сократилась почти в 3 раза (Н. Клочкова, Березовская, 2001). Стоит отметить, что в данной работе авторы впервые обратили внимание на появление у городского побережья губы так называемых «зеленых приливов».

### 1.3. «Зеленые приливы» как экологическое явление

Известно, что соотношение в морских альгофлорах численности видов разных отделов Rhodophyta и Phaeophyta (коэффициент R/P) и Chlorophyta и Phaeophyta (коэффициент C/P) является функцией географической широты и являются надежными показателями широтной принадлежности флоры (Feldman, 1937; Segawa, 1962; Н. Ключкова, 1996). Для каждой географической широты значения R/P и C/P относительно постоянны, поэтому изменения значений этих коэффициентов свидетельствуют о структурных изменениях альгофлористических комплексов, происходящих под воздействием природных и антропогенных факторов (Н. Ключкова, 1998). Исследования, проведенные Н.Г. Ключковой и В.А. Березовской (2001) показывают, что альгофлора Авачинской губы до середины прошлого века имела сложный таксономический состав. Входившие в нее виды принадлежали к 106 родам, 47 семействам, 23 порядкам, 3-м отделам. При этом отделы Chlorophyta, Phaeophyta и Rhodophyta включали 32, 47 и 86 видов, соответственно, что в процентном отношении составляло 19,4%, 28,5% и 52,1%, соответственно, и было сопоставимо с пропорциями других морских флор холодноумеренных районов Тихого и Атлантического океанов.

Изменения таксономической структуры в региональных альгофлорах за счет увеличения в них доли зеленых водорослей определяются разными причинами. В естественной среде их может вызывать сильное опреснение прибрежных вод или температурные аномалии, весьма неблагоприятные для большинства бурых и красных водорослей. Когда доля зеленых водорослей возрастает во флоре района, не испытывающего сильного опреснения и больших колебаний температуры, это обычно является свидетельством высокого содержания в прибрежных водах органических веществ и антропогенного загрязнения, к которому бурые и красные водоросли плохо приспособлены (Н. Ключкова, Березовская, 2001).

Подавляющее большинство зеленых водорослей относится к полисапробным видам (Виноградова, 1974), поэтому увеличение их процентной доли в соотношении Chlorophyta : Phaeophyta : Rhodophyta, как и усиление ценотической роли, вызывает

«полисапробизацию флоры» (Н. Клочкова, Березовская, 2001). Ее антропогенная трансформация со временем может завершаться абсолютным доминированием в альгоценозах зеленых водорослей. Именно эта стадия разрушения природного водорослевого комплекса, выражающаяся в сокращении числа бурых и красных водорослей, и усилении ценотической роли зеленых в научной альгологической литературе получила название «зеленый прилив».

О проблеме «зеленых приливов» впервые стали говорить в первой половине XX в., а в последние десятилетия их стали регистрировать по всему миру (Калугина-Гутник, 1975; Н. Клочкова, Березовская, 1997, 2001; Теюбова, Ефимова, 2003; Fletcher, 1996; Н. Клочкова, Т. Клочкова, 1998; Ohno et al., 2001; Largo et al., 2004; Blomster et al., 2002). Хотя массовое цветение зеленых водорослей чаще регистрировали в морских акваториях, расположенных в теплых и умеренных широтах, моря арктической зоны также подверглись этому негативному экологическому явлению (Степаньян, 2003; Степаньян, Воскобойников, 2006).

Развитие зеленых водорослей является не только негативным экологическим явлением. В определенных случаях оно приводит к очень неблагоприятным социально-экономическим последствиям, как, например, в июле 2008 г. в китайском городе Циндао. Там в рамках Олимпиады-2008 в августе должна была проходить парусная регата, однако почти 30% морской акватории в месте ее планового проведения охватил «зеленый прилив» (Leliaert et al., 2008, 2009). Бурное цветение ульвовых водорослей охватило около 13,000 км<sup>2</sup> морской акватории. Для очистки пляжа и воды было мобилизовано более 10 тыс. жителей города и собрано около 1 млн. тонн ульвовых водорослей, хотя по экспертной оценке их биомасса оценивалась в 20 млн. тонн (Gao et al., 2010). Стоит отметить, что г. Циндао с населением более 7 млн. человек является одним из наиболее крупных портовых и промышленных городов Китая, и его прибрежное расположение неизбежно влияет на состояние морских вод.

Изучению антропогенного воздействия на морские экосистемы уделяется повышенное внимание. Известно, что при сильных внешних воздействиях в них происходит перераспределение доминирующей роли определенных видов,



формирующих сообщество. При максимальном стрессе может происходить перестройка в основных трофических связях системы, перераспределение биомасс видов в пределах их толерантности (токсикоемкости), а вслед за этим значительные изменения биологического разнообразия.

Как уже было сказано выше, «зеленые приливы», как заключительную стадию трансформации альгоценозов, в Авачинской губе уже регистрировали. Однако знания об этом экологическом явлении ограничились только сведениями о составе видов зеленых водорослей, встречающихся в теплую половину года, преимущественно в летний период. Изучение состава, структуры, пространственного распределения и сезонной смены сообществ, формируемых зелеными водорослями до сих пор никем не проводилось. Продолжительность вегетации и адаптивных стратегий, направленных на выживание и поддержание численности популяций у массовых эфемерных видов в неблагоприятных условиях обитания, вплоть до начала наших исследований не только в Авачинской губе, но и в подавляющем большинстве районов Мирового океана не проводили.

## ГЛАВА 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В данной главе приводится описание физико-географических и экологических характеристик Авачинской губы, а также ее антропогенного загрязнения, поскольку эта информация необходима для представления и обсуждения включенных в диссертацию результатов. Характеристика района составлена основываясь на анализе литературных источников.

Авачинская губа занимает центральное положение в Авачинском заливе и характеризуется большими размерами, своеобразной формой и рельефом (Богданов, 1962; Березовская, 1988, 1999; Березовская, Н. Ключкова, 1998; Муравьев, 1998; Н. Ключкова, Березовская, 1997, 2001). Длина губы по меридиану составляет 24 км, ширина по параллели 12 км. Общая площадь поверхности водного зеркала меняется в зависимости от фазы прилива-отлива от 230 до 208 км<sup>2</sup>. Объем заполняющей ее воды составляет в среднем около 3,8 км<sup>3</sup>. Средняя глубина составляет 18 м, максимальная – 28 м, в целом же преобладают глубины 15-25 м, занимая 70% всей площади. Обширное мелководье развито лишь в приустьевых районах рек Авача и Паратунка, впадающих в губу с северо-запада, при этом на долю р. Авача приходится около 80% годового стока (Березовская, 1999). Суммарный годовой сток пресных вод в губу составляет около 6 км<sup>3</sup>, максимальный сток наблюдается в июне, а минимальный – в марте. Пролив, соединяющий губу с Авачинским заливом, называется горлом губы. Его длина около 8 км, а средняя ширина около 3 км. Глубина в горле меньше, чем в самой губе – от 10 до 16 м. Приглубые изрезанные берега губы образуют бухточки, которые хорошо защищены от ветров отрогами горных хребтов. Дно относительно ровное, вся его центральная часть покрыта илом, ближе к берегу – песком, гравием и галькой.

Климат в регионе морской, влажный, с умеренно холодной и снежной зимой и умеренно теплым, влажным летом (Кондратюк, 1974), формируется преимущественно под влиянием главных барических центров действия атмосферы в северной Пацифике – Азиатского максимума и Алеутского минимума. Охлаждающее воздействие на климат оказывают воды Охотского

моря и холодное Курило-Камчатское течение, омывающее восточные берега Камчатки. Для юго-восточной Камчатки характерна активная циклоническая деятельность в течение всего года, обильные осадки в виде дождя и мокрого снега. Зима длится с середины ноября по март, включительно. Весна прохладная и затяжная, длится с апреля по июнь, и средние температуры не превышают 6°C. Фенологическое лето длится с июля по первую половину сентября. Средняя температура самого теплого месяца, августа, составляет в среднем около 13°C. Количество атмосферных осадков достигает 100-120 мм за месяц, в октябре оно увеличивается до 130-180 мм.

Приливы в Авачинской губе, как и у всей восточной Камчатки, неправильные полусуточные (Богданов, 1962). При минимальном склонении луны наблюдаются две полные и две малые воды в сутки. По мере увеличения склонения луны быстро растут суточные неравенства в высотах смежных вод, приливы становятся суточными с одной полной и одной малой водой. При этом малая вода имеет небольшую продолжительность стояния, тогда как полные воды с небольшим колебаниями по высоте имеют продолжительность стояния до 14 ч. Амплитуда приливов наибольшая и достигает 160-180 см.

Приливное течение равномерно растекается по всей поверхности водной толщи. Отливные воды равномерно стекаются к горлу. Смена приливного течения на отливное не влечет за собой сильного смешения прибрежных вод. Речной сток в большей степени поджимается к северо-западному берегу, а у северо-восточного, в районе от бух. Моховая до м. Сигнальный, образует круговорот обратный по направлению тому, который появляется здесь во время смены приливного течения на отливное. В период вегетации водорослей высота приливов бывает максимальной в апреле-июне. Разница между сизигийными и квадратурными высотами резко выражена. Почти во все периоды сизигийных циклов максимальные отливы приходятся на утренние и дневные часы и не доходят до ноля глубины не больше чем на 20-30 см. К осени разница между высотами полусуточных приливов, как и между высотами полных сизигийных и квадратурных отливов, почти нивелируется. При этом периоды больших сизигийных отливов

перемещаются на ночные часы. Следовательно, в теплое время года литоральная биота испытывает сильное иссушающее воздействие и значительную инсоляцию.

Скорость течений на поверхности губы достигает 35 см/с во время полной воды и падает до 10 см/с на малой воде. Придонные течения значительно слабее по скоростям, чем поверхностные. В северной части губы водные массы образуют завихрение по часовой стрелке.

Температура воды в течение года в Авачинской губе имеет положительные значения с апреля по ноябрь и отрицательные с декабря по март. Прогрев воды начинается в ее центре, максимальные значения температуры на поверхности наблюдаются в июле-августе. С сентября начинается охлаждение поверхностного слоя, которое в октябре охватывает всю толщу, исключая придонный слой в центре губы. В октябре температура воды составляет 3,7-4°C и продолжает снижаться. Минимальные значения температуры наблюдаются в феврале: в придонном слое они составляют от -0,3 до -0,7°C, а на поверхности от -1 до -1,9°C. Максимальные значения температуры наблюдаются в августе и в среднем составляют 11,5°C в горле и 13,5°C в центральной части губы (Березовская, 1999).

Режим солености Авачинской губы определяется водообменом с Тихим океаном, стоком рек, атмосферными осадками. Испарение, льдообразование и другие факторы играют второстепенную роль. Наиболее опресненные воды располагаются в месте впадения рек Авача и Паратунка (западный берег губы). Годовой ход изменения солености в губе довольно значителен. Ее уменьшение здесь начинается в апреле, что связано с увеличением берегового стока и опресняющим действием рек. Минимальна соленость с июля по сентябрь. Осенью она начинает повышаться. Зимнее образование ледового покрова приводит к повышению солености, и максимальных значений она достигает в январе. Вертикальное распределение солености в губе характеризуется наличием значительной ее стратификации в летние месяцы и уменьшением к зиме. В мелководной зоне шельфа изменения солености определяют атмосферные осадки и волновое перемешивание во внутреннюю часть губы соленых вод Авачинского залива.

Важнейшими среди биогенных веществ являются нитратный азот ( $\text{NO}_3$ ) и

минеральный фосфор ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) (Н. Клочкова, Березовская, 2001). Эти соединения имеют особое значение для жизнедеятельности водорослей. Концентрация биогенов в Авачинской губе зависит от поступления их с речным водным стоком и процессом окисления, с одной стороны, и от потребления при фотосинтезе с другой. Содержание  $\text{NO}_3^-$  в воде губы колеблется в очень широких пределах, а суммарный вынос реками в год составляет 1120 т. Наибольшее содержание  $\text{NO}_3^-$  наблюдается в поверхностном слое воды в северо-западной части губы, затем на глубине 10 м его концентрация понижается и повышается в придонных слоях. Особенно отчетливо это проявляется в весенние месяцы (Н. Клочкова, Березовская, 2001). Максимальные концентрации наблюдаются ранней весной и поздней осенью. В июне-начале июля с увеличением биомассы фитопланктона концентрация  $\text{NO}_3^-$  понижается и в сентябре-начале октября достигает минимальных значений.

Концентрация фосфора, как и азота, определяется соотношением между его поступлением в водоем и потреблением. Его содержание повышается при снижении фотосинтеза или при поступлении в водоем большого количества таких органических веществ, при разложении которых он образуется. Распределение минерального фосфора в воде Авачинской губы повторяет картину распределения нитратного азота. Его максимальные концентрации наблюдаются в приустьевых районах, особенно в период весенне-летнего половодья, минимальные – у входных мысов (Н. Клочкова, Березовская, 2001). В летнюю межень концентрация фосфора падает. Осенью, когда фотосинтез ослабевает, его содержание вновь возрастает.

В последние десятилетия на гидрохимический режим Авачинской губы сильное влияние оказывает антропогенное загрязнение нефтепродуктами, фенолами, детергентами и тяжелыми металлами. Нефть и нефтепродукты попадают в губу с льяльными водами судов, стоящих на рейде и у причалов, с ливневыми и сточными хозяйственно-бытовыми и промышленными стоками, разливами нефтепродуктов (Н. Клочкова, Березовская, 2001). В настоящее время наибольшее загрязнение нефтепродуктами наблюдается у северо-восточного

берега. По остальной акватории губы нефтепродукты распределяются относительно равномерно под воздействием приливно-отливных течений и ветра.

Предельно допустимая концентрация (ПДК) нефтепродуктов, установленная для водоемов рыбохозяйственного водопользования первой категории, к которым отнесена Авачинская губа, составляет 0,05 мг/л. С конца 1970-х до начала 1990-х г. концентрация нефтепродуктов в воде оставалась относительно постоянной. Максимальные значения на поверхности в этот период, без учета залповых выбросов, достигали 4,1 мг/л (82 ПДК), а у дна – 3,6 мг/л (72 ПДК). Средняя концентрация нефтепродуктов во всей толще воды за этот период составляла 0,52 мг/л (чуть более 10 ПДК) и изменялась от 0,4 до 0,7 мг/л, что соответствует 8-14 ПДК. При такой концентрации в Авачинской губе постоянно содержалось около 2000 тонн нефтепродуктов (Н. Клочкова, Березовская, 2001). С конца 1990-х г. количество нефтепродуктов здесь снизилось, но продолжает оставаться достаточно высоким и относительно стабильным по всей акватории и особенно сильным в местах бункеровок флота и перевалки нефтепродуктов (Каспирович, 2011).

Фенолы попадают в губу с выбросами загрязненных вод, стоком рек и появляются при разложении нефтепродуктов и других органических соединений. Разлагаются они довольно медленно. С середины 1970-х до начала 1990-х г. их концентрация в воде Авачинской губы колебалась в широких пределах. Максимальные значения на поверхности в этот период достигали 0,127 мг/л (127 ПДК), а у дна – 0,135 мг/л (135 ПДК), средние во всей толще воды достигали 0,015 мг/л (15 ПДК). С 1995 г. концентрация фенолов, как и нефтепродуктов, в водах губы уменьшилась (Н. Клочкова, Березовская, 2001). В настоящее время наибольшее загрязнение фенолами наблюдается в прибрежной полосе у северо-восточного берега, в местах поступления городских промышленных и хозяйственно-бытовых сточных вод. Вертикальное распределение фенолов в губе не обнаруживает отчетливой закономерности, поскольку средние значения их содержания в поверхностном слое и у дна различаются незначительно. Сезонная зависимость в их распределении по акватории губы в явном виде также

отсутствует, и вместе с тем их максимальные концентрации чаще наблюдаются весной и летом, а минимальные – осенью (Березовская, 1999).

Фенолы, будучи антиоксидантами, препятствуют процессам окисления и тем самым подавляют клеточное дыхание и фотосинтез водорослей. Замедление дыхания вызывает у растений снижение обмена веществ, препятствует передвижению ассимилянтов, экскреции, делению клеток и т.д. Доходя до определенного уровня, оно определяет состояние, близкое к анабиозу. Кроме того, фенолы ингибируют ферментативную активность клеток, направленную на утилизацию низкомолекулярных соединений, препятствуют расщеплению в них сорбированных поллютантов и т.д. (Гапочка, 1981).

Загрязненность Авачинской губы синтетически поверхностно-активными веществами (СПАВ) по сравнению с другими поллютантами относительно невелика. С середины 1970-х г. и до настоящего времени концентрация СПАВ колебалась от 0,0 до 0,91 мг/л. В среднем по всей толще воды она составляла 0,13 мг/л. Это ненамного превышает ПДК, которая для данных веществ составляет 0,1 мг/л. Наиболее загрязнен детергентами участок берега, находящийся между бух. Сероглазка и м. Сигнальный (Березовская, 1999).

У водных растений СПАВ, вызывают в первую очередь нарушение целостности клеточных мембран, и процессы адаптации к этому виду загрязнителя заключаются в их ускоренном восстановлении. Это обеспечивается перестройками клеточного метаболизма и повышенным расходом запасных веществ (Гапочка, 1981). Гибель растений от токсического действия СПАВ наблюдается в случае их залповых выбросов и массивного воздействия, при котором их клетки не успевают синтезировать нужное количество запасных веществ, в первую очередь липидов, идущих на восстановление поврежденных участков мембран.

Тяжелые металлы в природных морских водах присутствуют в очень небольших концентрациях (менее 1 мг/кг) и находятся в самых разных формах: ионно-молекулярной, коллоидной, в виде минеральных взвесей и соединений с органическими веществами. В морскую среду они проникают разными путями: с

атмосферными осадками, сточными водами промышленных и сельскохозяйственных предприятий, коммунального хозяйства и др. (Н. Клочкова, Березовская, 2001).

Ртуть поступает в акваторию Авачинской губы с атмосферными осадками, содержащими продукты сгорания ископаемого топлива, со стоком рек Авача и Паратунка, содержащим ртутьсодержащие пестициды и гербициды и другими путями. Источники поступления свинца в воды Авачинской губы более многочисленны, поскольку он широко используется в промышленном производстве и как присадка. Оксиды свинца входят в состав топлива автомобильного транспорта, количество которого в г. Петропавловск-Камчатский с каждым годом возрастает. Медь и хром поступают в губу в основном с атмосферными выбросами предприятий, промышленными и коммунальными сточными водами. Другие тяжелые металлы поступают от промышленных предприятий, с грунтовыми водами, стоком рек Авача и Паратунка. Основным источником кадмиевого загрязнения губы считаются стоки гальванических производств (Н. Клочкова, Березовская, 2001).

Постепенное нарастание металлического загрязнения Авачинской губы привело к тому, что к началу 1990-х г. доля чистых, относительно чистых и слабо загрязненных грунтов на дне этого водоема составляла только около 70% территории губы. Остальные 30% были умеренно, повышено и высоко загрязненными. У верхней границы шельфа, на литорали и в верхней сублиторали доля загрязненных грунтов достигла почти 100% (Копылов, Павлова, 1998). Анализ размещения источников загрязнения и содержания в воде и грунтах тяжелых металлов показывает, что наибольшему антропогенному воздействию подвержены мелководья восточного и юго-восточного побережий Авачинской губы. Самыми грязными ее участками являются территория СРМЗ (судоремонтный завод), бух. Раковая, бух. Сероглазка. Из-за высокой концентрации тяжелых металлов там регистрировали наибольшее снижение уровня морского биоразнообразия (Н. Клочкова, Березовская, 2001).



### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Сбор и культивирование макроводорослей.** Материалом для настоящей работы послужили зеленые водоросли, собранные автором диссертации в разных районах Авачинской губы и Авачинского залива в период с 2009 по 2016 г. (рисунок 1). Для изучения закономерностей сезонной смены видового состава и структуры альгосообществ, формируемых эфемерными зелеными водорослями, и сроков их вегетации, автор проводила регулярные наблюдения и сбор проб водорослей на 8-и участках берега, расположенных у сопки Никольской (2 участка) и в районе между производственной зоной ООО «Акрос» и судоремонтным заводом (6 участков) с апреля 2009 г. по сентябрь 2011 г. Пробы собирали во все месяцы года, кроме февраля, марта и начала апреля, поскольку в это время в Авачинском заливе закрыта навигация маломерного флота, а в прибрежье развиты мощный ледовый припай и высокий снежный покров. Пробы собирали во время сизигийных отливов в верхнем, среднем и нижнем горизонтах литорали, которые, как известно, имеют разный режим увлажнения и инсоляции и в верхней сублиторали до глубин 2-4 м. Участки побережья посещали каждые 2-3 недели. В ходе полевых исследований определяли температуру воды и воздуха.

Для получения сопоставимых данных сбор материала во всех районах исследования проводили в течение двух, редко в связи с неблагоприятными погодными условиями трех дней. Описание распределения водорослей в местах сбора материала сопровождали фотосъемкой. При этом в каждом из мест сбора водорослей фотографировали одни и те же участки дна. Обычно это были крупные приметные камни, не изменяющие своего местоположения под действием сильного волнения. Осенью из-за подъема ноля глубины к верхнему урезу воды и уменьшения амплитуды приливов участки дна, расположенные в нижнем горизонте, были всегда покрыты водой.

Собранные для лабораторных исследований водоросли упаковывали в полиэтиленовые мешки или небольшие пластмассовые емкости с морской водой, снабжали этикеткой и доставляли в лабораторию. Там одну часть пробы

гербаризировали, другую фиксировали в растворе формалина в морской воде (2,7%) для последующего изучения, третью использовали для изготовления водоглицериновых или желатиноглицериновых препаратов. В течение всего периода камеральной обработки проб собранные водоросли хранили в холодильнике при температуре 4°C или же их подвергали медленной заморозке при температуре от -10 до -18°C и затем хранили в морозильной камере.



Рисунок 1. Карта-схема исследуемых районов. 1 – районы отбора проб для изучения влияния загрязняющих веществ на продукционные процессы и пигментный состав у зеленых водорослей с разной морфологической организацией; 2 – районы регулярного отбора проб и периодических многолетних наблюдений за сезонными изменениями альгоценозов (Авачинская губа); 3 – районы отбора проб для изучения концентраций загрязняющих веществ в слоевищах зеленых водорослей (Авачинская губа)

Препараты для изучения внутреннего строения пластинчатых и трубчатых водорослей изготавливали лезвием безопасной бритвы и изучали под микроскопами Olympus SZ7 и Olympus BX50 (Токуо, Japan). Микрофотографии и измерение клеток выполняли с помощью фотонасадки Infinity-2 и компьютерной

программы Infinity analyze. Последующее изучение отснятого материала позволяло судить о физиологической активности продуктов размножения зеленых водорослей – спор и гамет.

**Оценка экологического состояния Авачинской губы.** В октябре-ноябре 2009 г. автор приняла участие в работе, направленной на оценку экологического состояния расположенных вдоль берегов Авачинской губы мест бункеровок флора, разгрузки нефтеналивных судов и перекачки на берег нефтепродуктов. Температура воды в это время не превышала 1°C. В ходе этих исследований нам удалось собрать зеленые водоросли из 9-и районов побережья. В ходе этих исследований у разных видов водорослей-макрофитов, в том числе у зеленых, определяли содержание тяжелых металлов, нефтепродуктов и фенолов. В каждой собранной в районе исследования пробе зеленых водорослей определяли видовой состав, количественные соотношения видов, их морфометрические характеристики. Об ухудшении их физиологического состояния судили по изменению общих размеров растений, размеров и формы клеток и клеточных структур и их аномалиям. О вялом или стрессовом состоянии растений свидетельствовало чрезмерное развитие на них эпифитов. Анализы по определению загрязнения воды и зеленых водорослей тяжелыми металлами, нефтепродуктами и фенолами были проведены в геохимической лаборатории АО «Камчатгеология» с использованием оборудования и методов, указанных в таблице 1.

**Выбор видов-индикаторов антропогенного загрязнения.** Для определения физиологического состояния видов, испытывающих антропогенное загрязнение, изучали их морфологию, анатомию и в ряде случаев пигменты. В качестве контрольной группы служили пробы водорослей из чистых мест (о-ва Старичков и Крашенинникова, Авачинский залив). Описание определения общего пигментного состава (хлорофилла) приводится в нашей работе (Очеретяна и др., 2014) и далее в работе не осуждается.

**Оценка совокупного влияния на водоросли факторов среды.** Для оценки совокупного влияния на водоросли разных факторов среды анализировали представленные в интернете для г. Петропавловск-Камчатский ежедневные

данные по температуре воздуха, облачности, количеству осадков, высоте приливов и отливов. Для анализа их изменений в течение месяца, года или в одном месяце разных лет наблюдений значения всех этих показателей использовали для построения единого графика. Один из них, за май 2011 г., показан в качестве примера на рисунке 2.

Таблица 1

## Методы химического анализа проб водорослей и морской воды

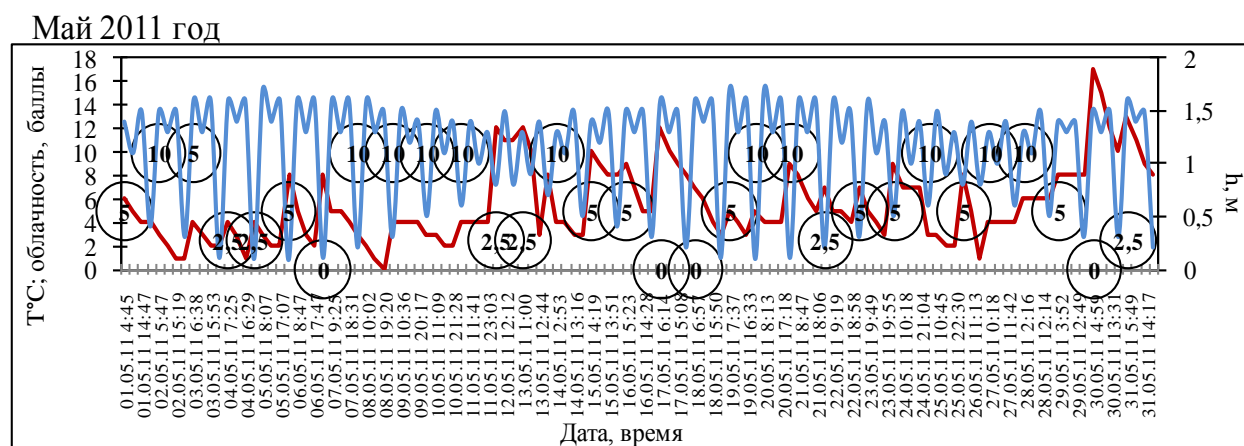
Определяемый компонент, мг/л	Методы химического анализа проб (нормативно-техническая документация; средство измерений/прибор, метод)			
	Морская вода		Гидробионты и грунты	
Cu (медь)	ПНДФ 14.1:2:4.140-98	AAC Analyst-800	НСАМ 450-С	ICP Optima 2000DV
Zn (цинк)	ГОСТ Р 51309-99	ICP Optima 2000DV		
Pb (свинец)	ПНДФ 14.1:2:4.140-98	AAC Analyst-800		
Ni (никель)	ГОСТ Р 51309-99	ICP Optima 2000DV		
Cd (кадмий)	ПНДФ 14.1:2:4.140-98	AAC Analyst-800		
Нефтепродукты	ГОСТ Р 51797-2001	ИК спектрометр КН-2	ГОСТ Р 51797-2001	Весы ВЛР-200
Летучие фенолы	НСАМ452ХГ	Хроматограф Кристалл 2000М	Газовая хроматография после экстракции этилацетатом	Хроматограф Кристалл 2000М

Сравнительное изучение помесечных изменений условий обитания водорослей, их ценотической роли и присутствия или отсутствия в районах побережья, где они встречались в другие сезоны года, позволило выявить условия, способствующие их активной вегетации и вызывающие у них состояние, близкое к анабиозу или стимулирующее переход в другую фазу развития.

**Биология развития видов и их адаптация к абиотическому стрессу.** Для изучения особенностей развития и размножения зеленых водорослей проводили лабораторные эксперименты, в ходе которых резко меняли те или иные условия их содержания и наблюдали ответные реакции. Для этого использовали нитчатые

водоросли из родов *Acrosiphonia*, *Rosenvingiella*, *Ulothrix* и *Urospora*, пластинчатые из родов *Prasiola*, *Ulva*, *Ulvaria* и трубчатые, относящиеся к роду *Blidingia*. В работе подробно описаны результаты экспериментов с представителями родов *Blidingia*, *Prasiola*, *Rosenvingiella* и *Ulva*. В остальных случаях полученные результаты были использованы для описания биологии развития видов, их адаптации к изменяющимся условиям обитания и характеристики их термотипии (глава 4).

Наблюдения за развитием зеленых водорослей в лабораторных условиях позволили установить диапазон температур, стимулирующих раннее развитие спор и гамет у массовых видов пластинчатых и смену фаз развития у некоторых нитчатых видов. Полученные результаты обсуждаются в главах 4 и 6.



Примечание – Температура воздуха — ; отливы-приливы — ; облачность в баллах: 0 – погода ясная и солнечная, 2,5 – переменная облачность, без осадков, 5 – переменная облачность, 7,5 – в большей степени облачно, 10 – пасмурная погода без прояснений

Рисунок 2 – Изменения метеоусловий и приливно-отливных колебаний

Изучение влияния абиотического стресса на представителей родов *Prasiola* и *Rosenvingiella* проводили следующим образом. Материал для изучения был собран 7 августа 2011 г. на скалистой супралиторали о. Старичков (Авачинский залив) и в бух. Сероглазка (Авачинская губа). Для отделения растений от пористого скального грунта использовали специальный скребок. Собранные растения поместили в пластиковые пакеты объемом 1 л и по возвращении в лабораторию положили в морозильную камеру при температуре  $-10^{\circ}\text{C}$ . Предварительно образцы были подсушены фильтровальной бумагой. В таком виде они пролежали в

морозильной камере до 6 октября 2011 г., т.е. 60 дней. Затем взятые из камеры образцы одну неделю содержали при комнатной температуре. После этого для повторного стресса образцы вновь поместили в морозильную камеру при температуре  $-18^{\circ}\text{C}$  на две недели. Затем они были подвергнуты оттаиванию и высушиванию в силикагеле. Высушенные образцы завернули в бумажную салфетку и поместили в плотно закупоренную пробирку объемом 50 мл, наполненную силикагелем на 50% объема; один раз в год силикагель заменяли на новый. В сухом виде образцы хранили в холодильнике при температуре  $4^{\circ}\text{C}$  в течение четырех лет (до ноября 2015 г.). Таким образом, в течение 4-х лет образцы подвергли следующему непрерывному абиотическому стрессу: 1) медленная заморозка при температуре  $-10^{\circ}\text{C}$ , полное отсутствие света (60 дней) → 2) оттаивание и выдерживание при комнатной температуре (7 дней) → 3) медленная заморозка при температуре  $-18^{\circ}\text{C}$ , полное отсутствие света (14 дней) → 4) оттаивание и выдерживание при комнатной температуре (1 день) → 5) высушивание в силикагеле, хранение при температуре  $4^{\circ}\text{C}$ , полное отсутствие света (4 года). Через разные промежутки времени (1, 2, 3, 4, 5, 6, 12 месяцев, 2, 3, 4 года) небольшое количество сухих растений переносили пинцетом в стерильную морскую среду для культивирования – IMR medium, составленную по методике, описанной в работе (Т. Klochkova et al., 2006). Чашки Петри с образцами переносили в инкубационный шкаф емкостью  $2\text{ м}^3$ , поддерживающий постоянную температуру ( $15^{\circ}\text{C}$ ) и освещение ( $30\text{ }\mu\text{моль фотон}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ , 12 ч света : 12 ч темноты). Контроль за состоянием культивируемого материала проводили ежедневно. Для определения живых клеток в высушенных в течение 3-4-х лет талломах зеленых водорослей использовали флуорохромный краситель флуоресцентный диацетат (fluorescein diacetate, Sigma), который позволяет отличать живые клетки от мертвых и определять целостность плазматической мембраны (Oparka, Read, 1994). Эти исследования позволили определить особенности жизненного цикла этих видов и помогли выявить причины, объясняющие их эпизодическое появление в Авачинской губе.

Изучение влияния абиотического стресса на *Blidingia minima* проводили следующим образом. Пробы водорослей были собраны в июне 2011 г. в загрязненной бух. Сероглазка и в чистых водах у о. Старичков. После медленной заморозки собранных образцов и их длительного хранения с 2011 г. по 2013 г. в морозильной камере при температуре от  $-14^{\circ}\text{C}$  до  $-18^{\circ}\text{C}$  материал был перенесен в холодильную камеру с температурой  $7^{\circ}\text{C}$  и выдерживался там в полной темноте в течение 2-х недель. Образцы просматривали каждые 3-4 дня с помощью микроскопа Olympus BX50, при этом мертвые клетки опознавались по отсутствию пигмента в разрушенных хлоропластах и разрушенной клеточной оболочке. К концу второй недели содержания растений в холодильнике такие клетки составляли не более 20% от общего количества клеток. Затем под биноклем Olympus SZ7 отбирали растения, большинство клеток которых оставались живыми, промывали мягкой кисточкой в стерильной морской воде и помещали в эпиндорфики в питательную морскую среду (IMR medium). Общее количество отобранных образцов достигало 90, при этом водоросли из каждого места сбора раскладывали в 23 эпиндорфика. Далее исследуемый материал был разделен на две группы образцов, каждая из которых была помещена в разные условия содержания. Первую группу растений поместили в инкубационный шкаф при температуре  $12,4^{\circ}\text{C}$  с постоянным освещением холодным люминесцентным светом 4000 К и влажностью 20%. Вторую группу растений поместили при температуре от  $14^{\circ}\text{C}$  до  $18^{\circ}\text{C}$ , естественном освещении и влажности воздуха 20%, при этом длина светового дня составляла 15 ч. В течение месяца один раз в неделю в эпиндорфиках меняли морскую питательную среду (IMR medium).

Изучение влияния абиотического стресса на *Ulva fenestrata* проводили следующим образом. Водоросли для экспериментов собрали в бух. Сероглазка и Большая Лагерная, у м. Маячный и о. Старичков. Максимальная температура воздуха в это время составляла  $24^{\circ}\text{C}$ , температура воды в литоральных ваннах в период сбора материала достигала  $20^{\circ}\text{C}$ . Собранные растения очищали от эпифитов и промывали в стерильной морской воде, помещали в небольшие пластиковые контейнеры с профильтрованной морской водой и содержали при

температуре не более 20°C и длине светового дня 12 ч. Лабораторные культуры поддерживали в течение 2-3 месяцев.

Для проведения экспериментов от края материнских пластин были отсечены маленькие кусочки и помещены в отдельные емкости со стерильной морской питательной средой (IMR medium). Подготовленный таким образом материал был разделен на четыре группы. Первую содержали при аномально высокой температуре от 32°C до 38°C и дневном освещении; вторую – при 23°C и избыточном освещении; третью – при температуре 8-10°C и полной темноте; четвертую – при температуре 18-20°C и дневном освещении. Питательные вещества (витамины и микроэлементы) добавляли один раз в две недели. Физиологическое состояние водорослей просматривали под микроскопом Olympus BX50.

**Определение степени оригинальности флоры.** Для определения степени оригинальности флористического комплекса, участвующего в формировании «зеленых приливов» в Авачинской губе, нами было изучено географическое распространение родов, представленных во флоре Авачинского залива. Для того чтобы определить место камчатской флоры зеленых водорослей во флоре Мирового океана и выявить районы, с которыми она демонстрирует максимальное сходство видов, был проведен сравнительный фитогеографический анализ флоры Chlorophyta Авачинской губы. Для определения ареалов водорослей использовали международную альгологическую базу Algaebase (Guiry, Guiry, 2017). Сведения, полученные в ходе анализа представленной в ней информации, использовали для составления таблиц, дающих представление об объеме родов, участвующих в формировании флоры Авачинской губы, распространении в Мировом океане входящих в них видов, центрах их основного видового разнообразия. Многие роды зеленых макроводорослей включают пресноводные виды. Мы в своей работе анализировали распространение только морских видов.



#### ГЛАВА 4. АЛЬГОФЛОРА ВОДОРΟΣЛЕЙ-МАКРОФИТОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В ФОРМИРОВАНИИ «ЗЕЛЕННЫХ ПРИЛИВОВ» В АВАЧИНСКОЙ ГУБЕ

В главе 4 дается обзор видов водорослей, участвующих в формировании «зеленых приливов» в Авачинской губе, составленный по результатам собственных исследований. Всего нами в альгофлоре этого района было встречено более 40 видов зеленых водорослей. Ниже мы приводим описания 27 из них. Описания других исключительно редких для изученного района видов, таких как *Ulva procera*, *Monostroma crassidermum*, представителей родов *Rhizoclonium*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, а также микроскопических эпи- и эндофитов не приводятся, поскольку их роль в формировании «зеленых приливов» ничтожна. Исключением является редкий вид *Percursaria percursa*, поскольку он был обнаружен нами для флоры района впервые. Некоторые представители улотриковых и прازیоловых водорослей имеют гетероморфные циклы развития, в которых разные генерации представлены растениями с очень отличающейся морфологией. Микроскопические стадии развития улотриковых, известные под названиями *Codiolum* и *Chlorochytrium*, описываются в числе 27 видов как самостоятельные, поскольку биология их развития значительно отличается от таковой у представителей их многоклеточных поколений.

К настоящему времени известно, что альгофлору «зеленых приливов» Авачинской губы формируют представители 3 порядков, 7 семейств и 15 родов (Зинова, 1933; Виноградова, 1974, 1979; Н. Ключкова, Березовская, 1997; Овсянникова, 2006; Хайнасова, 2006; Очеретяна, Н. Ключкова, 2010; Очеретяна, Куплинова, 2010а,б). Однако ни одна из указанных работ не дает представления о морфолого-анатомических особенностях растений, произрастающих в условиях сильного комплексного загрязнения.

Сведения о характеристике обсуждаемых родов анализируются в разделе 4.2 настоящей главы. Информация по распространению их представителей представлена в виде таблиц и приложений, включающих сведения об их типовых

местообитаниях и широтном распространении.

Приведенные ниже описания видов включают их анатомо-морфологическую характеристику, составленную основываясь на анализе литературных источников и дополненную с учетом собственных данных автора диссертации, данные по их экологии, аномалиям развития в условиях загрязнения и распространению. Наряду с указанием их распространения в Мировом океане приводятся сведения по их встречаемости в прикамчатских водах. Из работ, содержащих упоминания о встречаемости видов у восточной Камчатки, цитируются лишь те, в которых описываемый вид в указываемом районе побережья был отмечен впервые. Таких районов у камчатского побережья четыре: побережье от мыса Лопатка до Кроноцкого залива (район I), Камчатский и Озерной заливы (район II), Корфо-Карагинский и Олюторский заливы, до мыса Говена (район III), Командорские острова (район IV) (рисунок 3).

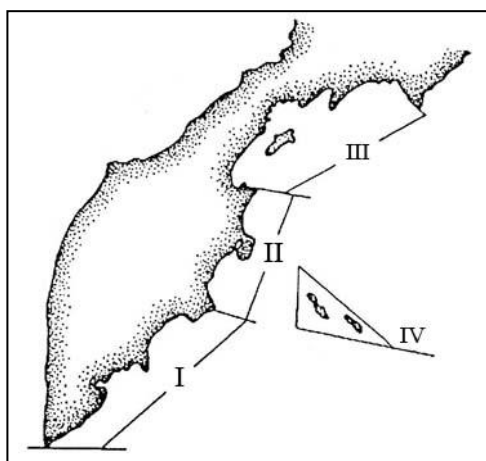


Рисунок 3 – Карта-схема границ четырех районов побережья восточной Камчатки, во флорах которых указывались обсуждаемые ниже виды (по Н. Клочкова, Березовская, 1997)

#### **4.1. Морфология, экология и особенности развития в условиях антропогенного загрязнения у изученных видов водорослей из «зеленых приливов»**

Порядок Prasiolales

Семейство Prasiolaceae Blackman et Tansley

**Род *Prasiola* (C. Agardh) Meneghini**

Слоевище имеет вид моностроматических пластинок, обычно расширенных сверху и суженных у основания, от 0.5 до 3 см высоты. Вегетативные клетки от

квадратной до прямоугольной формы, собраны в группы. Бесполое размножение спорами, половой процесс оогамный. Фертилизация пластин начинается с краевых клеток, которые подвергаются последовательному делению и дают начало многослойности слоевища. Фертильные клетки образуют только по одной гамете. Род включает пресноводные, почвенные и морские виды (Guiry, Guiry, 2017).

Типовым видом рода является *P. crispa* (таблица 2). Согласно данным Algaebase (Guiry, Guiry, 2017), разными исследователями для него был описан 61 вид, однако валидными среди них признаны 34, при этом в морских акваториях встречается только 22 вида (65% от общего родового состава). Анализ приведенных в таблице 2 данных показывает, что представители рода *Prasiola* распространены в обоих полушариях, и что в целом для рода характерно наличие большого числа эндемиков, которые составляют 45% от общего числа валидных морских видов. Необходимо отметить, что почти все эндемики, кроме *P. johanseni* (Collins, 1927), встречающегося у побережья Арктической Канады, предпочитают южное полушарие и приурочены к двум районам. Первый охватывает Австралию и Новую Зеландию. Ко второму району концентрации эндемиков рода *Prasiola* относятся антарктические и субантарктические острова. Здесь сосредоточены холодолюбивые виды, такие как *P. cristata* (J. Agardh, 1883) и *P. filiformis* (Reinsch, 1890). Виды *P. crispa* (Lightfoot, 1777; Kützing, 1843) и *P. stipitata* (Jessen, 1848) имеют широкие ареалы и их можно встретить как в северном, так и в южном полушариях.

В северном полушарии сосредоточены, в основном, узкоареальные виды *Prasiola*, которые составляют 41% от общего видового состава этого рода. Среди них можно выделить *P. delicata*, *P. meridionalis* и *P. nevadensis* (Setchell, Gardner, 1920), *P. velutina* (Lyngbye, 1819), *P. calophylla* (Greville, 1826; Kützing, 1845) и др. Они входят в состав альгофлор восточного сектора Арктики, Европы и Японии. В Камчатской альгофлоре встречаются два широкоареальных биполярных вида.

Видовой состав рода *Prasiola* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Prasiola borealis</i>	Аляска, США	Северная Америка, Азия, Австралия, Новая Зеландия	Rindi et al., 2007; Lindeberg, Lindstrom, 2010; Moniz et al., 2012b	Reed, 1902
<i>Prasiola calophylla</i>	Европа	Европа	Kützing, 1845; Moniz et al., 2012a,b	Greville, 1826
<i>Prasiola crispa</i>	Европа	Европа, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Азия, Австралия, Новая Зеландия, Антарктические и субантарктические острова	Rindi et al., 2007; Kosugi et al., 2010; Heesch et al., 2012; Moniz et al., 2012a,b	Lightfoot, 1777
<i>Prasiola cristata</i>	Субантарктические острова	Антарктика и субантарктика	Papenfuss, 1964	J. Agardh, 1883
<i>Prasiola delicata</i>	Аляска, США	Северная Америка, Азия	Yoshida, 1998; Rindi et al., 2007	Setchell, Gardner, 1920
<i>Prasiola delicatula</i>	Новая Зеландия	Новая Зеландия	Broady et al., 2012; Heesch et al., 2012	Chapman, 1951
<i>Prasiola filiformis</i>	Антарктические и субантарктические острова	Антарктические и субантарктические острова	Papenfuss, 1964	Reinsch, 1890
<i>Prasiola fluviatilis</i>	Швеция	Швеция, Северная Америка	Vinogradova, 1995; Sherwood et al., 2000	Sommerfelt, 1828
<i>Prasiola furfuracea</i>	Германия	Германия, Атлантические острова, Северная Америка	Kützing, 1843; Brodie et al., 2007	Mertens ex Hornemann, 1813
<i>Prasiola glacialis</i>	Антарктика	Антарктические и субантарктические острова	Moniz et al., 2012a	Moniz et al., 2012a
<i>Prasiola johanseni</i>	Арктика (Канада)	Арктика (Канада)	Lee, 1980	Collins, 1927

Таблица 2 – продолжение.

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Prasiola linearis</i>	Северная Америка	Северная Америка	Sherwood et al., 2000; Rindi et al., 2007	Jaо, 1937
<i>Prasiola meridionalis</i>	Северная Америка	Атлантические острова, Северная Америка	Rindi et al., 2007; Pedersen, 2011; Miller, 2012	Setchell, Gardner, 1920
<i>Prasiola mauritiana</i>	Африка (Мауритиус)	Африка	Silva et al., 1996	Børgesen, 1946
<i>Prasiola meridionalis</i>	Северная Америка	Атлантические острова, Северная Америка	Rindi et al., 2007; Lindeberg, Lindstrom, 2010; Pedersen, 2011; Miller, 2012	Setchell, Gardner, 1920
<i>Prasiola mexicana</i>	Центральная Америка	Северная и центральная Америка	Sherwood et al., 2000; Ramírez Rodríguez, Carmona Jiménez, 2005	J. Agardh, 1846
<i>Prasiola minuta</i>	Южная Америка	Южная Америка	Taylor, 1930	Dickie (по Guiry, Guiry, 2017)
<i>Prasiola nevadensis</i>	Северная Америка	Северная Америка	Ramírez Rodríguez, Carmona Jiménez, 2005	Setchell, Gardner, 1920
<i>Prasiola novaezelandiae</i>	Новая Зеландия	Новая Зеландия	Broady et al., 2012; Heesch et al., 2012	Heesch et Nelson in Heesch et al., 2012
<i>Prasiola skottsbergii</i>	Австралия, Новая Зеландия	Австралия, Новая Зеландия	Broady et al., 2012	Hylmö, 1938
<i>Prasiola snareana</i>	Новая Зеландия	Новая Зеландия	Broady et al., 2012; Heesch et al., 2012	Chapman, 1956
<i>Prasiola stipitata</i>	Европа	Европа, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Западная Атлантика, Австралия, Новая Зеландия	Brodie et al., 2007; Moniz et al., 2012a,b	Suhr ex Jessen in Jessen, 1848
<i>Prasiola velutina</i>	Атлантические острова	Атлантические острова, Европа	Lokhorst, Star, 1988	Lyngbye, 1819

### 1. *Prasiola borealis* Reed – Празиола северная (рисунок 4)

*Типовое местообитание.* Аляска, США.

*Ареал.* Встречается в разных широтных зонах, был отмечен у берегов Тасмании (Moniz et al., 2012b), в холодноумеренных водах Тихого океана, особенно в районах со скалистыми берегами, в местах нахождения птичьих базаров (Lindstrom, 1977; Виноградова, 1979; Scagel et al., 1989).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Н. Клочкова и др., 2009), район III (Виноградова, 1973), район IV (Виноградова, 1979).

*Описание.* Небольшие пластинки неправильных очертаний, слизистые, мягкие, свернутые в виде чепчика или капюшона, до 1,2 см высоты и 14-17(40) мкм толщины, прикрепляются едва выраженной ножкой с маленьким базальным диском. В стерильном состоянии пластинчатая часть слоевища состоит из одного слоя клеток, в фертильном – из нескольких, однако многослойность отчетливо проявляется лишь в фертильной зоне. Клетки с поверхности слоевища квадратные или прямоугольные, мелкие, до 8 мкм в поперечнике, собраны в группы по 4-16 и более. Группы клеток разделены между собой широким межклеточным пространством, заполненным слизистым веществом.

*Экологическая характеристика.* Считалось, что данный вид исчез из сообществ фитобентоса, развивающихся вдоль городского побережья Авачинской губы. В январе 2011 г. он был обнаружен в супралиторальной зоне в районе дамбы. Найденные растения представляли собой пластинки 2-3,5 мм в поперечнике, грязно-зеленого цвета, с множеством фертильных клеток. При содержании растений в лабораторных условиях у них началось прорастание автоспор *in vitro* и *in situ*, т.е. на материнском растении, и через несколько дней появились однорядные нити, которые затем становились многорядными.

Часть выпавших автоспор была перенесена в морозильную камеру, однако после двухмесячного содержания там они остались жизнеспособными. Учитывая столь высокую приспособленность *P. borealis* к экстремальным условиям обитания, можно предполагать, что этот вид еще сохраняется в альгофлоре загрязненных районов Авачинской губы. При недостатке азотистых веществ и

нефтяном и металлическом загрязнении он способен долгое время существовать в виде покоящихся спор и появляться в пластинчатой стадии развития только эпизодически.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.

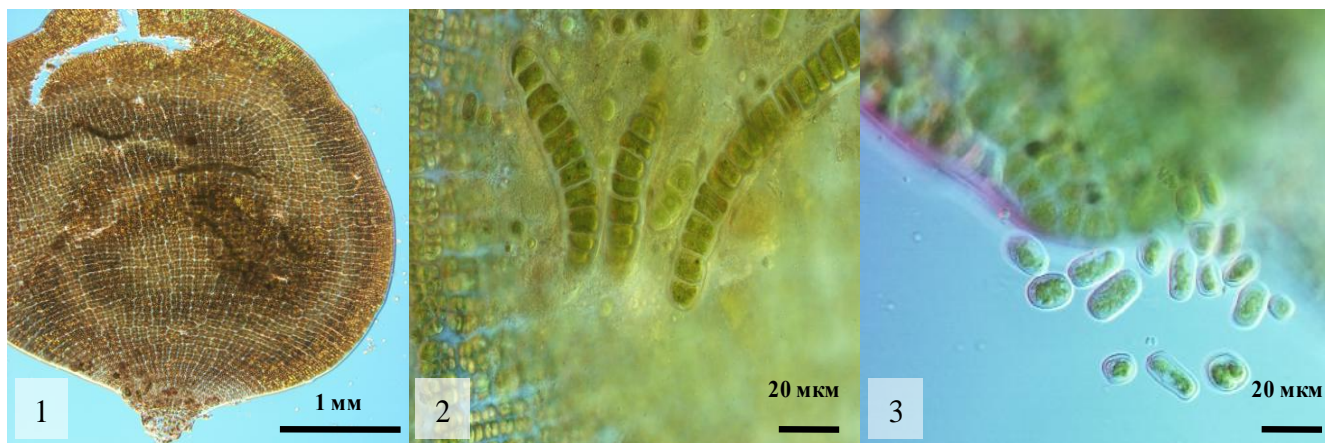


Рисунок 4 – *Prasiola borealis*. 1 – внешний вид слоевища; 2 – прорастание спор *in vitro* в одноклеточные нити; 3 – выход продуктов бесполого размножения – автоспор

## 2. *Prasiola delicata* Setchell et Gardner – Празиола нежная

*Типовое местообитание.* Аляска, США.

*Ареал.* Вид имеет широкое дизъюнктивное распределение, указывался у берегов Аляски, Британской Колумбии, Японии и Австралии (Lindstrom, 1977; Scagel et al., 1989; Yoshida, 1998). Он был отмечен Возжинской (1964) на Сахалине, однако по мнению Виноградовой (1979) примечания, сделанные автором, заставляют усомниться в правильности его определения.

*Распространение у восточной Камчатки.* До наших исследований данный вид никем не указывался. Мы впервые указываем его для флоры Камчатки на основании 100% сходства по гену *rbcL* с его популяцией из Ванкувера (Т. Клочкова и др., 2015, 2017).

*Описание.* В оригинальном описании *P. delicata* приводятся рисунки широких продолговатых или сердцевидных пластинок на стебельке (Setchell, Gardner, 1920), а канадская популяция из Ванкувера состояла из округлых или сердцевидных пластинок (Rindi et al., 2007). Камчатская популяция *P. delicata* была

представлена узкими однослойными лентообразными пластинами с обтрепанной верхушкой длиной до 5–6 мм, прикрепляющимися к субстрату маленькой базальной клеткой.

*Экологическая характеристика.* Обнаружена в небольшом количестве у городского побережья Авачинской губы. Росла в среднем горизонте полуприбойной литорали в трещинах валуна, недалеко от второго кармана дамбы. Также распространена в Авачинском заливе у о. Старичков (Т. Клочкова и др., 2015, 2017). Демонстрирует исключительную способность к выживанию в условиях длительного (до 4-х лет) иссушения почти при 100%-ой потере внутриклеточной жидкости.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.

### **Род *Rosenvingiella* Silva**

Слоевище нитчатое, вначале однорядное, позднее в результате деления клеток в 2-х и 3-х плоскостях становится многорядным и многослойным, с перетяжками по слоевищу в результате неравномерного деления клеток. Растения прикрепленные, нижняя клетка нити ризоидально вытянутая. Размножение фрагментацией, спорами и гаметами. Половое размножение оогамное. Женские гаметы примерно 6 мкм в диаметре, мужские гаметы 2-3 мкм в длину с двумя апикально расположенными жгутиками (Виноградова, 1979). Зрелые растения двудомные.

Род *Rosenvingiella* распространен повсеместно, в обоих полушариях (таблица 3). Наиболее широкоареальными видами рода являются *R. constricta* и *R. polyrhiza*. Оба встречаются на российском Дальнем Востоке. Два эндема, *R. australis* из Новой Зеландии (Heesch et al., 2012) и *R. tasmanica* из Тасмании (Moniz et al., 2012b), скорее всего, являются одним видом, поскольку сходство их нуклеотидных последовательностей по гену *rbcL* достигает 100%, хотя их до сих пор продолжают определять как разные виды (Т. Клочкова и др., 2017).



Видовой состав рода *Rosenvingiella* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Rosenvingiella australis</i>	Новая Зеландия	Австралия, Новая Зеландия	Broady et al., 2012; Heesch et al., 2012	Heesch et Nelson in Heesch et al., 2012
<i>Rosenvingiella constricta</i>	бух. Томалис, Калифорния, США	Европа, Северная Америка, Азия, Австралия, Новая Зеландия	Rindi et al., 2007; Н. Клочкова и др., 2009; Pedersen, 2011; Miller, 2012; Т. Клочкова и др., 2017	Setchell, Gardner, 1920
<i>Rosenvingiella polyrhiza</i>	Гренландия	Гренландия, Арктика, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Австралия, Новая Зеландия	Brodie et al., 2007; Rindi et al., 2007; Boraso, Zaixso, 2011	Rosenvinge, 1893
<i>Rosenvingiella radicans</i>	Европа	Европа, Австралия, Новая Зеландия, Северная Америка	Brodie et al., 2007; Miller, 2012	Rindi et al., 2004
<i>Rosenvingiella simplex</i>	о. Кинг-Джорджа (Южно-Шетландские о-ва)	о. Кинг-Джорджа (Южно-Шетландские о-ва)	-	Виноградова, 1983
<i>Rosenvingiella tasmanica</i>	Тасмания, Австралия	Австралия, Новая Зеландия	Moniz et al., 2012b	Moniz et al., 2012b

### 3. *Rosenvingiella constricta* (Setchell et Gardner) Silva –

Розенвингиелла перетянутая (рисунок 5)

*Типовое местообитание.* бух. Томалис, Калифорния, США.

*Ареал.* Широко распространенный вид. Чаще его регистрировали в холодноумеренных водах Тихого и Атлантического океанов (Scagel et al. 1989, Rindi et al. 2007; Н. Клочкова и др., 2009; Fürhapter, 2012; Т. Клочкова и др., 2017).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Н. Клочкова и др., 2009), район III (Виноградова, 1979).



Рисунок 5 – *Rosenvingiella constricta*. 1 – пучок растений; 2 – увеличенный фрагмент нижней части растения с однорядно нитчатым строением; 3 – увеличенный фрагмент пластины с плотноцилиндрическим строением и характерными перетяжками; 4 – высвобождение пакетов из автоспор из нитей; 5 – пакет из 4-х автоспор на 2-ой день после оседания на субстрат. 6 – развитие проростков из автоспор на 10-ый день

*Описание.* Растения представляют собой нити длиной 1–3 мм с многочисленными (4–7) узкими перетяжками на каждой, однослойные в самой нижней части нити, постепенно расширяются к вершшке и становятся многорядными. В ходе нашего исследования было установлено, что *R. constricta* может иметь уникальную капюшончатую морфологию, не типичную для этого рода и характерную для рода *Prasiola*. Так, на побережье Камчатки мы нашли популяцию *R. constricta*, состоящую из растений двух разных морфотипов, причем в природе морфотип «constricta» превалировал над морфотипом «prasiola»

(98,6% и 1,4%, соответственно). При лабораторном культивировании все автоспоры, появившиеся от капюшончатых растений и многорядных нитей с перетяжками, развивались в одинаковые нитчатые талломы. Данное явление подробно описано в нашей публикации (Т. Ключкова и др., 2015).

*Экологическая характеристика.* Формирует заросли в местах чаячьих базаров, в изобилии встречалась у м. Казак, однако в настоящее время ее плотные заросли там отсутствуют. Была встречена около дамбы, на валунах в супралиторальной зоне и в верхнем этаже скалистой и глыбово-валунной литорали. Хорошо переносит длительное перемерзание. Демонстрирует исключительную способность к выживанию в условиях долговременного (до 3-4-х лет) иссушения почти при 100%-ой потере внутриклеточной жидкости.

*Отношение к загрязнению.* Не выносит сильного металлического и нефтяного загрязнения.

## Порядок Ulothrichales

### Семейство Ulothrichaceae Kützing

#### **Род *Acrosiphonia* J. Agardh**

Кустики 2-15 см высоты, состоящие из однорядных ветвящихся вертикальных нитей 50-250 мкм в диаметре. Ветвление поочередное или супротивное, ветви с тупыми или заостренными кончиками. Рост нитей происходит в основном за счет деления и удлинения апикальных клеток. Половое размножение двухжгутиковыми гаметами, причем гаметангием может стать любая интеркалярная клетка основной и боковых нитей, за исключением ризоидных. Споры четырехжгутиковые, покидают материнскую клетку через боковую пору. Представители рода имеют гетероморфный цикл развития. Диплоидное поколение представлено либо одноклеточным эндофитом, произрастающим внутри красных (Виноградова, 1979), реже бурых водорослей (Климова и др., 2014), либо имеет вид свободноживущего одноклеточного булавовидного растения с вытянутой бесцветной ножкой, прикрепленной к субстрату небольшой подошвой.

Одноклеточная эндофитная стадия развития акросифоновых и улетриксковых

водорослей первоначально была описана в качестве самостоятельного рода *Chlorochytrium* (Cohn, 1872), а свободноживущая булавовидная – рода *Codiolum*. Их принадлежность к *Acrosiphonia* была установлена в ходе лабораторного культивирования, когда было обнаружено, что они представляют собой разные стадии развития в гетероморфных дигенетических циклах развития акросифоний (Jorde, 1933).

Наши исследования, представленные ниже, показали, что *Codiolum*-подобные растения не всегда представляет собой особую гаметофитную форму развития, нередко они появляются как результат неотенического развития в неблагоприятных условиях обитания макроскопических стадий.

Типовым видом рода является *A. orientalis* (таблица 4). В настоящее время этот род включает 12 видов, из них 6 произрастают у азиатского побережья Тихого океана: *A. arcta*, *A. duriuscula*, *A. saxatilis*, *A. sonderi*, *A. heterocladia* и *A. spinescens* (Guiry, Guiry, 2017). Три первых вида встречаются в литоральных сообществах Берингова моря, в том числе у Камчатки и Командорских островов (Lindstrom, 1977; Виноградова, 1979; Н. Ключкова, 1998; Mondragon, Mondragon, 2003). Среди них вид *A. duriuscula* является наиболее распространенным. Анализ географического распространения представителей рода *Acrosiphonia* показал, что 69% его видов – узкоареальные, а эндеми составляют почти 8% от общего числа видов (таблица 4).

#### **4. *Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) J. Agardh – Акросифония прилегающая (рисунок 6)**

*Типовое местообитание.* Ирландия.

*Ареал.* Тихий, Атлантический и Северный Ледовитый океаны (таблица 4). В водах южного полушария встречается крайне редко. Указывалась у азиатского побережья (Lee, 1980; Lindeberg, Lindstrom, 2010; Wynne, 2011; Garbary, Tarakhovskaya, 2013; Augyte, Shaughnessy, 2014).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Н. Ключкова, 1977), район II (Н. Ключкова, Березовская, 1997), район III (Виноградова, 1978), район IV (Kjellman, 1889).

Видовой состав рода *Acrosiphonia* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Acrosiphonia arcta</i>	Ирландия	Ирландия, Арктика, Тихоокеанские острова, Атлантические острова, Западная Атлантика, юго-западная Азия, Азия	Gain, 1912; Mondragon, Mondragon, 2003; Hop et al., 2012	Dillwyn, 1809
<i>Acrosiphonia coalita</i>	Северная Америка	Северная Америка	Lindeberg, Lindstrom, 2010; Miller, 2012	Scagel et al., 1986
<i>Acrosiphonia duriuscula</i>	Охотское море, Россия	Северная Америка, Азия	Yoshida, 1998; Kozhenkova, 2009; Н. Клочкова и др., 2009; Lindeberg, Lindstrom, 2010	Ruprecht, 1850
<i>Acrosiphonia effusa</i>	Европа	Европа	Kylin, 1907	Kjellman, 1893
<i>Acrosiphonia flagellata</i>	Европа	Арктика (Шпицберген)	Vinogradova, 1995; Hop et al., 2012	Kjellman, 1893
<i>Acrosiphonia grandis</i>	Европа (Финляндия, Норвегия)	Атлантические острова	Munda, 1979	Kjellmann, 1893
<i>Acrosiphonia hemisphaerica</i>	Европа	Атлантические острова	-	Kjellman, 1893
<i>Acrosiphonia incurva</i>	Европа	Европа, Атлантические острова, Арктика	Lund, 1959; Vinogradova, 1995; Hop et al., 2012	Kjellman, 1893
<i>Acrosiphonia orientalis</i>	Индия	Юго-западная Азия	Silva et al., 1996; Sahoo et al., 2001	J. Agardh, 1846
<i>Acrosiphonia saxatilis</i>	Охотское море, Россия	Северная Америка, Азия, Юго-западная Азия	Виноградова, 1979; Silva et al., 1996; Miller, 2012	Ruprecht, 1850
<i>Acrosiphonia sonderi</i>	Германия	Германия, Арктика, Атлантические острова, Азия (Россия)	Hop et al., 2012; Pedersen, 2011; Перестенко, 1980	Kützing, 1845
<i>Acrosiphonia spinescens</i>	Европа	Северная и Южная Америка, Антарктические и субантарктические острова, Европа, Атлантические острова, Азия	Kjellman, 1893; Lee, Kang 2001; Mathieson et al., 2001; Loiseaux-de Goër, Noailles, 2008	Kützing, 1845

*Описание.* Кустики *A. arcta* светло-зеленого цвета, мягкие на ощупь, обильно разветвленные, до 4 см высоты, состоящие из однорядных нитей. Верхушки ветвей часто плетевидные. Прикрепляются к субстрату переплетенными ризоидальными нитями, в результате формируется дерновина. Клетки в нитях одноядерные, коротко-цилиндрические, с тонкими оболочками. Хлоропласт пластинчатый, занимает всю клетку.

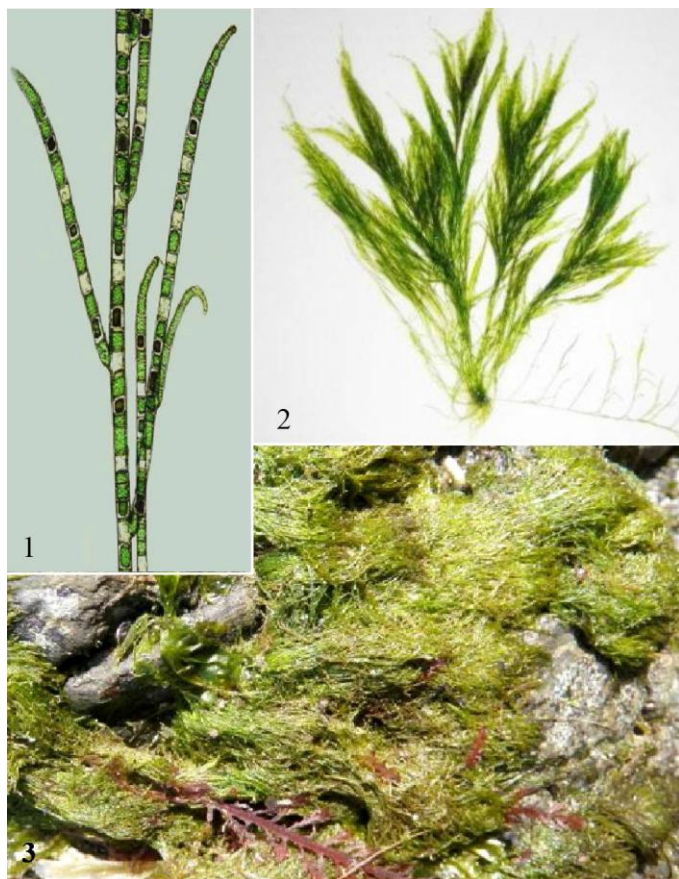


Рисунок 5 – *Acrosiphonia arcta*. 1 – микрофотография разветвленных нитей с заостренными и изогнутыми кончиками; 2 – внешний вид отдельного кустика 4 см высоты; 3 – плотные литоральные заросли вида на камнях во время отлива

#### *Экологическая характеристика.*

В период проведения исследований представители данного вида были встречены в средней и нижней литорали в бух. Большая и Малая Лагерные и у мористого побережья сопки Никольская. Произрастает в полузащищенных и открытых участках побережья.

Данный вид хорошо переносит незначительные кратковременные колебания солености и, судя по нашим наблюдениям, избегает районов с высоким загрязнением. Во всех местах сбора встречается редко.

*Сезонное развитие вида.* Имеет короткий период вегетации. В отдельные годы появляется в апреле при высокой влажности воздуха, но обычно в мае при температуре воздуха 0,6-4,7 °С. К концу мая, как правило, исчезает, или становится крайне редким и замещается другими видами.

*Аномалии развития и уродства.* К концу вегетации слоевища обильно покрываются эпифитами, в основном колониальными диатомовыми водорослями.

Из-за их чрезмерного развития и связанного с этим недостатка светового довольствия, а также из-за воздействия экзометаболитов диатомовых, хлоропласты в клетках *A. arcta* разрушаются.

*Отношение к загрязнению.* Мезасапробный вид.

### **5. *Acrosiphonia duriuscula* (Ruprecht) Yendo –**

Акросифония жестковатая (рисунок 6)

*Типовое местообитание.* Охотское море, Россия.

*Ареал.* Холодные и умеренные воды в северном полушарии: Тихий океан (Okamura 1936; Yoshida, 1998).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Зинова, 1954б, как *Spongomorpha duriuscula*), район II (Клочкова, 1976, как *Acrosiphonia sonderi*), район III (Н. Клочкова, Березовская, 1997), район IV (Зинова, 1940, как *Spongomorpha spinescens*).

*Описание.* Кустики нитчатые, жесткие, темно-зеленого цвета, обильно разветвленные, до 10 см высоты. Нити однорядные, ветвятся поочередно или односторонне. В нижней части кустики густо сплетены ризоидальными нитями и адвентивными ветвями, вследствие чего в их основании образуется плотный комок 0,3-0,5 см в поперечнике. После разрушения основной части кустика он может сохраняться в расщелинах камней. Боковые ветви прямые, формируются в результате выпячивания боковой стенки клетки, отходят от материнских ветвей под острым углом. Ширина основной ветви в среднем 86 мкм, боковой – 64 мкм. Клетки крупные, длинноцилиндрические, покрытые очень толстыми оболочками.

*Экологическая характеристика.* В Авачинской губе встречается повсеместно от бух. Большая Лагерная до бух. Моховая в среднем и нижнем горизонтах литорали, до ноля глубины, предпочитает каменные грунты и условия среднего волнения. Очень плохо переносит опреснение и сильное металлическое и нефтяное загрязнение. Под их воздействием растения становятся темно-коричневыми, почти черными, пластинчатые хлоропласты в их клетках деформируются, скручиваются и уплотняются. Такие клетки не формируют продуктов размножения.

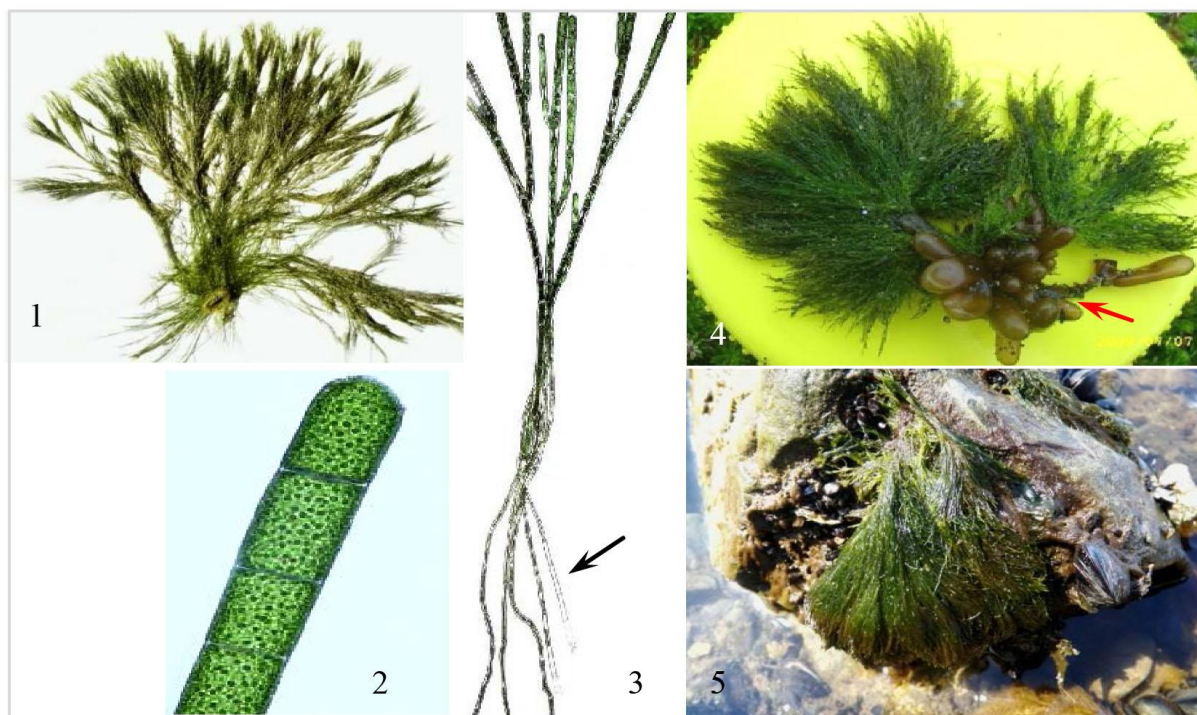


Рисунок 6 – *Acrosiphonia duriuscula*. 1 – свежесобранное растение 10 см высоты; 2 – микрофотография верхушки веточки последнего порядка с незакругленной терминальной ветвью; 3 – фрагмент молодого растения с длинными и тонкими ризоидальными нитями (показаны стрелкой); 4 – крупное свежесобранное растение, произраставшее в плотной куртине вместе с багрянкой *Halosaccion glandiforme* (показано стрелкой); 5 – куртины крупных растений на каменной литорали во время отлива

*Сезонное развитие вида.* Встречается часто, появляется в апреле-мае при температуре воздуха от  $-2^{\circ}\text{C}$  до  $5^{\circ}\text{C}$  и становится массовым. Отдельные куртины можно встретить до середины июня. Спороношение вида в эвтрофной среде чрезвычайно сжато по времени. После выхода спор наблюдается быстрое почернение и разрушение слоевищ.

*Аномалии развития и уродства.* В эвтрофной среде данный вид характеризуется активным ростом, может достигать 10 см высоты, в то время как в чистых водах он не более 5-6 см. В тоже время в условиях повышенного биогенного фона у него заметно сокращается период вегетации и иногда длится не более месяца. Спороношение происходит достаточно синхронно, после чего практически вся микропопуляция отмирает. Кустики данного вида, даже молодые, обильно покрываются диатомовыми и синезелеными водорослями. В толстых клеточных оболочках акросифонии часто развиваются зеленые



эндофиты, принадлежащие к группе хетофоровых водорослей. Однажды были встречены красные микроэпифиты, принадлежащие семейству Acrochaetiaceae.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.

## **6. *Acrosiphonia saxatilis* (Ruprecht) Collins –**

Акросифония наскальная (рисунок 7)

*Типовое местообитание.* Охотское море, Россия.

*Ареал.* Произрастает у побережья Тихого и Индийского океанов (Okamura, 1936; Scagel et al., 1989; Н. Ключкова и др., 2009; Rao, Gupta, 2015).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Савич, 1914, как *Spongomorpha saxatilis*), район II (Н. Ключкова, Березовская, 1997), район III (Н. Ключкова, Суховеева, 1987), район IV (Зинова, 1940).

*Описание.* Слегка слизистые, мягкие, ярко-зеленые кустики до 5 см высоты. Нити однорядные, ветвятся поочередно, супротивно или односторонне. В основании кустика имеется дерновина, формирующаяся из-за спутывания основных нитей и ризоидов. Боковые ветви отходят от материнской нити под острым углом. Клетки основных нитей крупные, длинно-цилиндрические, их длина увеличивается к вершине и на концах ветвей превышает ширину в 8-10 и более раз. Оболочки бывают в разной степени утолщенными, но не слоистыми.

*Экологическая характеристика.* Встречается от бух. Большая Лагерная до бух. Моховая, от среднего горизонта литорали до глубины 1-2 м, но наиболее массового развития достигает в литоральной зоне шельфа. Селится на глыбово-скалистых грунтах, в условиях разной прибойности. Выдерживает сильное опреснение, но после воздействия обильных осадков быстро исчезает.

*Сезонное развитие вида.* Первая генерация вида вегетирует в апреле-июне при температуре воздуха от -2°C до 9°C. Вторая генерация появляется в сентябре-октябре при температуре воздуха 6-12°C и вегетирует не более двух месяцев.

*Аномалии развития и уродства.* В эвтрофной среде у растений сильно вытягиваются клетки, кустики достигают 10-12 см высоты, что превышает видоспецифические размеры этого вида в 2 раза. Часто кустики обильно

покрываются диатомовыми и начинают разрушаться.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.



Рисунок 7 – *Acrosiphonia saxatilis*. 1 – микрофотография боковых ветвей, отходящих от материнской нити под острым углом (показано стрелками); 2 – внешний вид растения; 3 – плотные заросли вида на каменной литорали во время отлива

### Род *Pseudothrix* Hanic et Lindstrom

Слоевище прикрепленное, неразветвленное, трубчатое, слизистое. Клетки мелкие, 6-8 мкм в диаметре, расположены группами по 2-4 и более, окружены несколькими слоями толстых клеточных оболочек. Группы клеток образуют продольные ряды, тянущиеся почти по всему слоевищу. Хлоропласт пристеночный, включает 1 пиреноид. Гаметофит трубчатый, состоит из маленьких, округлых, беспорядочно расположенных клеток, часто в группах по 2-4. Спорофит *Codiolum*-подобный или цистовидный. Бесполое размножение зооспорами, несущими 2 или 4 жгутика. Трубчатый таллом может вырастать из зоо- и апланоспор.

Типовым видом рода является *P. borealis*, эндем Аляски (таблица 5). В составе этого рода было описано 2 вида, распространенных только в Северном полушарии.

Видовой состав рода *Pseudothrix* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Pseudothrix borealis</i>	Северная Америка (Аляска)	Северная Америка (Аляска)	Lindeberg, Lindstrom, 2010	Hanic, Lindstrom, 2008
<i>Pseudothrix groenlandica</i>	Гренландия	Атлантические острова, Азия, Арктика, Северная Америка	Yoshida, 1998; Hanic, Lindstrom, 2008; Н. Клочкова и др., 2009; Pedersen, 2011; Fredriksen, Kile, 2012	J. Agardh, 1883

### 7. *Pseudothrix groenlandicus* (J. Agardh) Vinogradova –

Псевдотрикс гренландский (рисунок 8)

*Типовое местообитание.* о. Гренландия.

*Ареал.* Предпочитает холодноумеренные воды Тихого, Атлантического и Северного Ледовитого океанов (Okamura, 1936; Зинова, 1940; Taylor, 1957; Виноградова, 1974; Fredriksen, Kile, 2012)

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (как *Enteromorpha intestinalis*, цит. по Виноградова, 1974), район II (Н. Клочкова, 1976), район III (Виноградова, 1978), район IV (Кардакова-Преженцева, 1938, как *Enteromorpha compressa*, цит. по Виноградова, 1974).

*Описание.* Тонкие, почти нитевидные трубки 2-5 см длины и 0,2-0,8 мм ширины, с внутренней полостью, хорошо выраженной в средней и верхней частях слоевища. Трубки образованы одним слоем клеток, неразветвленные, мягкие, слизистые на ощупь, темно- или светло-зеленого цвета. У основания они суженные, почти волосовидные. Клетки с поверхности слоевища располагаются достаточно рыхло, по 2-4 в общей слизистой капсуле, имеют неправильно округлую форму, их максимальный поперечник достигает 16-20 мкм. В основании трубок клетки удлиненные. Внутренняя полость в нижней

волосовидной части трубок заполнена слизью и практически не просматривается, выше она становится достаточно отчетливой.

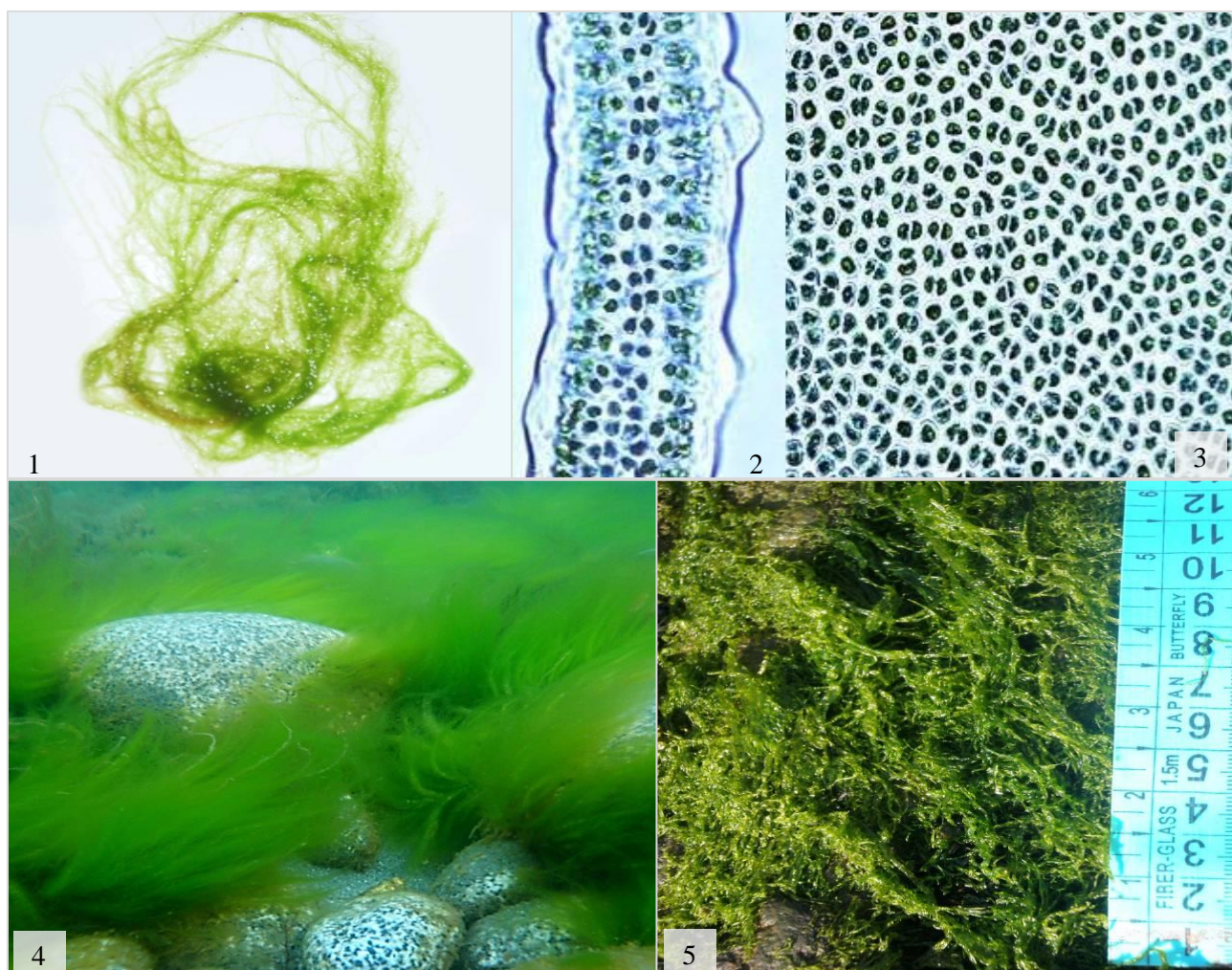


Рисунок 8 – *Pseudothrix groenlandicus*. 1 – внешний вид растений; 2 – нижняя часть трубчатого слоевища, покрытая слизистым чехлом; 3 – клетки с поверхности слоевища; 4 – растения под водой; 5 – литоральные заросли вида во время отлива

*Экологическая характеристика.* В Авачинской губе встречается в бух. Большая Лагерная, Малая Лагерная, Сероглазка и Моховая, а также у м. Казак. Для вида характерно произрастание в среднем и нижнем горизонтах литорали, но при этом он предпочитает нижний горизонт и умеренную прибойность, щебенчатые и мелковалунные грунты. В отдельные годы, в летнее время он дает вспышки вегетации и на короткое время становится доминантным в альгоценозах.

*Сезонное развитие вида.* Присутствует в литоральных сообществах зеленых водорослей с мая по сентябрь, меняя при этом время своего массового развития. Для этого вида не так важны погодные условия, как длина светового дня,

поскольку среднемесячные температуры воздуха в течение этих месяцев колеблются от 2°C до 16°C, а среднемесячное количество осадков – от 19 мм до 289 мм. Массовое развитие наблюдается преимущественно в начале лета.

*Аномалии развития и уродства.* При неблагоприятных условиях формируется толстый слизистый чехол.

*Отношение к загрязнению.* Мезосапробный вид.

### Род *Ulothrix* Kützing

Для представителей рода *Ulothrix* разными исследователями было описано 203 вида, при этом валидными из них являются 54, из которых 22 вида, т.е. 40,7% от их общего состава, являются морскими (приложение 1). Из всех морских видов 64% имеют узкие ареалы и являются эндемичными. Основным очагом эндемизма является южное побережье Австралии и Новая Зеландия. Так, здесь были описаны *U. australica*, *U. novae-zelandiae* (Chapman, 1956) и другие виды. Другие районы менее богаты эндемичными видами улотриков, таковые встречаются у островных побережий (Шпицберген, Британия) или у побережий внутренних морей, Средиземного и Черного. Например, *U. simplex* до сих пор известен только для румынского побережья Черного моря, а вид *U. discifera* указывается только для Шпицбергена (Kjellman, 1877; Vinogradova, 1995). Большинство видов рода предпочитают северные широты. Например, североамериканский тихоокеанский вид *U. laetevirens* встречается только у Аляски, Калифорнии и Квебека (Lee, 1980). К видам, имеющим наиболее широкие ареалы, относятся *U. flacca*, *U. implexa*, *U. subflaccida*, *U. speciosa* и *U. pseudoflacca*. Все они встречаются как в южном, так и в северном полушариях. Три из них указываются во всех морях российского Дальнего Востока

#### **8. *Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret** – Улотрик повислый (рисунок 9)

*Типовое местообитание.* Уэльс, Великобритания.

*Ареал.* Распространен повсеместно в южном и северном полушариях (Scagel, 1957; Виноградова, 1979; Morton, 1994; Yoshida, 1998; Lee, 2008; Miller,

2012), часто регистрируется в Европе (Gallardo et al., 1993).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район III (Виноградова, 1979).

*Описание.* Однорядные неразветвленные нити до 3 см длины, от темно- до ярко-зеленого, даже желтоватого цвета. Хлоропласт пристеночный, в виде незамкнутого пояска, занимает все длину клетки. Одним из основных признаков вида является соотношение длины и ширины клеток, часто оно составляет 1:4, 1:5. Размеры клеток увеличиваются от основания к вершине нити не более чем в 4 раза. Фертильные клетки сильно раздуваются, однако не теряют своей поперечно вытянутой формы.

*Экологическая характеристика.* Произрастает в верхнем и среднем горизонтах литорали в бух. Большая Лагерная, Малая Лагерная, Сероглазка, Моховая, Турпанка. В небольшом количестве встречается у м. Санникова и сопки Никольской. Зачастую формирует заросли совместно с *Ulothrix pseudoflacca* и *Urospora penicilliformis*.

*Сезонное развитие вида.* Вспышки вегетации наблюдали при пониженных температурах весной и осенью-зимой, с октября по январь. Хорошо переносит опреснение. Развивается в супралиторальной зоне, особенно в местах различных стоков. В 2010 г. массовое развитие вида наблюдалось с мая по июнь, когда среднее количество осадков составило 36 мм и температура воздуха колебалась от 4,7<sup>0</sup>С в мае до 10,2<sup>0</sup>С в июне. Вторая вспышка численности вида в том же году пришлась на декабрь при месячном количестве осадков 455 мм и средней температуре воздуха -0,5<sup>0</sup>С.

*Аномалии развития и уродства.* В местах сильного загрязнения у данного вида уменьшает период вегетации и происходит одновременная фертилизация всех клеток. В районах с очень сильным загрязнением наблюдается деформация клеток, утолщение клеточной оболочки, значительное утолщение общего слизистого чехла.

*Отношение к загрязнению.* Гиперсапробный вид.

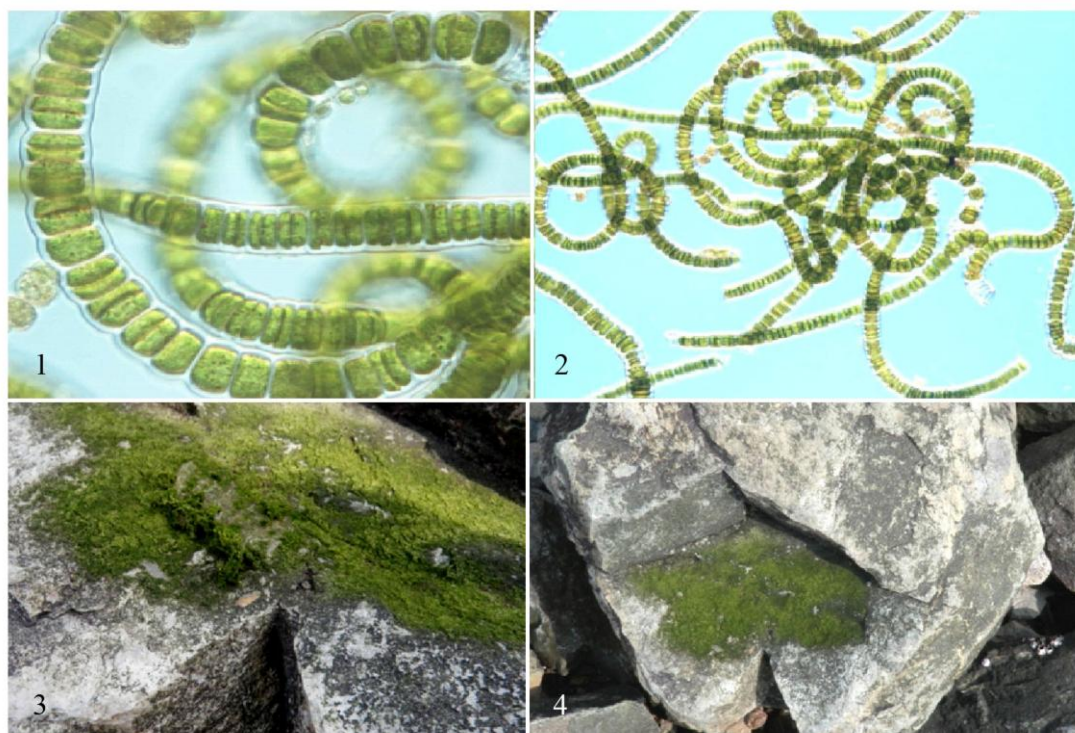


Рисунок 9 – *Ulothrix flacca*. 1-2 – внешний вид нитей под микроскопом на разном увеличении; 3-4 – литоральные заросли вида во время отлива

### 9. *Ulothrix implexa* (Kützing) Kützing – Улотрикс перепутанный (рисунок 10)

*Типовое местообитание.* Норвегия.

*Ареал.* Предпочитает холодноумеренные воды Тихого, Атлантического и Северного Ледовитого океанов (Taylor, 1957; Morton, 1994; Н. Ключкова и др., 2009).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Н. Ключкова, Березовская, 1997), район III (Виноградова, 1978).

*Описание.* Очень тонкие, прикрепленные, поникающие или свободно плавающие переплетенные нити. Образованы одним рядом квадратных или округло-прямоугольных клеток с одинаковым соотношением длины и ширины. Толщина нити по мере продвижения от основания к вершине утолщается не более чем в 2,2 раза. Базальные клетки нитей длиннотрубчатые, до 6 мкм ширины. Фертильные клетки у верхнего конца нити не превышают 13 мкм ширины, практически не отличаются формой от соседних вегетативных клеток. В норме оболочки клеток тонкие, не более 2,6 мкм толщины, но в условиях загрязнения

заметно утолщаются (рисунки 10.1-10.2). Характерной особенностью этого вида является наличие в хлоропластах одного пиреноида, тогда как у описанного выше вида *U. flacca* их может быть больше.



Рисунок 10 – *Ulothrix implexa*. 1-2 – внешний вид однорядной нити с клетками одинаковой ширины под микроскопом на разном увеличении; 3 – камни на литорали во время отлива, покрытые зарослями вида

*Экологическая характеристика.* Очень редкий вид во флоре Камчатки и других районов Дальнего Востока. Чаще всего его можно обнаружить только в составе многовидовых альгоценозов верхнего горизонта литорали.

*Сезонное развитие вида.* В период 2009-12 г. вспышки вегетации вида были обнаружены весной, с апреля по май, включительно. Однажды он был собран в конце октября, в месте подверженном сильному хроническому нефтяному загрязнению, при этом формировал самостоятельный узкий, достаточно плотный пояс зарослей в среднем горизонте литорали и достигал необычной для этого вида длины 5-6 см. Подобное массовое развитие этого вида в каком-либо из дальневосточных районов ранее никем не отмечалось. Мы считаем, что его массовое развитие стимулировало высокое нефтяное загрязнение, к которому нитчатые водоросли весьма приспособлены.

*Аномалии развития и уродства.* В местах загрязнения нефтепродуктами в клетках этого и других видов находятся темно-бурые включения (Очеретяна и др., 2015).

*Отношение к загрязнению.* Гиперсапробный вид.



## 10. *Ulothrix pseudoflacca* Wille – Улотрикс ложноповислый (рисунок 11)

*Типовое местообитание.* Норвегия.

*Ареал.* Предпочитает холодноумеренные воды Тихого, Атлантического и Северного Ледовитого океанов (Перестенко, 1980; Н. Ключкова и др., 2009; Silva et al., 1996; Yoshida, 1998; Lee, 2008). Однажды была найдена в Тунисе (Ben Maiz et al., 1987).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Н. Ключкова, 1977), район II (Н. Ключкова, 1986), район III (Виноградова, 1978).

*Описание.* Однорядные, неразветвленные, слизистые, светло-зеленые нити до 3 см длины, прикрепляются базальной клеткой без ризоидальных выростов. Часто встречаются в свободноплавающем состоянии, спутавшись с другими нитчатыми зелеными водорослями. Вегетативное размножение фрагментацией нитей. Клетки в нитях короткоцилиндрические, их ширина от основания к вершине увеличивается незначительно, от 8-15 до 30 мкм, в эвтрофных водах может достигать 80 мкм в верхней фертильной части нитей. Хлоропласт пристеночный, пластинчатый, вытянутого почти на всю длину клетки.

*Экологическая характеристика.* Наряду с *Urospora penicilliformis* является одним из самых эврибионтных видов, может выдерживать очень сильное нефтяное и металлическое загрязнения, поэтому является активным конкурентом других зеленых эфемерных видов. В разных местах побережья виды *U. pseudoflacca* и *U. penicilliformis* занимают разные горизонты литорали. Очевидно, каждый из них для использования пространственных ресурсов активно использует малейшие конкурентные преимущества. Вместе с тем наши наблюдения показывают, что *U. penicilliformis*, имеющая более крупное слоевище, быстрее увеличивает биомассу и таким образом вытесняет *U. pseudoflacca* из альгоценозов среднего горизонта литорали, особенно, в период, когда она находится на пике линейного роста и созревания. В верхнем горизонте литорали в весеннее и раннелетнее время доминирование всегда принадлежит улотриксу, и он формирует сплошной покров на камнях и валунах. Летом и осенью, когда

высота приливов уменьшается, и первый горизонт литорали не заливается, заросли улотрикса исчезают.

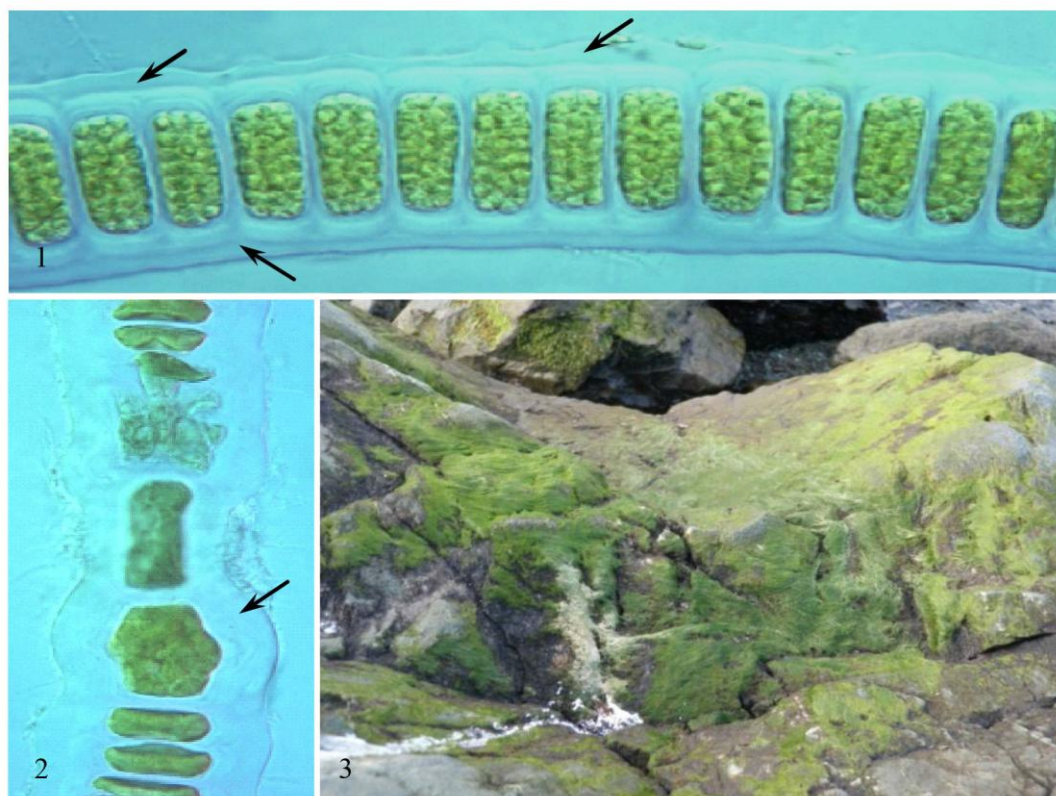


Рисунок 11 – *Ulothrix pseudoflacca*. 1– фертильное растение с заметно утолщенными оболочками и слизистым чехлом поверх нити (показано стрелками); 2 – фрагмент нити с деформированными разноразмерными клетками и утолщенной оболочкой (показано стрелкой); 3 – литоральные заросли вида на валунах во время отлива

*Сезонное развитие вида.* Имеет растянутый период вегетации и дает несколько генераций в год, из которых весенняя – самая многочисленная. В январе 2012 г. наблюдали зимнюю вспышку развития вида при температуре 6°C. Камни с «пушком» из нитей улотрикса были обнаружены на участках дна, не покрытых льдом и снегом. Изучение собранных растений показало, что их физиологическое состояние не соответствовало стадии анабиоза, поскольку в клетках продолжались цитокINETические процессы.

*Аномалии развития и уродства.* В местах с сильным техногенным и биогенным загрязнением у растений наблюдалась деформация клеток, утолщение клеточной оболочки, значительное утолщение общего слизистого чехла.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.

### Род *Urospora* Areschoug

Слоевище нитчатое, неразветвленное, до 6 см длины, прикрепляется ризоидами. Зрелые вегетативные клетки многоядерные. Хлоропласт плотный, занимает всю клетку. Бесполое размножение заостренными четырехжгутиковыми зооспорами, иногда апланоспорами и акинетами, образующимися *in vivo*. Половое размножение двухжгутиковыми гаметами, при этом женская гамета крупнее мужской (Виноградова, 1979; Hanic, 2005). Органы размножения выходят через пору, образовавшуюся в стенке фертильной клетки.

Типовым видом рода является *U. penicilliformis* (таблица 6). В разное время для этого рода было описано 40 видов, однако, валидными среди них считаются 13. В морских водах встречаются 11 видов (таблица 6). Из них узкоареальные представители рода *Urospora* составляют 46% от общего числа видов. Некоторые из них известны пока только для небольших районов побережья: Японии, Канарских островов. Отметим, что большинство узкоареальных видов предпочитают северные, а не южные широты. В северных широтах встречаются эндемы *U. doliifera* (Setchell, Gardner, 1920; Doty, 1947) и *U. grandis* (Kylin, 1907).

Отметим, что виды *U. wormskioldii* и *U. vancouveriana* приводятся в базе данных Algaebase как синонимы без объяснений причин (Guiry, Guiry, 2017). В базе данных NCBI (2017) есть несколько сиквенсов *U. wormskioldii* и ни одного сиквенса *U. vancouveriana*, т.е. их синонимия не является результатом молекулярно-генетического анализа. Морфология и биология развития этих видов также очень разная. Ниже в нашей работе мы рассматриваем их как разные виды.

Видовой состав рода *Urospora* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Urospora acrogona</i>	Япония	Япония	Okamura, 1936	Kjellman, 1897
<i>Urospora doliifera</i>	Северная Америка	Северная Америка, Китай	Doty, 1947; Tseng, 1984; Miller, 2012	Setchell, Gardner, 1920
<i>Urospora elongata</i>	Шпицберген	Шпицберген, Камчатка	Vinogradova, 1995; Hop et al., 2012	Hagem, 1908
<i>Urospora grandis</i>	Швеция	Швеция, Северная Америка	Kylin, 1907	Kylin, 1907
<i>Urospora hartzii</i>	Исландия	Исландия	Caram, Jónsson, 1972	Rosenvinge, 1893
<i>Urospora laeta</i>	Канарские острова	Адриатическое море (Италия); Атлантические острова (Канарские острова, Мадейра, Сальвадор); Африка (Марокко)	Neto et al., 2001; Haroun et al., 2002; John et al., 2004	Thuret ex Bornet, 1892
<i>Urospora media</i>	Южная Африка	Южная Африка	Stegenga et al., 1997	Levring, 1938
<i>Urospora neglecta</i>	Восточная Европа	Исландия, Балтийское море, Франция, Гренландия, Северная Америка (Аляска, Британская Колумбия, Ньюфаундленд, Квебек)	Lokhorst, Trask, 1981; Hanic, 2005; Lindstrom, Pisticolic, 2005; Dizerbo, Herpe, 2007; Lindeberg, Lindstrom, 2010	Kornmann, 1966
<i>Urospora penicilliformis</i>	Германия	Германия, Балтийское море, Белое море, Северная и Южная Америка, Канада (арктическая), Антарктические/субантарктические острова, Атлантические острова, Австралия, Новая Зеландия, Азия (Берингово море, Китай, Корея, Япония, Камчатка, Командорские острова)	Areschoug, 1866; Н. Клочкова и др., 2009; Boraso, Zaixso, 2011; Miller, 2012	Roth, 1806

Таблица 6 – продолжение.

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Urospora tetraciliata</i>	Северная Америка	Северная Америка	Scagel, 1957	Frye, Zeller, 1915
<i>Urospora vancouveriana</i>	о. Ванкувер, Канада	Тихоокеанское побережье Северной Америки, Аляска, восточная Камчатка	Scagel, 1957; Lindstrom, 1977	Tilden, 1900 (как <i>U. wormskioldii</i> f. <i>vancouveriana</i> )
<i>Urospora wormskioldii</i>	о. Гренландия	Гренландия, Исландия, Свалбард, Европа, Северная Америка, Канада (арктическая), Азия (Командорские острова, Япония, Камчатка)	Rosenvinge, 1893; Н. Клочкова и др., 2009; Pedersen, 2011	Mertens ex Hornemann, 1816

### 11. *Urospora elongata* (Rosenvinge) Hagem – Уроспора удлиненная (рисунок 12)

*Типовое местообитание.* Шпицберген.

*Ареал.* Вид произрастает у побережья Тихого и Северного Ледовитого океанов (Vinogradova, 1995; Selivanova, Zhigadlova, 2009; Нор et al., 2012).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район III (Виноградова, 1979), район IV (Selivanova, Zhigadlova, 2009).

*Описание.* Нити до 20 см длины, желто- или темно-зеленого цвета. Ризоиды наружные. Клетки в нижней части или в молодых растениях вытянутые, соотношение их длины к ширине равно 2(3):1. Оболочка грубая, в среднем 5 мкм в толщину. Хлоропласт обычно занимает всю клетку. Может быть редуцированным с неровными краями.

*Экологическая характеристика.* В Авачинской губе произрастает на литорали в бух. Малая Лагерная и Сероглазка, рядом с судоремонтным заводом, у первого кармана дамбы. Предпочитает полузащищенные валунные пляжи, хорошо аэрируемые местообитания.

*Сезонное развитие вида.* Наши наблюдения показывают, что данный вид является холодолюбивым эфемером. Обычно он появляется в конце апреля и исчезает уже к середине июня, когда дневная температура воздуха изменяется от

0,6°C до 10,2°C. В апреле и мае его можно обнаружить в верхнем горизонте литорали, но ближе к июню он опускается в средний и нижний горизонты. Осенняя генерация вида появляется не всегда. Только однажды на побережье бух. Сероглазка мы зарегистрировали присутствие этого вида в период с октября по декабрь, когда средние показатели температуры воздуха изменялись от 0,7°C до 6°C.

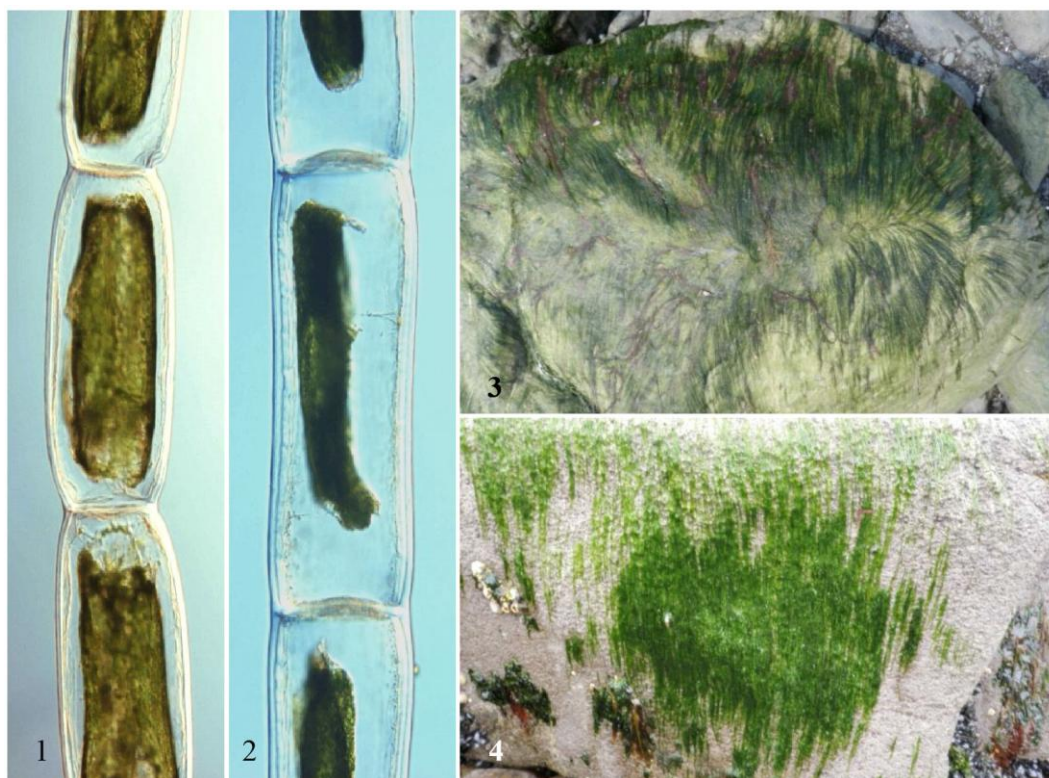


Рисунок 12 – *Urospora elongata*. 1 – нижняя часть нити; 2 – верхняя часть нити; 3 – средняя часть нити; 4-5 – литоральные заросли вида во время отлива

*Аномалии развития и уродства.* В некоторых случаях наблюдаются незначительные изменения толщины клеточных оболочек.

*Отношение к загрязнению.* Мезосапробный вид.

## 12. *Urospora penicilliformis* (Roth) Areschoug –

Уроspора кисточковидная (рисунок 13)

*Типовое местообитание.* Германия.

*Ареал.* Широкоареальный вид, произрастающий в Тихом, Атлантическом, Северном Ледовитом и Индийском океанах (Виноградова, 1979; Перестенко,

1980; Lee, 1980; Morton, 1994; Hanić, 2005; Н. Ключкова и др., 2009).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район II (Н. Ключкова, 1996), район III (Виноградова, 1978), район IV (Кардакова-Преженцева, 1938).

*Описание.* Неразветвленные, нежные, слизистые нити, до 2-5 см длины, темно-зеленого или оливково-зеленого цвета, утолщаются от основания к верхушке от 20-25 мкм до 100 мкм, одеты общим слизистым чехлом. В средней части и у верхушки нити состоят из раздутых, боченкообразных клеток. В стерильной части слоевища перетяжки между клетками слабо заметны, тогда как у вершины они отчетливо выражены. Прикрепляется к грунту ризоидальными выростами, которые отходят от базальной и двух-трех расположенных выше нее клеток. Хлоропласт грубый, занимает всю клетку.

*Экологическая характеристика.* Встречается во всех районах исследования, даже самых загрязненных, от верхнего уреза воды до сублиторальной каймы, включительно. Селится на всех типах неподвижных и подвижных жестких грунтов, на раковинах моллюсков, домиках усоногих раков. Может жить в самом широком диапазоне изменения гидродинамических условий. Очень хорошо переносит сильное опреснение, но в солоноватоводных условиях не развивается. Один из самых устойчивых к разным типам загрязнения видов. Способна в больших количествах накапливать тяжелые металлы.

*Сезонное развитие вида.* Характеризуется самым, пожалуй, длительным периодом вегетации. Нитчатую форму вида можно встретить уже с января. Вплоть до начала апреля растения во время отлива промерзают и покрываются льдом. Лабораторные исследования показали, что при постоянной температуре от 8°C до 10°C, без активной аэрации и в условиях полного затемнения *U. penicilliformis* способна сохранять жизнеспособность в течение 4-х месяцев. Это состояние можно охарактеризовать как близкое к анабиозу. При перенесении растений в условия достаточного освещения и более высокой комнатной температуры у них начиналась фрагментация нитей, и появлялись продукты размножения. Таким образом, после стрессового воздействия растения начинают активно размножаться как вегетативным, так и бесполом путями. В течение

вегетационного периода *U. penicilliformis* дает несколько перекрывающихся генераций, и стоит отметить, что практически все они весьма многочисленны. Поскольку вегетационный период каждой отдельной генерации достаточно короткий, вид многократно заменяет их в пределах литоральной зоны места своего массового развития.



Рисунок 13 – *Urospora penicilliformis*. 1 – нити под микроскопом; 2 – нить с дисплазными клетками с утолщенными клеточными оболочками (показано стрелкой), появление которых приводит к неправильному росту слоевища. Аномальные бурые включения в клетках показаны пунктирной стрелкой; 3 – клетки в верхней предфертильной части нити; 4-5 – литоральные заросли вида во время отлива в январе 2012 г.

*Аномалии развития и уродства.* В условиях сильного загрязнения наблюдается активная фрагментация слоевищ, скручивание пластинчатых хлоропластов. Часто в соседних клетках они занимают взаимно перпендикулярное положение. В местах загрязнения нефтепродуктами в клетках появляются темно-бурые включения (рисунок 13.2).

*Отношение к загрязнению.* Гиперсапробный вид.



### 13. *Urospora vancouveriana* (Tilden) Setchell et Gardner –

Уроспора ванкуверанская (рисунок 14)

*Типовое местообитание.* о. Ванкувер, Канада.

*Ареал.* Предпочитает холодноумеренные воды Тихого океана (Виноградова, 1979; Scagel et al., 1989; Н. Ключкова и др., 2009).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Зинова, 1954б), район IV (Зинова, 1940, как *Chaetomorpha torta* f. *moniliformis* и как *Chaetomorpha spiralis* f. *recta*, цит. по Виноградова, 1979).

*Описание.* Неразветвленные нити до 12 см длины, ярко-зеленого или в зрелом состоянии темно-оливкового цвета, прикрепляется к грунту базальной клеткой. Нити заметно утолщаются от основания к верхушке от 80–130 мкм до 500–1500 (2000) мкм, состоят из округлых клеток и имеют четкообразный вид, особенно в верхней трети слоевища. Верхушечные клетки почти сферические. Клетки, расположенные у основания слоевища, имеют небольшие ризоидальные выросты, обеспечивающие дополнительное сцепление нитей с субстратом. Хлоропласт цельный или вторично перфорированный. По мере выхода продуктов размножения верхушечные клетки разрушаются, в средней части нити пустые клетки некоторое время сохраняются.

*Экологическая характеристика.* Встречается редко, только в благоприятные для ее вегетации годы. Поселяется в нижнем горизонте литорали на границе с сублиторальной каймой, на окатанных крупных камнях, покрывая их целиком. Смешанных сообществ с другими представителями зеленых водорослей не образует.

Судя по нашим наблюдениям, присутствие или отсутствие в альгоценозах этого вида во многом определяется уровнем нефтяного загрязнения. Так, в 2009 и 2012 г. в бухте Сероглазка в весеннее время имели место разливы нефтепродуктов, и именно в эти годы *U. vancouveriana* в местах обычного произрастания отсутствовала.

*Сезонное развитие вида.* Период вегетации достаточно короткий, приурочен к весеннему времени. Появляется в начале апреля и достигает массового развития в

середине мая, затем резко исчезает и замещается другими представителями рода. Осенняя генерация отсутствует.

*Аномалии развития и уродства.* Не обнаружены.

*Отношение к загрязнению.* Мезосапробный вид.



Рисунок 14 – *Urospora vancouveriana*. 1-3 – форма клеток в нижней (1), средней (2) и верхней (3) частях нити; 4 – подвижные четырехжгутиковые зооспоры заостренной форсы; 5-6 – внешний вид растений в природных зарослях

#### 14. *Urospora wormskioldii* (Mertens ex Hornemann) Rosenvinge –

Уроспора Вормскьолда (рисунок 15)

*Типовое местообитание.* о. Гренландия.

*Ареал.* Встречается в северном полушарии в Тихом, Атлантическом и Северном Ледовитом океанах (Виноградова, 1979; Lee, 1980; Morton, 1994; Н. Ключкова, Березовская, 2001; Hanic, 2005; Н. Ключкова и др., 2009).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Ключкова, 1977), район

II (Н. Ключкова, 1976), район III (Виноградова, 1978), район IV (Виноградова, 1979).

*Описание.* Нити неразветвленные, нежные, очень слизистые на ощупь, до 5-7 см длины, от светло-зеленого до более темного зеленого цвета, от основания к вершине заметно утолщаются от 40-80 мкм до 400-800 (1000) мкм, состоят из раздутых, боченковидных клеток. Верхушечные клетки нитей вытянуто-овальные или почти сферические, в основании субквадратные или округло-прямоугольные. Прикрепляется к грунту базальной клеткой, дополнительно ризоидальными выростами, отходящими от базальной и нескольких расположенных выше нее клеток. Хлоропласт грубый, имеет форму перфорированного пояса.

*Экологическая характеристика.* По экологическим характеристикам близка к предыдущему виду, но более требовательна к характеру грунта, предпочитая заселять крупные камни и валуны. Нередко образует смешанные сообщества с *Urospora penicilliformis*, но при этом почти никогда не является доминантом альгоценозов. В мае 2011 г. при температуре 4,7°C данный вид дал вспышку вегетации и занял доминирующее положение. К июню его количественное присутствие сократилось, и доминирование перешло к *U. penicilliformis*.

*Сезонное развитие вида.* Данный вид всегда присутствует в весенних литоральных альгоценозах Авачинской губы. Осенью 2009 г. он появился вновь и вегетировал с октября по декабрь включительно, однако в следующие 2010/11 г. в тех же местах осенью он отсутствовал. Осенняя погода 2009 г. отличалась от таковой в 2010/11 г. более высокой среднемесячной температурой, доходившей до 2°C в ноябре и 0,7°C в декабре. Это дает основание предполагать, что повышение температуры окружающей среды на 1-2 градуса способствовало осеннему прорастанию у *U. wormskioldii* покоящихся спор.

*Аномалии развития и уродства.* В местах загрязнения нефтепродуктами в клетках появляются темно-бурые включения.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.

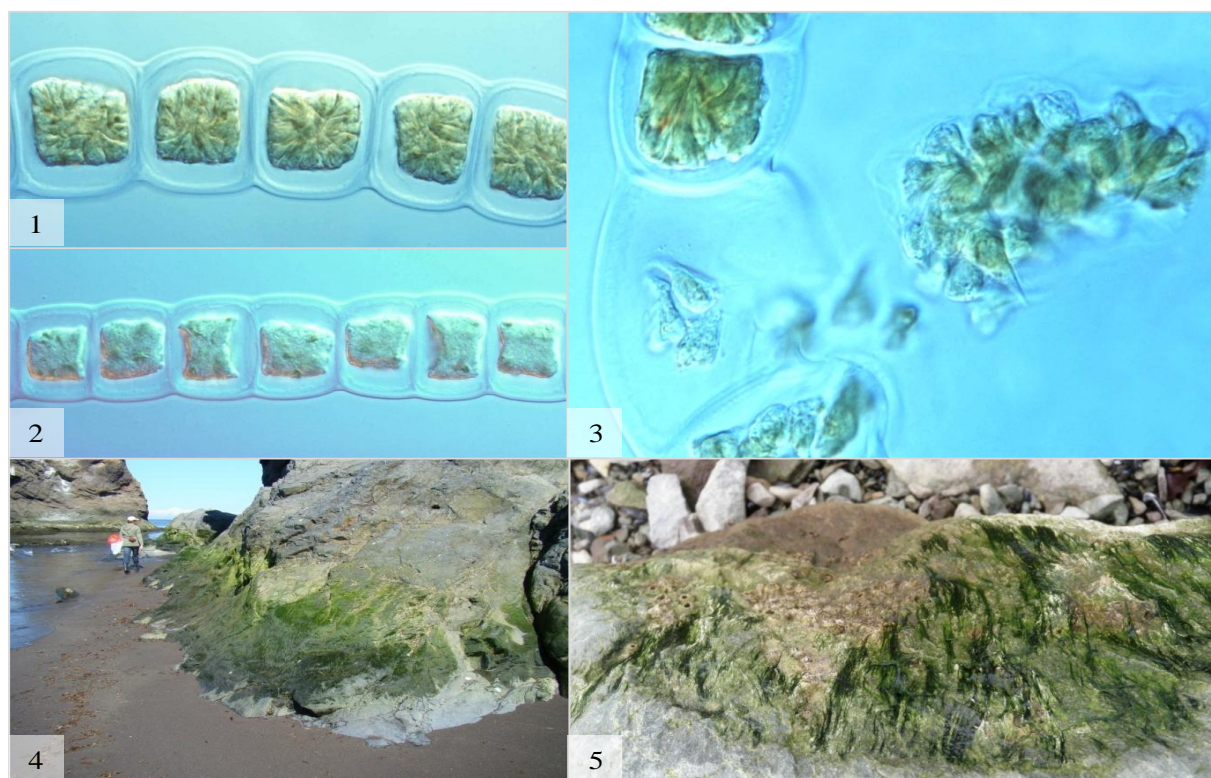


Рисунок 15 – *Urospora wormskioldii*. 1 – клетки верхней предфертильной части нити; 2 – клетки в средней стерильной части нити; 3 – выход зооспор в общем слизистом чехле, через открывшуюся пору; 4-5 – литоральные заросли вида во время отлива

### Род *Codiolum* Braun

Одноклеточные растения, заметные невооруженным глазом. Форма верхней части слоевища овальная или булавовидная. Ножка вытянутая тонкая или коротенькая толстая. Хлоропласт сетчатый. Размножение зооспорами или апланоспорами.

Род *Codiolum*, как уже говорилось выше, является спорофитной стадией родов *Ulothrix*, *Urospora* или *Acrosiphonia*. До начала лабораторного культивирования зеленых водорослей и изучения их жизненных циклов его относили к разным семействам и порядкам. На данный момент его принято относить к порядку Ulotrichales, семейству Ulotrichaceae (Guiry, Guiry, 2017).

Разными исследователями для этого рода было описано 28 видов, однако валидными среди них является только 6. В акватории Авачинской бухты мы многократно находили кодиолум-подобные растения. Следуя установившейся в российской альгологии традиции, мы условно отнесли их к виду *Codiolum*

*gregarium*, хотя при этом отдавали себе отчет в том, что кодиолум-подобную стадию имеют представители разных родов. В ходе лабораторного культивирования образцов нам удалось определить формой развития какого вида является встреченный нами кодиолум (рисунок 16). Изучение растений, выращенных в лабораторных культурах показало, что всем им свойственна широкая морфологическая изменчивость и перекрывание признаков.

### **15. *Codiolum gregarium* Braun** – Кодиолум собранный (рисунки 16-17)

*Типовое местообитание.* о. Гельголанд, Германия.

*Ареал.* Регистрировался преимущественно в холодноумеренных водах северного полушария в Тихом, Атлантическом и Северном Ледовитом океанах (Taylor, 1957; Papenfuss, 1964; Виноградова, 1979; Lee, 1980; Yoshida, 1998; Н. Клочкова и др., 2009).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Зинова, 1954б), район IV (Кардакова-Преженцева, 1938).

*Описание.* Клетки яйцевидные или эллипсоидные, 25-150 мкм ширины, 150-500 мкм длины, в 2-3 раза короче ножки или в несколько раз длиннее. Ножка 10-50 мкм ширины, длинная до 1100 мкм или короткая, слабо развитая, постепенно переходящая в клетку или резко от нее отграниченная.

Спорофитная кодиолум-подобная стадия *Ulothrix flacca* имеет булавовидную форму с удлиненной толстой ножкой (рисунок 16.1). Соотношении длины верхней раздутой части клетки к нижней, имеющей вид вытянутой ножки, зачастую составляет 2:1. Длина всего слоевища достигает 700-1100 мкм, ширина у ювенильных растений – 50 мкм, у зрелых – 150 мкм.

Для спорофитной кодиолум-подобной стадии *Ulothrix implexa* характерна узкоовальная верхняя часть слоевища и толстая ножка (рисунок 16.2). Общая длина таких растений изменяется от 350 до 600 мкм, а толщина от 35 до 60 (70) мкм.

Кодиолум-подобная стадия *Urospora penicilliformis* характеризуется широкоовальной верхней частью и тонкой, очень длинной ножкой (рисунок 16.3). Ширина верхней части изменяется от 50 до 150 мкм, толщина ножки от 5 (10) до 50

(55) мкм. Она постепенно расширяется от основания к верхней части. Общая длина растений может достигать 200-1100 мкм, при этом основную часть длины, 800 мкм, составляет ножка.



Рисунок 16 – Спорофитные кодиолум-подобные стадии развития разных видов зеленых водорослей. 1 – *Ulothrix flacca*; 2 – *Ulothrix implexa*; 3 – *Urospora penicilliformis*

*Экологическая характеристика.* Встречается в среднем горизонте литорали, на валунно-глыбовых грунтах в прибойных местах обитания, достаточно стеногалинный, чрезвычайно полисапробный вид. Многократно встречался нам в весенний и осенний периоды в бух. Сероглазка. В осенний период его можно обнаружить на крупных валунах в бух. Бабыя и у п-ова Завойко.

*Сезонное развитие вида.* Кодиолум обычно появляется при прорастании спор, когда неблагоприятные температурные условия препятствуют их прорастанию в нити. Стадия кодиолум обычно появляется в апреле-мае при температуре от  $-2^{\circ}\text{C}$  до  $5^{\circ}\text{C}$  и в октябре, редко в конце сентября и развивается вплоть до января, когда температура воздуха падает до  $-7^{\circ}\text{C}$ .

*Аномалии развития и уродства.* В эвтрофных водах верхняя часть слоевища часто становится ассиметричной и аномально раздутой (рисунок 17.4). Созревание зооспор достаточно растянутое за счет их асинхронного созревания и выброса. Это обеспечивает видам, имеющим одноклеточные кодиолум-подобные стадии развития, успех воспроизводства.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

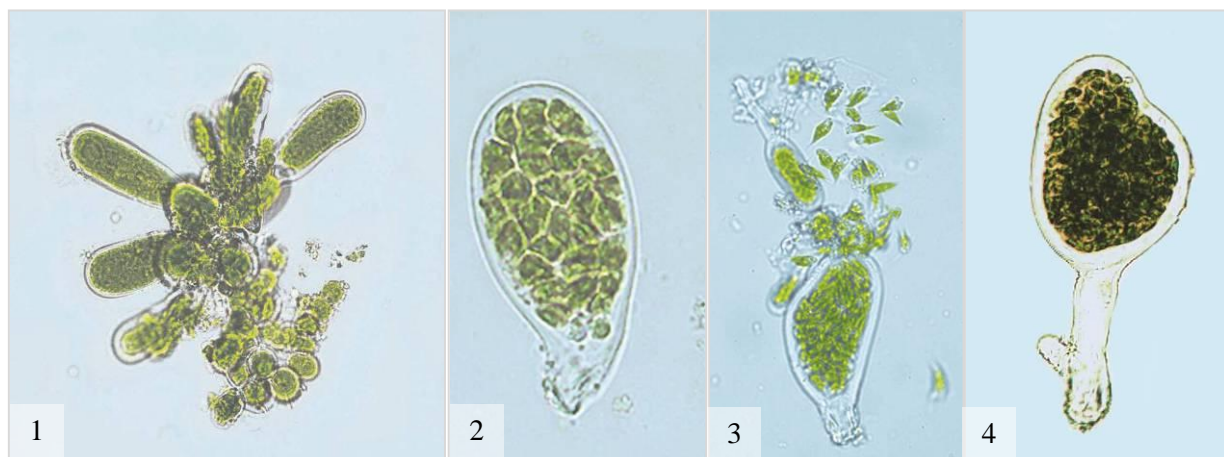


Рисунок 17 – Формирование подвижных зооспор у кодиолум-подобных растений (1-3) и деформация растения в условиях эвтрофикации вод. 1 – разновозрастные слоевища, прорастающие из спор; 2 – верхняя часть клетки с созревшими зооспорами; 3 – выход зооспор через выходное отверстие в клеточной стенке; 4 – аномально развитое растение

## Порядок Ulvales

### Семейство Monostromataceae Kunieda

#### Род *Blidingia* Kylin

Слоевище многоклеточное, трубчатое, прикрепляется базальным диском. Длина растений от 0,5 см до 5 см, в отдельных случаях достигает 20 см. Размножение зооспорами, апланоспорами и акинетами. Представители рода предпочитают средний и нижний горизонты литорали, приурочены к солоноватоводным и морским водоемам.

Типовым видом рода является *B. minima* (таблица 7). В научной литературе для него описано 19 видов, валидными из них являются 7. На азиатском побережье Тихого океана произрастают 4 вида: *B. minima*, *B. chadefaudii*, *B. subsalsa* и *B. marginata* (таблица 7). В российской альфлоре последний вид не указывается. Из общего числа валидных видов 71% имеют широкие ареалы.

Видовой состав рода *Blidingia* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Blidingia chadefaudii</i>	г. Роскоф, Франция	Европа, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Азия	Bliding, 1963; Bárbara et al., 2008; Н. Клочкова и др., 2009	Feldmann, 1954
<i>Blidingia dawsonii</i>	Калифорния, США	Северная Америка, Тихоокеанские острова	Lindstrom et al., 2006; Miller, 2012	Hollenberg et Abbott, 1968
<i>Blidingia marginata</i>	Франция	Франция, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Карибские острова, Африка, Азия, Арктика, Ирландия, Западная Атлантика, Юго-западная Азия, Азия, Австралия, Новая Зеландия	Yoshida, 1998; Brodie et al., 2007	J. Agardh, 1842
<i>Blidingia minima</i>	о. Гельголанд, Германия	Германия, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Африка, Азия, Арктика, Индийский океан, Юго-западная Азия, Австралия, Новая Зеландия, Антарктические и субантарктические острова	Kylin, 1947; Перестенко, 1980; Н. Клочкова и др., 2009; Bae et al., 2010; Pedersen, 2011	Nägeli ex Kützing, 1849
<i>Blidingia ramifera</i>	Германия	Арктика, Германия, Юго-западная Азия, Центральная Америка	Garbary, Barkhouse, 1987; Bárbara et al., 2003, 2005; Pedroche et al., 2005	Bliding, 1963
<i>Blidingia subsalsa</i>	Германия	Арктика, Германия, Северная Америка, Азия	Н. Клочкова и др., 2009; Miller, 2012	Kjellman, 1883
<i>Blidingia tuberculosa</i>	Германия	Германия, Марокко	Benhissoune et al., 2001	Dangeard, 1949



**16. *Blidingia chadefaudii* (Feldmann) Bliding** – Блидингия Шадефо (рисунок 18)

*Типовое местообитание.* г. Роскоф, Франция.

*Ареал.* Произрастает на побережье Тихого и Атлантического океанов (Виноградова, 1979; Munda, 1979; Scagel et al., 1989; Burrows, 1991; Bárbara et al., 2008; Н. Ключкова и др., 2009).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Зинова, 1933), район II (Н. Ключкова, 1976), район III (Виноградова, 1978).

*Описание.* Слоевище трубчатое, однослойное, простое или разветвленное, неравномерно толстое по всей длине (0,3-0,5 см), нередко слегка скрученное. В олигосапробных водах длина растений обычно не более 2-3 см, в полисапробных увеличивается до 5 см. У растений из чистых местообитаний на поперечном срезе оболочки клеток, обращенные внутрь слоевища, слоистые, чрезвычайно утолщенные, до 40 мкм, в 3-4 и более раз толще, чем с противоположной стороны клетки. У растений, произраставших в условиях загрязнения, толщина оболочек, особенно обращенных во внутреннюю полость растений, заметно уменьшается. Из-за неравномерного деления клеток поверхность трубчатого слоевища часто булированная, иногда трубки слабо скручены.

*Экологическая характеристика.* В больших количествах встречается в бух. Малая Лагерная и Сероглазка, а также у сопки Никольская в нижнем горизонте литорали, предпочитает крупновалунный грунт, умеренную прибойность. Данный вид вносит заметный вклад в развитие раннелетнего аспекта «зеленых приливов».

*Сезонное развитие вида.* Вид появляется в мае, вспышка его вегетации наблюдается в июне, при этом он нередко формирует смешанные сообщества с *Blidingia minina*. Наши наблюдения показывают, что *B. chadefaudii* обычно тяготеет к местам произрастания *Fucus evanescens*. В августе вид уже отсутствует. Его новая генерация всегда появляется в сентябре, но существует недолго, и исчезает к концу месяца, не внося существенного вклада в продукцию фитоценозов.

*Аномалии развития и уродства.* В условиях загрязнения Авачинской губы у данного вида заметно уменьшается толщина слизистого слоя клеточной оболочки, обращенной во внутреннюю полость слоевища. Одновременно увеличивается

слизистый слой со стороны поверхности слоевища, контактирующей с внешней средой. Размеры клеток в местах с техногенным загрязнением уменьшаются до 6-7 мкм, при этом сами клетки располагаются более рыхло, чем у растений из чистых местообитаний.

*Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.*

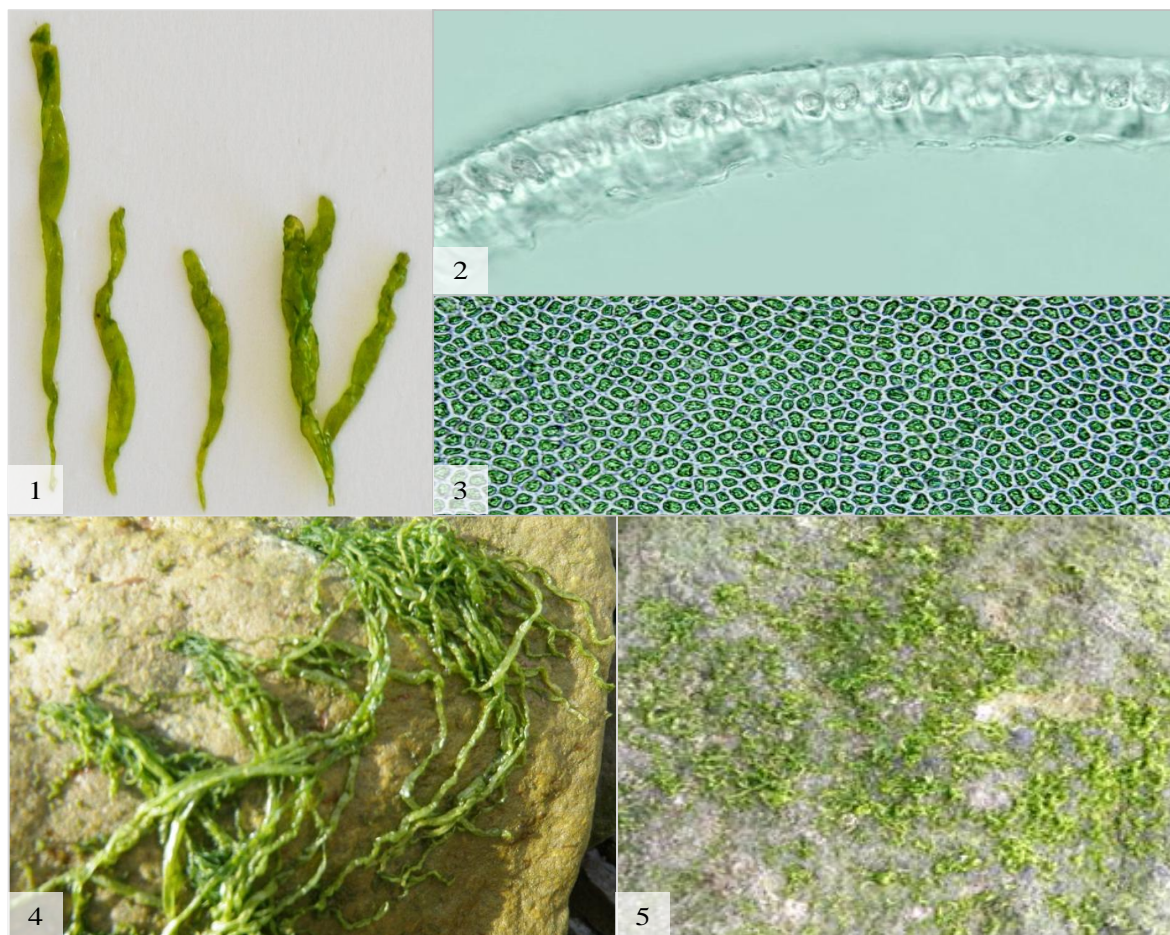


Рисунок 18 – *Blidingia chadefaudii*. 1 – внешний вид растения; 2 – срез средней части слоевища, на котором внутренняя часть клеточной оболочки слабо утолщена; 3 – клетки с поверхности средней части слоевища; 4-5 – литоральные заросли вида во время отлива

### 17. *Blidingia minima* (Nagai ex Kützing) Kylin –

Блидингия маленькая (рисунок 19)

*Типовое местообитание.* о. Гельголанд, Германия.

*Ареал.* Широкоареальный вид, произрастающий в южном и северном полушариях (Виноградова, 1979; Lee, 1980; Morton, 1994).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Гусарова, Семкин, 1986),

район III (Виноградова, 1974), район IV (Виноградова, 1979).

*Описание.* Слоевище в виде светло-зеленых прикрепленных к субстрату полых трубок, 1-5 см высоты, 0,1-0,5 см в поперечнике, неразветвленных или с исключительно редкими ветвями первого порядка. Трубки однослойные, часто разорваны у вершины и сужены у основания. В конце вегетации в местах с сильным освещением растения приобретают характерный белесый цвет. Клетки очень мелкие, не более 10 мкм в поперечнике. Оболочки по всей поверхности клеток, в том числе со стороны, обращенной к внутренней полости трубки, в олиготрофных и полисапробных водах не имеют хорошо выраженных утолщений.

Растения из загрязненных местообитаний могут быть спутаны с *Ulva prolifera*, однако у последней стенки трубок ровные и само слоевище всегда разветвляется, а у *B. minima* оно неравномерно, вздутое, скрученное и никогда не имеет боковых ответвлений. Кроме того, пик вегетации у *B. minima* приходится на весенне-летнее время, а у *U. prolifera* – на летнее и осеннее.

*Экологическая характеристика.* Встречается в бух. Малая Лагерная, Завойко, Сероглазка, Турпанка и у м. Санникова. Произрастает в среднем и нижнем горизонтах литорали на неокатанных камнях с неровной поверхностью, редко встречается на глыбово-валунном грунте. Предпочитает полузащищенные участки побережья. Хорошо переносит суточные и сезонные перепады температуры, опреснение, высокую эвтрофность вод.

*Сезонное развитие вида.* В антропогенной среде имеет достаточно растянутый период вегетации. Первые растения появляются в апреле, но весенняя генерация немногочисленна и вытесняется уроспорой. Пик вегетации вида приходится на июнь-август. В это время он занимает большие площади дна и становится субдоминантом сообществ, формирующих «зеленые приливы». Особенно обильно вид развивается в июне при любых погодных условиях.

*Аномалии развития и уродства.* В эвтрофных солоноватоводных местообитаниях вид характеризуется гигантизмом, может достигать 20 см длины и 2,5 см толщины. В условиях сильного загрязнения у него заметно сокращаются сроки размножения. Многочисленные зооспорангии созревают почти

одновременно у всех представителей популяции и развиваются в гораздо большем количестве, чем у растений из чистых мест обитания.

*Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.*

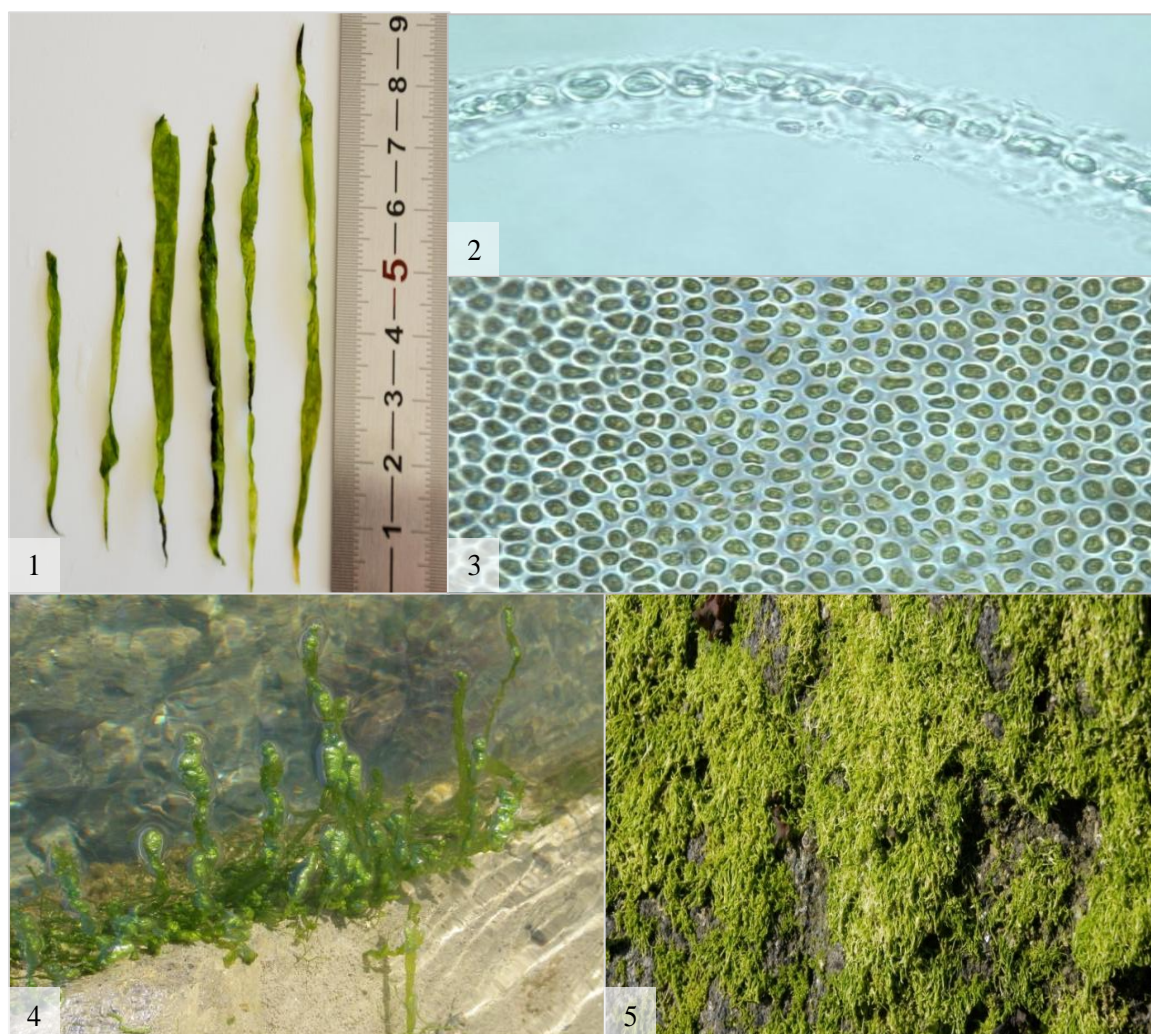


Рисунок 19 – *Blidingia minima*. 1 – внешний вид растений; 2 – срез средней части однослойного слоевища; 3 – клетки с поверхности средней части слоевища; 4 – подводные заросли в сильно эвтрофицированной среде с высокой степенью прогревания и опреснения; 5 – литоральные заросли вида во время отлива

### Род *Monostroma* Thuret

Слоевище в молодом состоянии в виде тонкостенной, широкоцилиндрической трубки или широкоовального мешка, в более зрелом разрывается почти по всей длине, приобретая вид пластин до 20 см в поперечнике. Прикрепляется небольшим базальным диском. Пластины гладкие, нежные, ярко-зеленого цвета, однослойные. Для представителей этого рода

характерна гетероморфная смена поколений, при этом макроскопическое слоевище является гаметофитом, а спорофит представлен микроскопическим растением (Виноградова 1974; Н. Клочкова и др., 2009).

Типовым видом рода является *M. bullosum*. Для этого рода было описано более 68 видов, однако валидными из них являются только 28 (Guiry, Guiry, 2017). От общего количества валидных видов 25 (69%) являются морскими (приложение 2). Большинство видов рода приурочены к северному полушарию. Некоторые из них являются достаточно узкими эндемиками (Kjellman, 1877). В состав рода *Monostroma* входят и широкоареальные мультizonальные виды, границами распространения которых на севере является Арктика, на юге – Южная Америка (Чили) и Антарктика. Такие виды составляют не более 25% от общего видового состава рода. К их числу относится и *M. grevillei* (приложение 2).

### **18. *Monostroma grevillei* (Thuret) Wittrock** – Монострома Гревеля (рисунок 20)

*Типовое местообитание.* Франция.

*Ареал.* Широкоареальный вид, произрастающий в южном и северном полушариях, во всех океанах, кроме Индийского (Taylor, 1957; Morton, 1994; Miller, 2012).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Савич, 1914), район II (Н. Клочкова, 1976), район III (Виноградова, 1978), район IV (Зинова, 1940).

*Описание.* Слоевище в молодом состоянии в виде тонкостенного широко- или узкоовального мешка, в более зрелом имеет вид пластин, до 20 см в поперечнике, прикрепляется небольшим базальным диском. Пластины нежные, однослойные, ярко-зеленого цвета, слизистые. Их толщина в среднем составляет 25 мкм, образующие их клетки 17-28 мкм в поперечнике, округлые или четырех- и шестиугольные, собраны в группы.

*Экологическая характеристика.* Произрастает на камнях, от нижнего горизонта литорали до глубины 3 м. Предпочитает слабую и умеренную прибойность.

*Сезонное развитие вида.* Вид начинает развитие в конце апреля, причем в

это время он тяготеет к среднему горизонту литорали, и его первая генерация представлена мелкими растениями не более 8 см в поперечнике. Следующие генерации появляются в нижнем горизонте литорали и часто селятся на мидии. В годы с низкой среднемесячной летней температурой и выпадением большого количества атмосферных осадков они отсутствуют. При колебании среднемесячных летних температур воздуха от 13°C до 16°C и прогреве в отдельные дни воды до 16-18°C вид может сохраняться в течение всего лета. Осенне-зимняя генерация вида малочисленная. Позднее декабря в пластинчатой и мешковидной стадиях развития вид не встречается.

*Аномалии развития и уродства.* В солоноватоводных эвтрофных водоемах вид в течение долгого времени сохраняет мешковидную стадию и достигает гигантских, не свойственных чистым местообитаниям размеров.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.

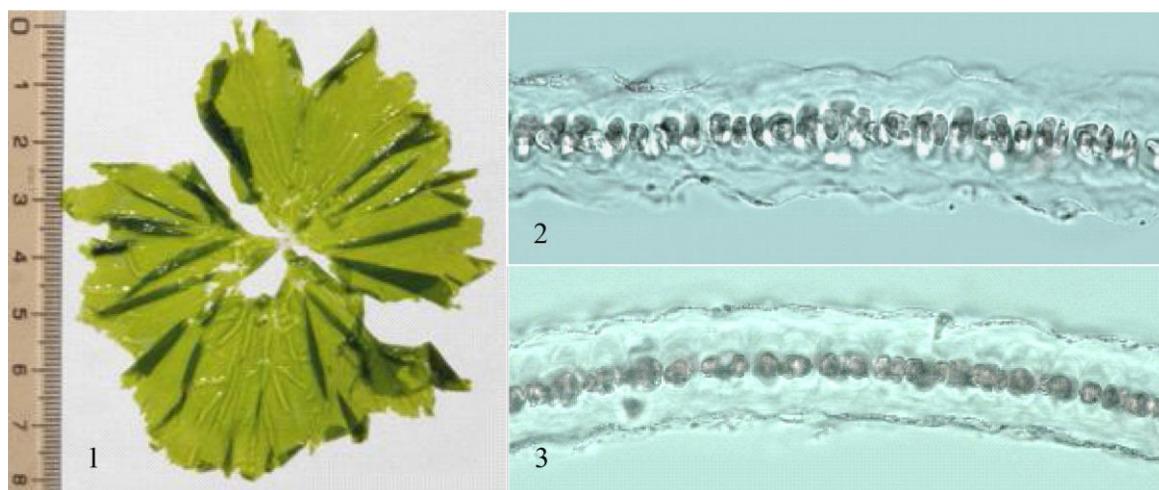


Рисунок 20 – *Monostroma grevillei*. 1 – внешний вид взрослого растения; 2 – срез пластины, показывающий утолщение клеточной оболочки и неравномерное распределение слизи; 3 – срез средней части слоевища

## Семейство Kornmanniaceae Golden et Cole

### Род *Kornmannia* Bliding

Тонкие, нежные, слегка слизистые пластины, состоящие из мелких, расположенных группами по 2-16 клеток, отделенных друг от друга утолщенными слизистыми промежутками. Основание пластинок дисковидное,

развивающееся из стелющихся нитей. Размножение четырехжгутиковыми зооспорами, апланоспорами и гаметами. Атлантические популяции бесполое, Тихоокеанские бесполое и половые. Широко распространена в умеренных водах Северной Атлантики и Северной Пацифики.

Известны два вида рода (таблица 8), из них в Авачинской бухте была найдена только *K. zostericola*, которая является эпифитом морских трав, красных и бурых водорослей. Этот вид является узкоареальным, приурочен к северному полушарию. Северной границей его ареала является побережье Канады (Арктика), южной – тихоокеанское побережье Мексики.

Таблица 8

Видовой состав рода *Kornmannia* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Kornmannia leptoderma</i>	Архипелаг Новая Земля	Северная Америка, Канада (Арктическая), Европа, Атлантические острова, Азия	Bliding, 1969; Н. Клочкова и др., 2009; Bae et al., 2010; Pedersen, 2011; Miller, 2012	Kjellman, 1883
<i>Kornmannia zostericola</i>	Калифорния, США	Арктическое и атлантическое побережья Европы, азиатское побережье Тихого океана	Перестенко, 1980; Lee, Kang, 2001; Н. Клочкова и др., 2009; Bae et al., 2010	Tilden, 1900

**19. *Kornmannia zostericola* (Tilden) Bliding –**

Корнманния зостеро́вая (рисунок 21)

*Типовое местообитание.* Калифорния, США.

*Ареал.* Произрастает в водах Тихого океана (Виноградова, 1974; Н. Клочкова и др., 2009; Lindeberg, Lindstrom, 2010).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Зинова, 1933, как *Prasiola fluviatilis*, цит. по Виноградова, 1974), район II (Н. Клочкова, 1976), район IV (Виноградова и др., 1978).

*Описание.* В чистых водах в норме растения выглядят как тонкие, нежные, слегка слизистые пластины ланцетовидной формы, 2-5 см длины и 0,5-1,6 см ширины, светло-зеленого цвета. Основание пластин трубчатое, заканчивается небольшим базальным диском. Пластинки до 22 мкм толщины, однослойные, клетки с поверхности пластин мелкие, субквадратные, 5-12 × 5-10 мкм, с утолщенными оболочками, расположены отчетливыми группами по 2-10 штук. Пространство, разделяющее эти группы, заполнено межклеточной слизью.

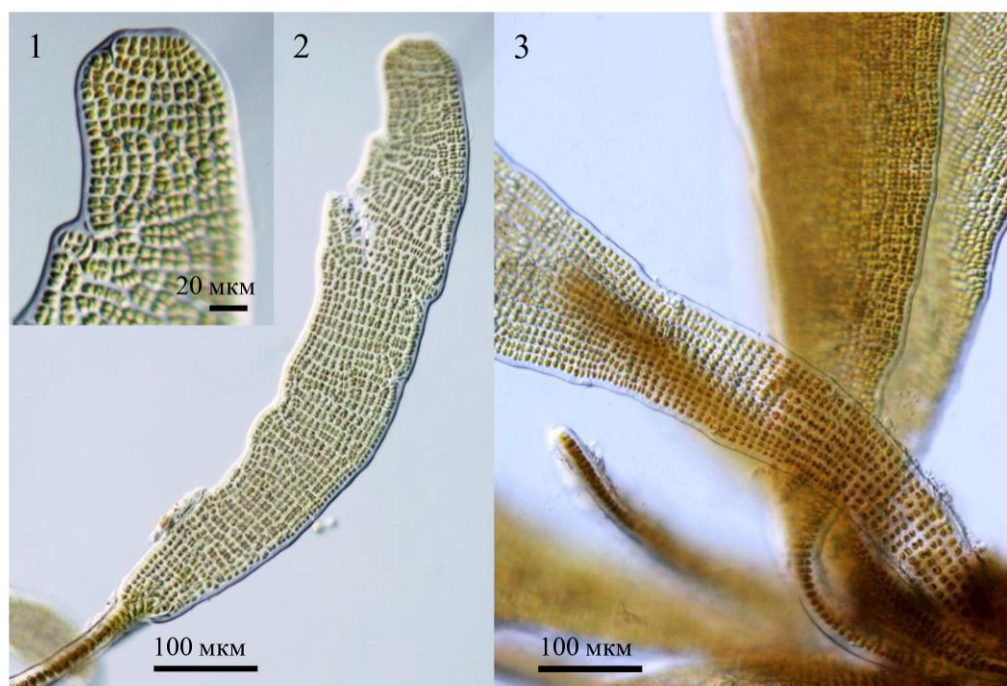


Рисунок 21 – Неотенически развитые растения *Kornmannia zostericola* с м. Западный. 1-2 – взрослое растение перед началом спороношения. Отдельно показана верхушка пластины, с которой начинается выгонка спор; 3 – несколько растений в разных стадиях развития пластины

*Экологическая характеристика.* Растет в нижнем горизонте литорали, на скалистом, илесто-песчаном с камнями грунтах, а также на антропогенных субстратах. В загрязненных местообитаниях Авачинской губы (бух. Сероглазка) встречается исключительно редко, обычно как эпифит морской травы *Zostera marina* и *Fucus evanescens*. Встречается в бух. Большая Лагерная на антропогенном субстрате и как эпифит *Z. marina*. Неотеническая форма *K. zostericola* была обнаружена в ноябре на скалистом грунте у м. Западный в условиях высокого прилива, при температуре воды 4°C (рисунок 21). Также был обнаружен в нижнем горизонте литорали в обрастании мидии.



*Сезонное развитие вида.* В местах с высоким загрязнением период вегетации вида сокращается до одного месяца, но время его появления может смещаться в зависимости от погодных условий. Обычно мы находили нормально развитые пластины с июля по сентябрь, или только в один из этих месяцев, но в 2011 г. популяции этого вида сформировали несколько генераций. Массовое развитие *K. zostericola* наблюдалось только однажды, в июле 2011 г. при среднесуточной температуре воздуха 13,6°C и среднем уровне влажности.

*Аномалии развития и уродства.* В хорошо прогреваемых эвтрофных водах у *K. zostericola* наблюдается разрастание и утоньшение пластины. При низких температурах (октябрь-ноябрь) наблюдается неотеническое развитие вида, когда он, не достигая размеров и формы взрослого растения, будучи даже менее 1 см высоты, начинает формирование репродуктивных органов (Очеретяна и др., 2015). В условиях сильного прогрева и хронического загрязнения в дамбе возле судоремонтного завода у представителей вида наблюдались дисплазия клеток и нарушение роста слоевища. В условиях высокого загрязнения слоевище *K. zostericola* становится чрезвычайно тонким, рвется и не хранится более 24 ч даже в холодильнике, превращаясь при замораживании и последующем оттаивании в кашу. В местах загрязнения нефтепродуктами в ее клетках появляются многочисленные темно-бурые включения (Очеретяна и др., 2015).

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.

### Семейство Ulotrichaceae Kützing

#### Род *Protomonostroma* Vinogradova

Однослойные, очень тонкие, нежные пластинки ярко- или бледно-зеленого цвета, с волнистыми, складчатыми, реже ровными краями и клиновидным основанием. Прикрепляются к субстрату ризоидами. Хлоропласт пластинчатый, с одним пиреноидом. Бесполое размножение четырехжгутиковыми зооспорами, лишенными красного светочувствительного глазка, при этом наблюдается смена пластинчатого макроскопического и одноклеточного бесполого поколений (Виноградова, 1979; Перестенко, 1980; Н. Ключкова и др., 2009).

Типовым и единственным видом в роде является *Protomonostroma undulatum* (Wittrock, 1866; Виноградова, 1969), являющийся широкоареальным биполярным видом.

Таблица 9

Видовой состав рода *Protomonostroma* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Protomonostroma undulatum</i>	Нурланн, Норвегия	Норвегия, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Западная Атлантика, Азия, Антарктические и субантарктические острова	Виноградова, 1969; Lee, 2008; Н. Клочкова и др., 2009; Pedersen, 2011; Wynne, 2011	Wittrock, 1866

## 20. *Protomonostroma undulatum* (Wittrock) Vinogradova –

Протомонострома волнистая (рисунок 22)

*Типовое местообитание.* Нурланн, Норвегия.

*Ареал.* Произрастает в водах Тихого и Атлантического океанов (таблица 9).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Гусарова, Семкин, 1986; Н. Клочкова, Березовская, 1997), район II (Н. Клочкова, 1976), район IV (Виноградова и др., 1978).

*Описание.* Взрослые слоевища представляют собой однослойные, очень тонкие и нежные пластинки ярко- или бледно-зеленого цвета. С самого начала роста формируются как нить и позже, при продольном делении клеток, как пластинка. Форма взрослых растений изменяется от округло-овальной до неправильной, размеры от 5 до 20 см в поперечнике. Характерной особенностью этого вида является различие в размерах клеток между центральной и краевыми частями пластины в ее базальной части. У края пластины они мельче, чем вдоль ее центральной осевой части. Размеры клеток в зависимости от участка пластины

колеблются от 10 до 90 мкм в поперечнике.

*Экологическая характеристика.* Произрастает в среднем и нижнем горизонтах литорали в условиях умеренной прибойности на камнях и скалах. Стеногалинный вид, не переносит длительное опреснение.

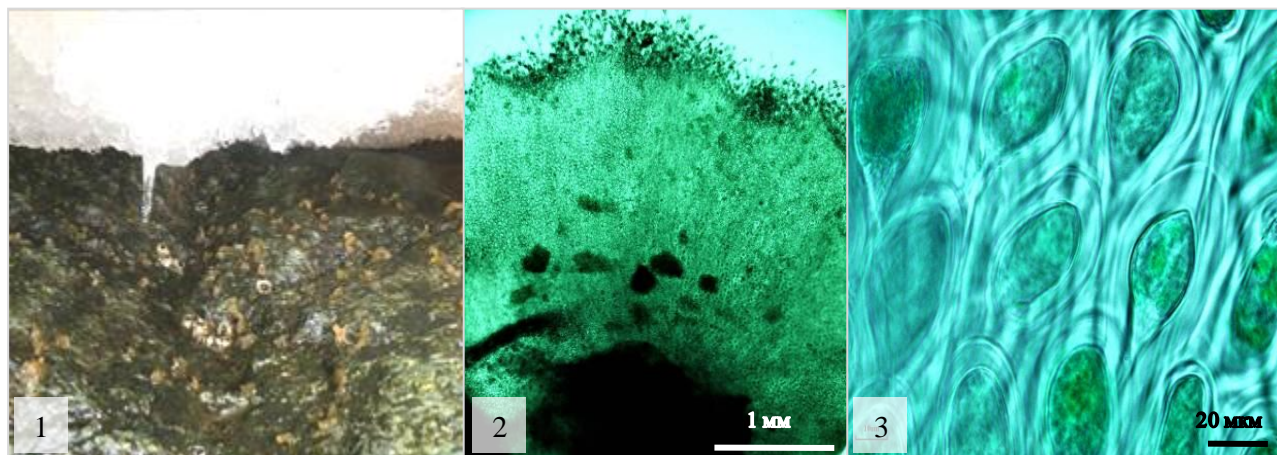


Рисунок 22 – Зимняя генерация *Protomonostroma undulatum*. 1 – камень, покрытый микроскопическими растениями *P. undulatum*; 2 – внешний вид растения под микроскопом. 3 – вытянутые клетки в базальной ризоидальной части пластины

*Сезонное развитие вида.* Этот вид присутствует в альгоценозах не постоянно. В 2009 г. его массовое развитие пришлось на июнь-июль при среднесуточной температуре воздуха 7-10°C. Однако в тот год она дала только одну генерацию. В последующие три года (до 2012 г.) она давала по две генерации с разным промежутком времени. В 2010 г. первая генерация появилась с апреля по май, а вторая в сентябре. В 2011 г. первая генерация развивалась с апреля до июля, а следующая генерация была обнаружена только в марте 2012 г. В то время неотенически развитые растения находились под толстым слоем снега, на валунах в литоральной зоне. Их размеры достигали от нескольких мм до 1-2 см (рисунок 22).

*Аномалии развития и уродства.* У макроскопических растений из летних популяций не обнаружены.

*Отношение к загрязнению.* Мезосапробный вид.

Семейство *Ulvaceae* BorgРод *Percursaria* Borg

Зрелое слоевище представляет собой неразветвленную двурядную нить. Клетки включают один пристеночный хлоропласт с 1-4 пиреноидами. Жизненный цикл с изоморфной сменой гаметофита и спорофита. Бесполое размножение четырехжгутиковыми зооспорами, половое двухжгутиковыми анизогамными гаметами. Иногда наблюдается высвобождение зооспор и гамет из одного и того же слоевища (Виноградова, 1979; Guiry, Guiry, 2017). Для данного рода известен 1 вид (таблица 10), являющийся биполярным мультизональным представителем зеленых водорослей.

Таблица 10

Видовой состав рода *Percursaria* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Percursaria percursa</i>	Дания	Дания, Канада (Арктическая), Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Карибские острова, Западная Атлантика, Африка, Юго-западная Азия, Азия, Австралия, Новая Зеландия, Антарктические и субантарктические острова	Yoshida, 1998; Bárbara et al., 2005; Brodie et al., 2007; Boraso, Zaixso, 2011	Rosenvinge, 1893

**21. *Percursaria percursa* (C. Agardh) Rosenvinge –**

Перкурсария пронизанная (рисунок 23)

*Типовое местообитание.* Дания.

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Гусарова, Семкин, 1986), район III (Виноградова, 1978), район IV (Виноградова, 1979).

*Описание.* Тонкие, вялые, мягкие на ощупь нити, состоящие из двух рядов клеток, погруженных в общий слизистый чехол. В базальной части нити могут быть однорядными, однако такие участки очень короткие, состоят из нескольких

клеток. Клетки, формирующие клеточные ряды, субквадратные, прямоугольные, или неопределенных неправильных очертаний. Хлоропласт пластинчатый, включает 3-4 пиреноида, занимает почти всю длину клетки. В период формирования зооспорангиев и гаметангиев деление клеток в верхней части слоевища становится асинхронным, в результате симметричное строение нитей нарушается.



Рисунок 23 – *Percursaria percura*. 1 – микрофотография участка двурядной нити; 2 – многочисленные нити, спутанные вместе в литоральных выбросах

*Экологическая характеристика.* Обнаружена в Авачинской губе только однажды в небольшом количестве среди плавающих нитчатых зеленых и синезеленых водорослей в стерильном состоянии. Предположительно, появляется эпизодически и до наших исследований в районе не указывалась (Н. Клочкова, Березовская, 1997, Н. Клочкова и др., 2009).

*Аномалии развития и уродства.* Утолщение клеточных оболочек.

*Отношение к загрязнению.* Не определен ввиду отсутствия сезонных данных.

### **Род *Ulva* Linnaeus emend. Thuret**

Слоевище имеет вид складчатой пластины или же более менее узких пластинок с остатками полости, или разветвленных трубок разной ширины. Оно образуется из прикрепленной к субстрату улотриксоподобной нити. Рост пластинчатого слоевища происходит благодаря диффузному клеточному делению, в основном по краю. Прикрепление к субстрату осуществляется ризоидальными клетками у основания, иногда формируя базальный диск. Изоморфная смена форм

развития, мейоз спорический. Репродуктивными могут стать все клетки слоевища, кроме ризоидальных и некоторых клеток основания. Бесполое размножение четырехжгутиковыми зооспорами; половое двухжгутиковыми анизогамными и изредка изогамными гаметами (Виноградова, 1974).

Согласно данным Algaebase (Guiry, Guiry, 2017), разными исследователями для этого рода было описано около 594 вида, из них валидными являются 129. Большинство из них широкоареальные. В приложении 3 мы приводим информацию по 18 из них.

## **22. Вид *Ulva clathrata* (Roth) C. Agardh – Кишечница решетчатая (рисунок 24)**

*Типовое местообитание.* Балтийское море.

*Ареал.* Встречается повсеместно в южном и северном полушариях (Lee, Kang, 2001; John et al., 2004; Titlyanov et al., 2015).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Зинова, 1933), район II (Виноградова и др., 1978), район III (Виноградова, 1978), район IV (Зинова, 1940).

*Описание.* Слоевище в виде многократно разветвленных или неразветвленных трубчатых кустиков 3-30 см высоты и 0,2-40 см ширины, ярко-зеленого цвета, прикрепляется небольшим базальным диском. Боковые стенки трубок, даже самых узких, не смыкаются. Боковые ветви нескольких порядков. Некоторое время после начала формирования они могут представлять собой однорядную нить. Клетки с поверхности в нижней трети слоевища крупные, округло-прямоугольные, до  $30 \times 50$  мкм, расположены беспорядочно, очень редко собраны в извилистые или изгибающиеся и теряющиеся ряды, имеют по 2-3 пиреноида.

*Экологическая характеристика.* Один из наиболее массовых видов зеленых водорослей. В Авачинской губе был найден в бух. Большая Лагерная, Малая Лагерная, Моховая и Сероглазка, а также на побережье около м. Казак. Развивается преимущественно в литоральной зоне шельфа на разных типах грунтов, предпочитает умеренную и слабую прибойность. Хорошо переносит загрязнение и перепады солености, сильное осушение. Единичные экземпляры

встречаются также в сублиторали.

*Сезонное развитие вида.* Летний эфемер, пик развития приходится на июль-август. К концу сентября постепенно исчезает.

*Аномалии развития и уродства.* Отсутствуют.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.

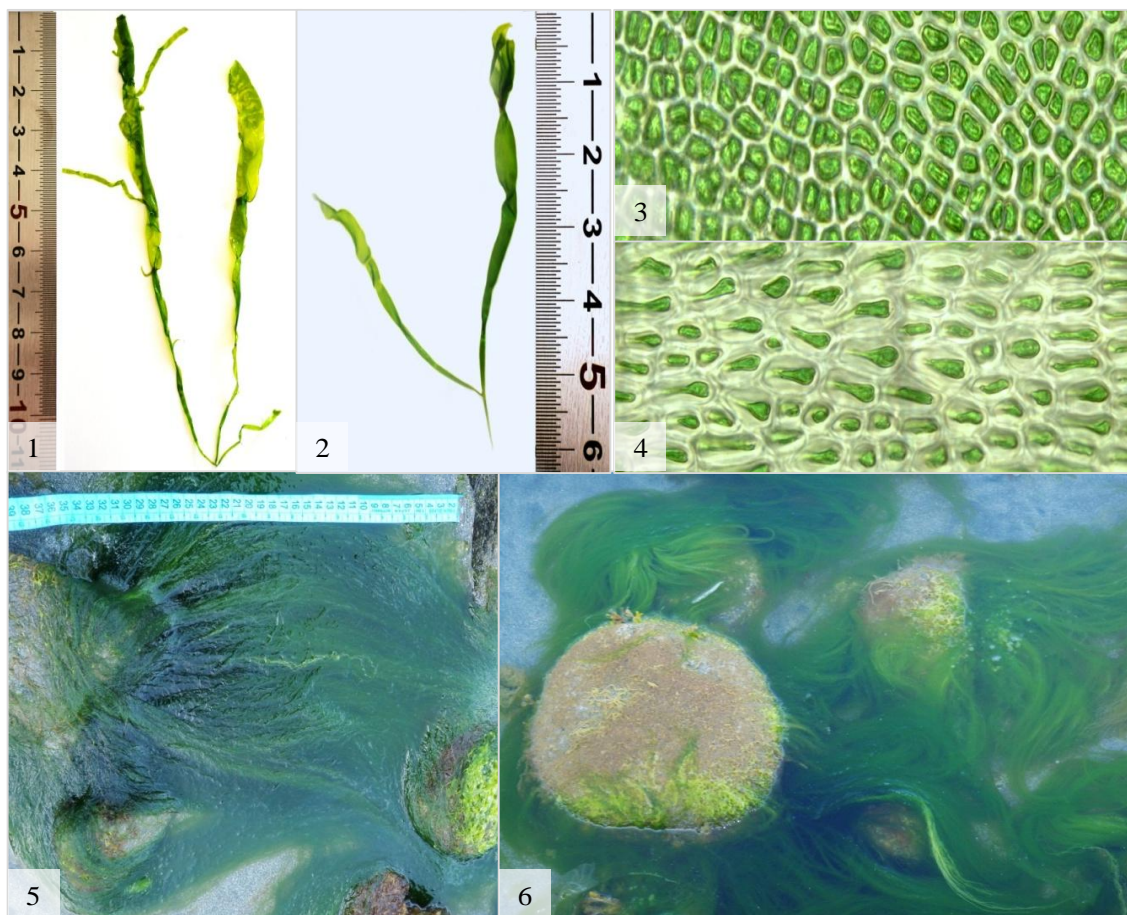


Рисунок 24 – *Ulva clathrata*. 1-2 – внешний вид растений; 3 – клетки с поверхности слоевища; 4 – нижняя ризоидальная часть слоевища с более вытянутыми клетками; 5-6 – густые литоральные заросли вида на камнях

### **23. *Ulva linza* Linnaeus** – Кишечница линзовидная (рисунок 25)

*Типовое местообитание.* Англия.

*Ареал.* Встречается повсеместно в южном и северном полушариях (Norris, 2010; Kontula, Fürhapter, 2012; Titlyanov, Titlyanova, 2012).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Зинова, 1933), район II (Виноградова и др., 1978), район III (Виноградова, 1978), район IV (Зинова, 1940).

*Описание.* Широко- или узколанцетовидные пластины с клиновидным основанием и небольшой подошвой, 15-20 см высоты и 1,5-4 см ширины. В отдельных случаях могут достигать 35 см высоты и 8 см ширины. Пластина обычно двухслойная, образуется в результате плотного смыкания однослойных стенок трубчатого слоевища. На самых ранних стадиях развития и во взрослом состоянии остатки внутренней полости обнаруживаются лишь в ножке и по краям пластины. Клетки с поверхности в центральной части слоевища располагаются более или менее отчетливыми рядами, имеют неправильно-округлую, изодиаметрическую форму, хлоропласт включает 1 или очень редко 2 пиреноида. В средней и нижней частях слоевища клетки изодиаметрические,  $12-30 \times 10-20$  мкм, в верхней части – более угловатые.



Рисунок 25 – *Ulva linza*. 1-3 – внешний вид растений; 4 – срез слоевища, показывающий два слоя клеток и полость между ними; 5 – нижняя ризоидальная часть слоевища с вытянутыми клетками; 6 – клетки с поверхности слоевища; 7 – вид в природной среде

*Экологическая характеристика.* В отличие от предыдущего вида встречается у нижнего горизонта литорали и в сублиторали до глубины 3 м. В



отдельных местах формирует заметные скопления в сублиторальной зоне шельфа. Встречается повсеместно, по всей акватории Авачинской губы.

*Сезонное развитие вида.* В отдельные годы дает по две генерации: более короткую весеннюю, развивающуюся в мае, и летне-осеннюю, встречающуюся с июля по сентябрь. В эвтрофной среде вид имеет достаточно высокую скорость роста, поэтому не исключено, что его летние и осенние заросли формируются представителями нескольких перекрывающихся между собой генераций.

*Аномалии развития и уродства.* У некоторых образцов в местах с сильным нефтяным загрязнением отмечалась дисплазия клеток и увеличение межклеточного пространства.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид. В условиях загрязнения, особенно органического, растения сильно увеличиваются в размерах, достигая иногда 45 см длины.

#### **24. *Ulva fenestrata* Postels et Ruprecht** – Ульва продырявленная (рисунок 26)

*Типовое местообитание.* Восточная Камчатка.

*Ареал.* Встречается повсеместно, в южном и северном полушариях (Перестенко, 1980; Scagel et al., 1989; Silva et al., 1996; Н. Клочкова и др., 2009, Т. Клочкова и др., 2013).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Савич, 1914, как *Ulva lactuca* f. *latissima*), район II (Н. Клочкова, 1976), район III (Виноградова, 1974), район IV (Kjellman, 1889, как *Ulva rigida*).

*Описание.* Пластины жесткие, тонкие, цельные или перфорированные, простые или рассеченные на лопасти, либо надорванные, 25-30 см в поперечнике, ярко- или темно-зеленого цвета, прикрепляются к субстрату небольшой подошвой, образованы двумя слоями клеток. Их внешние и внутренние оболочки слегка утолщены. Клетки с поверхности четырех- и шестиугольные, неправильной формы, округлые или угловатые, 8-30 × 8-25 мкм, на поперечном срезе до 50 мкм высоты и 25 ширины.

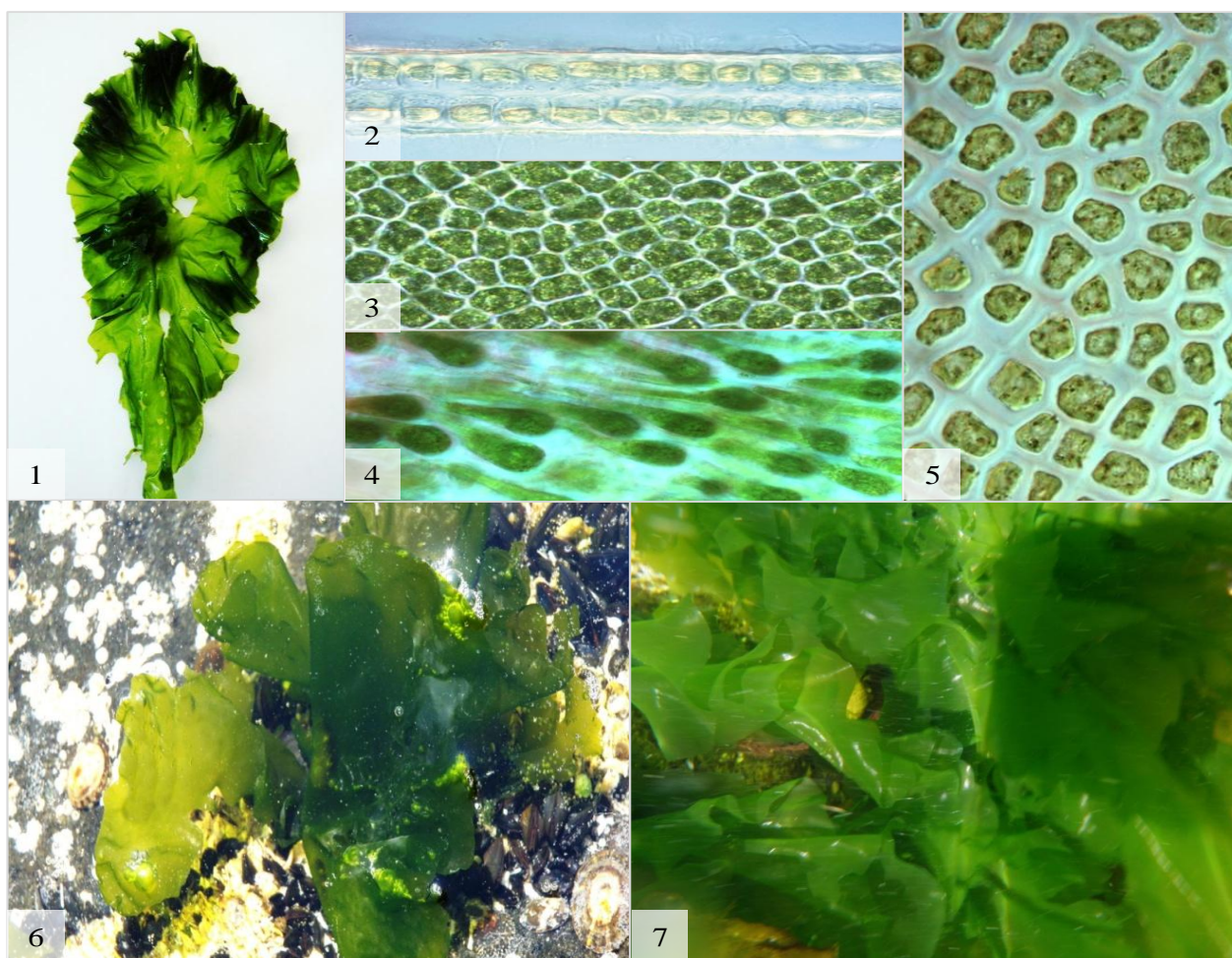


Рисунок 26 – *Ulva fenestrata*. 1– внешний вид растения; 2 – срез слоевища, показывающий два слоя клеток и полость между ними; 3 – клетки с поверхности слоевища; 4 – нижняя ризоидальная часть слоевища с вытянутыми клетками; 6-7 – растения под водой

*Экологическая характеристика.* В Авачинской губе встречается повсеместно, в широком диапазоне глубин (от нижнего горизонта литорали до 5 м глубины) и изменений прибойности. Растет на камнях, скалах, как эпифит и эпизоид. Может встречаться на заиленном грунте, прикрепляясь к небольшим камешкам.

*Сезонное развитие вида.* Вегетирует практически круглый год, но при этом разные генерации вида меняют глубину произрастания. С апреля по май включительно растет в сублиторали, при повышении температуры в июне поднимается к летнему нолю глубины и выходит в нижний горизонт литорали. Наибольшего обилия достигает в июле-августе. Массовое развитие наблюдается и в сентябре.

*Аномалии развития и уродства.* В солоноватоводных эвтрофных условиях

может увеличиваться в размерах, но при этом становится тоньше. В таких условиях период вегетации вида сокращается до 2-3 недель.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.

## **25. *Ulva prolifera* Müller** – Кишечница пролиферирующая (рисунок 27)

*Типовое местообитание.* Дания.

*Ареал.* Встречается практически повсеместно, в южном и северном полушариях, исключением являются Американское арктическое побережье и антарктические и субантарктические острова (Taylor, 1960; Н. Клочкова и др., 2009, Lindeberg, Lindstrom, 2010).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Савич, 1914, как *Enteromorpha prolifera* и как *Enteromorpha intestinalis*, цит. по Виноградова, 1974), район II (Н. Клочкова, 1976), район III (Виноградова, 1974), район IV (Зинова, 1940, как *Enteromorpha fascia*, цит. по Виноградова, 1974).

*Описание.* Трубочатые, обильно разветвленные, светло-зеленые кустики до 20 см высоты. Трубки двуслойные, однослойные у краев и в самой нижней части слоевища, раздутые или спавшиеся, разной ширины, от 0,1 до 2 см, суженные к основанию. Широкие слоевища, как правило, спавшиеся и уплощенные. Прикрепляется к субстрату небольшой подошвой, в самом основании развивается ножка. Боковые ветви отходят без какого-либо порядка и их толщина не зависит от порядка ветвления слоевища. Хлоропласты в клетках содержат 1, очень редко 2 пиреноида. С поверхности слоевища в его средней и верхней частях клетки угловатые или прямоугольные, размером  $18-30 \times 5-8$  мкм, расположены беспорядочно. В нижней части слоевища клетки располагаются продольными и поперечными рядами.

*Экологическая характеристика.* В Авачинской губе встречается повсеместно, в среднем, реже нижнем горизонтах литорали, на всех типах грунтов, в условиях разной прибойности. Предпочитает закрытые от прямого воздействия волн участки побережья. Хорошо переносит нефтяное и другое загрязнение, осушение и опреснение. Один из самых полисапробных видов.

*Сезонное развитие вида.* Встречается с мая по октябрь, при этом пик массового развития в июне-июле. В августе этот вид может быть еще достаточно обильным или уже уменьшаться в количестве. В отдельные годы, например в 2011 г., отсутствовала весной и летом и дала немногочисленную генерацию только в сентябре.

*Аномалии развития и уродства.* Не обнаружены.

*Отношение к загрязнению.* Полисапробный вид.

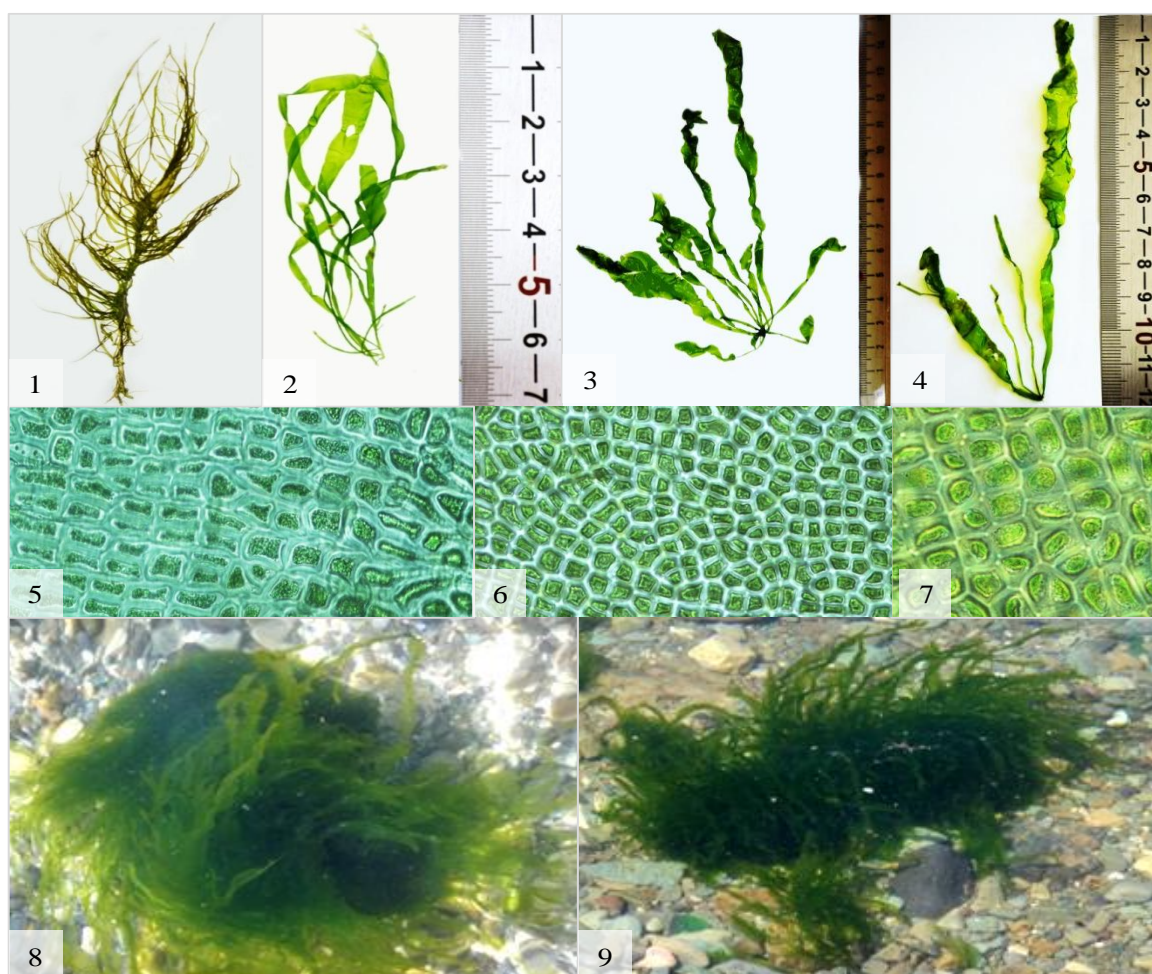


Рисунок 27 – *Ulva prolifera*. 1-4 – внешний вид растения; 5 – клетки нижней ризоидальной части растения; 6-7 – клетки с поверхности средней части слоевища; 8-9 – куртины растений под водой

### Род *Ulvaria* Ruprecht

Зрелый таллом воронкообразный или в виде расширенной однослойной пластины до 30 см длины, прикрепляющейся к субстрату базальным диском. Толщина пластины варьирует от 15 до 75 мкм, постепенно утолщаясь к краю. Размножение двухжгутиковыми гаметами и четырехжгутиковыми зооспорами.

Характерно наличие бурого пигмента. Особенно хорошо его видно при гербаризации растений, так как они приобретают коричневатый цвет.

Типовым видом является *U. fusca* (таблица 11). В настоящее время валидными видами этого рода считают морские виды *U. splendens*, *U. obscura* и *U. shepherdii*. Два первых вида являются широкоареальными и имеют практически одинаковое распространение. Вид *U. shepherdii* является эндемом Австралии (Womersley, 1971).

Таблица 11

Видовой состав рода *Ulvaria* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Ulvaria obscura</i>	Европа	Европа, Северная и Южная Америка, Арктика, Атлантические острова, Африка	Dizerbo, Herpe, 2007; Boraso, Zaixso, 2011; Нор et al., 2012	Kützing, 1843
<i>Ulvaria shepherdii</i>	Австралия	Южная Австралия	-	Womersley, 1971
<i>Ulvaria splendens</i>	Алеутские о-ва	Европа, Северная и Южная Америка, Азия, Атлантические острова (Гренландия)	Brodie et al., 2007; Dizerbo, Herpe, 2007; Н. Ключкова и др., 2009	Ruprecht, 1850

**26. *Ulvaria splendens* Ruprecht** – Ульвария блестящая (рисунок 28)

*Типовое местообитание.* Алеутские о-ва.

*Ареал.* Встречается в Тихом, Атлантическом и Северном Ледовитом океанах (Scagel, 1957; Lindstrom, 1977; Н. Ключкова и др., 2009; Miller, 2012).

*Распространение у восточной Камчатки.* Район I (Савич, 1914), как *Monostroma fuscum*), район II (Виноградова, 1967, *Ulvaria fusca*), район III (Виноградова, 1967, как *Ulvaria fusca*), район IV (Kjellman, 1889, как *Monostroma splendens* и как *M. fuscum*).

*Описание.* Слоевище пластинчатое, цельное, жесткое, до 20 см в поперечнике. В районах с высоким содержанием в воде растворенных

органических веществ пластины могут вырастать до 40-60 и более см в поперечнике. В основании пластины развита короткая, едва заметная, уплощенная ножка с небольшой подошвой. Цвет живых растений светло- или темно-зеленый, высушенных – грязно-зеленый, с бурыми пятнами и штрихами. Пластины до 50 мкм толщины, образованы одним слоем клеток. Клетки с поверхности слоевища угловатые, до 20-25 мкм в поперечнике, тонкостенные.



Рисунок 28 – *Ulvaria splendens*. 1 – внешний вид растения; 2 – срез слоевища; 3 – клетки с поверхности слоевища с многочисленными аномальными бурыми включениями; 4-5 – заросли вида под водой в монодоминантных сообществах (4) и в сообществах с бурыми водорослями

*Экологическая характеристика.* В Авачинской губе встречается повсеместно, в литоральной и сублиторальной зонах. В отдельные месяцы года является доминантом литоральных сообществ. Характеризуется как эврибонтный вид, может вегетировать в очень широком диапазоне температуры воды (от  $-1,5^{\circ}\text{C}$  до  $23^{\circ}\text{C}$ ) и воздуха (от  $-6^{\circ}\text{C}$  до  $27^{\circ}\text{C}$ ). Хорошо переносит опреснение и

гипервысокую эвтрофикацию. В солоноватоводной среде приобретает трубчатую форму.

*Сезонное развитие вида.* Вегетирует практически круглый год, последовательно сменяя одну генерацию на другую. В холодное время менее обилен, чем в теплое. В 2011 г. отсутствовал в апреле и декабре во всех местах исследований. Предположительно, мог быть вытеснен из сообществ зеленых водорослей другими видами, для которых условия обитания оказались более благоприятными. Однако, возможно, это было связано с дискомфортным для вида температурным режимом, поскольку в тот год среднемесячная температура в декабре составила  $-7^{\circ}\text{C}$ .

*Аномалии развития и уродства.* В местах загрязнения нефтепродуктами в клетках появляются темно-бурые включения.

*Отношение к загрязнению.* Исключительно полисапробный вид. Хорошо переносит сильное загрязнение СПАВ и биогенами.

## Семейство Chlorochytriaceae Cohn

### Род *Chlorochytrium* Cohn

Род *Chlorochytrium* и его типовой вид *C. lemnae* был описан как паразит пресноводных высших водных растений *Lemna trisulca* (Cohn, 1872). В настоящее время известно, что часть описанных когда-либо видов *Chlorochytrium* представляет собой стадию развития в гетероморфном жизненном цикле нитчатых зеленых макроводорослей порядка Ulotrichales (Kornmann, 1964; Sussmann et al., 1999). Молекулярно-генетическое изучение кодиолум- и хлорохитриум-подобных растений с американского побережья Северной Пацифики показало их идентичность и принадлежность к роду *Acrosiphonia*, а именно *A. arcta* (Sussmann et al., 1999). Эти исследования подтвердили предположение П. Корнманна (Kornmann, 1964), что у макроскопических зеленых водорослей одноклеточная стадия может существовать как в форме кодиолум-подобных (прикрепленных к субстрату ножкой), так и хлорохитриум-подобных (свободноживущих) растений. Мы находили кодиолум-подобные и хлорохитриум-подобные растения вместе в

смешанных пробах образцов, собранных в Авачинской губе у м. Санникова.

В отношении вида *Chlorochytrium inclusum*, указывавшегося в дальневосточной альгофлоре (Виноградова, 1979), после изучения цикла развития атлантического вида *Spongomorpha aeruginosa* в лабораторных культурах это название было закреплено за ее одноклеточной генерацией (Kornmann, 1964). Таким образом, использование его для одноклеточных генераций дальневосточных представителей акросифоновых водорослей стало невозможным. В статье Г.Г. Жигадловой (2011) приведен список эпи- и эндофитов камчатских представителей рода *Palmaria*, и на основании нахождения в изученном материале эндофитов, похожих на *C. inclusum*, в состав камчатской альгофлоры была включена *Spongomorpha aeruginosa*. Мы полагаем, что это ошибочно, поскольку основанием для этого может быть только нахождение у Камчатки макроскопических растений этого вида. Этот атлантический вид должен быть исключен из состава альгофлоры Камчатки.

### ***Chlorochytrium* sp.** – Хлорохитриум (рисунок 29)

В наших исследованиях хлорохитриум-подобные зеленые водоросли встречались как эпи- и эндофиты. Последние были найдены в стволиках бурой водоросли *Laminaria bongardiana* sensu lato. Глубина проникновения клеток зеленых водорослей в ткани растения-хозяина была разной. В одних случаях они были погружены в мелкоклеточный слой меристодермы, в других – в крупноклеточный слой внутренней коры. Клетки эндофита всегда располагались в межклеточном пространстве базифита и были малодеформированными, несмотря на высокую плотность окружающих их клеток базифита. Они имели шаровидную или овальную форму, близкую к таковой у свободноживущих хлорохитриумов, и их размеры составляли 20–63,5 × 16,7–63,5 мкм. На поверхности стволика ламинарий развивались и другие эпифиты, в таких случаях хлорохитриум-подобные клетки находились под их массивным наслоением.

Эпифитная форма *Chlorochytrium* sp. встречалась чаще, чем эндофитная. Ее клетки были шаровидными, овальными, яйцевидными или имели неопределенные



очертания, их размеры ( $40,4 \times 39,1$  мкм) были в среднем несколько крупнее, чем у представителей эндофитной формы, но меньше, чем у свободноживущей.

Хлорохитриум-подобные растения, встречались как на поверхности, так и во внутренних тканях черешков ламинарий, формировали продукты размножения. При этом клетки находились на разных стадиях фертилизации.

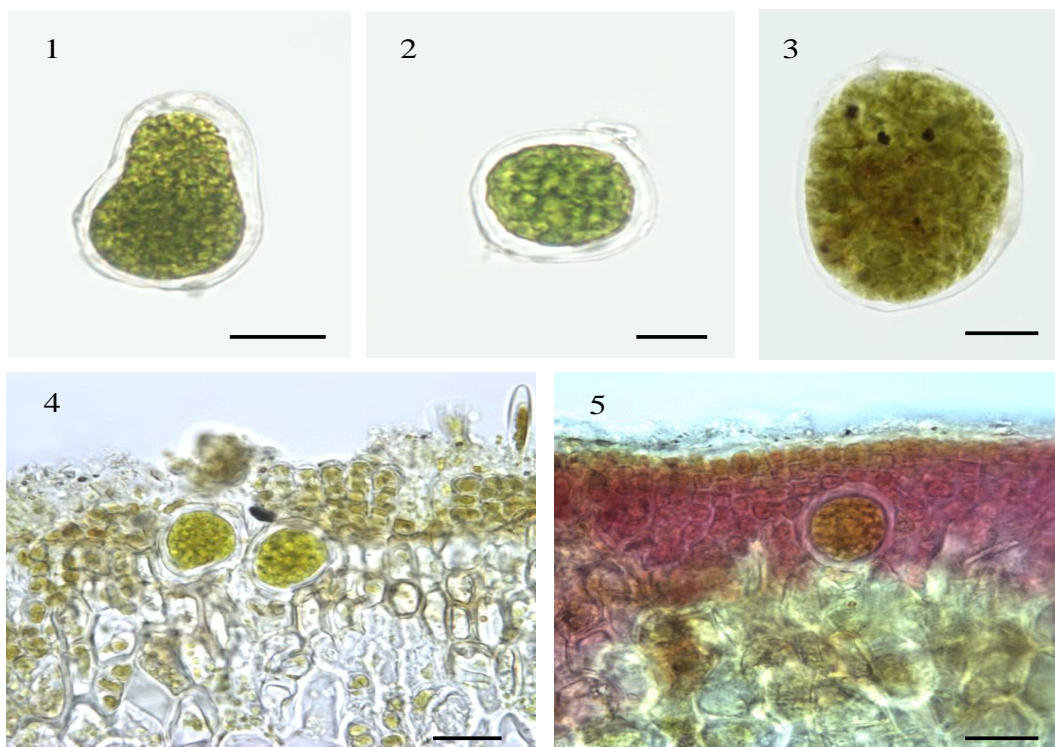


Рисунок 29 – Хлорохитриум-подобная зеленая водоросль (*Chlorochytrium* sp.) из Авачинской губы, 2013 г. 1-3 – свободноживущие формы; 4-5 – эндофитные формы в стволиках *Laminaria bongardiana*. Масштабная линейка: 20 мкм

Кроме хлорохитриум-подобных водорослей, в наших пробах, собранных на литорали, встречались представители порядка Ulotrichales – виды родов *Acrosiphonia*, *Ulothrix* и *Urospora*. Известно, что в цикле развития каждого из них имеется одноклеточная хлорохитриум- или кадиолум-подобная стадия (Виноградова, 1979). Поэтому определить, к какому виду или видам указанных родов принадлежали изученные нами одноклеточные растения, не представлялось возможным (Климова и др., 2014).

В целом наши исследования показывают, что Хлорохитриум имеет низкую избирательную способность к субстрату и могут встречаться как эндофиты, так и свободноживущие и существовать в двух разных морфологических формах.

Внедряться в качестве эндофитов они могут не только в пластинчатые красные, но и в бурые ламинариевые водоросли. Такая гибкая стратегия воспроизводства представителей отдела Chlorophyta, имеющих гетероморфные циклы развития, и их способность переживать холодный зимний период в слоевищах других водорослей определяют их активное участие в формировании «зеленых приливов» в местах с высокой антропогенной нагрузкой (Климова и др., 2014).

#### **4.2 Фитогеографические особенности альгофлоры зеленых водорослей района исследования**

Важнейшей характеристикой региональных флористических комплексов является определение степени их оригинальности. Она тем больше, чем больше во флоре эндемичных и узкоареальных видов, придающих ей неповторимое своеобразие, особенно тогда, когда они являются доминантами или субдоминантами растительных сообществ. Утрата таких видов ведет не только к сокращению биоразнообразия, но и превращает флору в банальную, состоящую из широкоареальных видов. В этом случае она ничем не отличается от обедненных флор других районов, порой весьма отдаленных в географическом отношении.

Антропогенное загрязнение Авачинской губы, как уже было сказано выше, привело к катастрофическому снижению биоразнообразия ее макрофитобентоса (Н. Ключкова, Березовская, 2001). Он в настоящее время на большей части ее побережья слагается сообществами эфемерных зеленых водорослей. Их фитогеографический состав в научной литературе уже рассматривался (Виноградова, 1974, 1979; Н. Ключкова и др., 2009), и к настоящему времени хорошо известно, что среди камчатских зеленых водорослей эндемичные виды отсутствуют, и большинство из них имеют очень широкие ареалы.

Мы решили выяснить насколько широко в Мировом океане распространены те роды зеленых водорослей, которые принимают активное участие в формировании «зеленых приливов» в Авачинской губе, насколько

многочисленны и разнообразны они по составу входящих в них видов и включают ли в свой состав эндемичные виды.

Анализ географического распространения в Мировом океане всех видов зеленых водорослей, входящих в изученные нами роды, в том числе не встречающихся в Авачинской губе, показал, что большинство из них, 64% от общего количества, имеют ареалы, ограниченные побережьем какого-либо одного континента (таблицы 2-11, приложения 1-3). При этом явной приуроченности родового и видового разнообразия зеленых водорослей к определенному полушарию не наблюдается. Они распространены достаточно дисперсно по всей акватории Мирового океана от Арктики до Антарктики. В то же время 30% видов, входящих в эти роды, встречаются только в северном, а 34% только в южном полушариях. Остальные представители зеленых водорослей характеризуются мультizonальным космополитическим распространением.

К районам максимального разнообразия видов зеленых водорослей относятся атлантическое побережье Европы и тихоокеанское побережье Азии. Другим районом с их достаточно заметным разнообразием являются восточная Австралия и Новая Зеландия. Наименьшее количество представителей зеленых водорослей включают в себя альгофлоры северных широт. Обращает на себя внимание обедненность альгофлоры африканского побережья Индийского океана, однако это связано, прежде всего, со слабой изученностью этого района.

Анализ эндемичных видов показал, что ими богата альгофлора Австралии и Новой Зеландии. Они составляют 32% видов от общей численности проанализированных нами родов. Вторым по количеству эндемичных видов районом Мирового океана является побережье Европы – 15% эндемичных видов от общего числа. Остальные районы Мирового океана характеризуются незначительным видовым разнообразием изученных родов. Отметим, что восточное побережье Атлантики богаче западного как по составу родов и видов, так и по числу узкоареальных видов. В Тихом океане наблюдается аналогичная картина.

Камчатская флора зеленых водорослей менее богатая видовым разнообразием, чем в одноширотных районах Северной Америки. Проведенный

нами анализ показывает ее абсолютную банальность. Так, из 27 вышеописанных видов 59% имеют биполярные, мультизональные ареалы и встречаются в Тихом, Атлантическом, Северном Ледовитом океанах, нередко в Индийском, т.е. повсеместно. Такими видами являются: *Acrosiphonia arcta*, *Blidingia chadefaudii*, *Blidingia minima*, *Monostroma grevillei*, *Percursaria percursa*, *Prasiola borealis*, *Protomonostroma undulatum*, *Rosenvingiella constricta*, *Ulothrix flacca*, *Ulothrix implexa*, *Ulva clathrata*, *Ulva linza*, *Ulva fenestrata*, *Ulva prolifera*, *Ulvaria splendens*, *Urospora penicilliformis*.

Широкое распространение по всему северному полушарию имеют 7 видов: *Acrosiphonia duriuscula*, *Blidingia subsalsa*, *Kornmannia leptoderma*, *Pseudothrix groenlandicus*, *Ulothrix pseudoflacca*, *Urospora elongata*, *Urospora wormskioldii*. При этом одни из них тяготеют к холодноумеренным водам, другие заходят в субтропики. Эндемов в камчатской альгофлоре зеленых водорослей нет.

Узкоариальными можно считать только три вида: *Urospora vancouveriana* и *Prasiola delicata*, которые встречаются на Тихоокеанском побережье Северной Америки, на Аляске и восточной Камчатке, и *Pseudothrix groenlandica*, встречающийся только в полярных и холодноумеренных водах северной части Тихого и Атлантического океанов.

Полученные нами данные показали, что сходства флор проанализированных районов связывается в единую систему на уровне более 40% и что альгофлора Авачинской губы при этом включается во флоры всех районов Мирового океана. При этом самый высокий уровень связи по видовому составу Chlorophyta она имеет с флорой Антарктического района. Это, с одной стороны, говорит о банальности флористического комплекса, участвующего в формировании «зеленых приливов», и опасности, которую несет их появление для биоразнообразия и оригинальности альгофлористического комплекса. С другой стороны, широкое участие в формировании «зеленых приливов» широкоареальных видов, характеризующихся мультизональным и космополитическим распространением, свидетельствует об их высокой приспособленности к изменениям климатической, гидрологической и экологической обстановок. Способность этих видов адаптироваться к неблагоприятному воздействию рассмотрена нами в главах 5-6.

## ГЛАВА 5. ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВ ВОДОРΟΣЛЕЙ, ФОРМИРУЮЩИХ «ЗЕЛЕННЫЕ ПРИЛИВЫ»

### 5.1. Условия произрастания водорослей в литоральной зоне Авачинской губы

Важными факторами, влияющими на произрастание литоральных водорослей-макрофитов и их развитие, являются соленость прибрежных вод, температурный и приливно-отливной режимы, количество фотосинтетически-активной радиации. В зависимости от места произрастания, литоральные сообщества подвергаются частому сильному опреснению. На соленость вод в самых верхних отделах шельфа Авачинской губы сильное воздействие оказывает сток рек Авача и Паратунка и сток выпускных канализационных коллекторов. Однако для литоральных водорослей основное влияние оказывают атмосферные осадки и селитебильные стоки, поступающие в прибрежье после сильных дождей и в период весеннего снеготаяния.

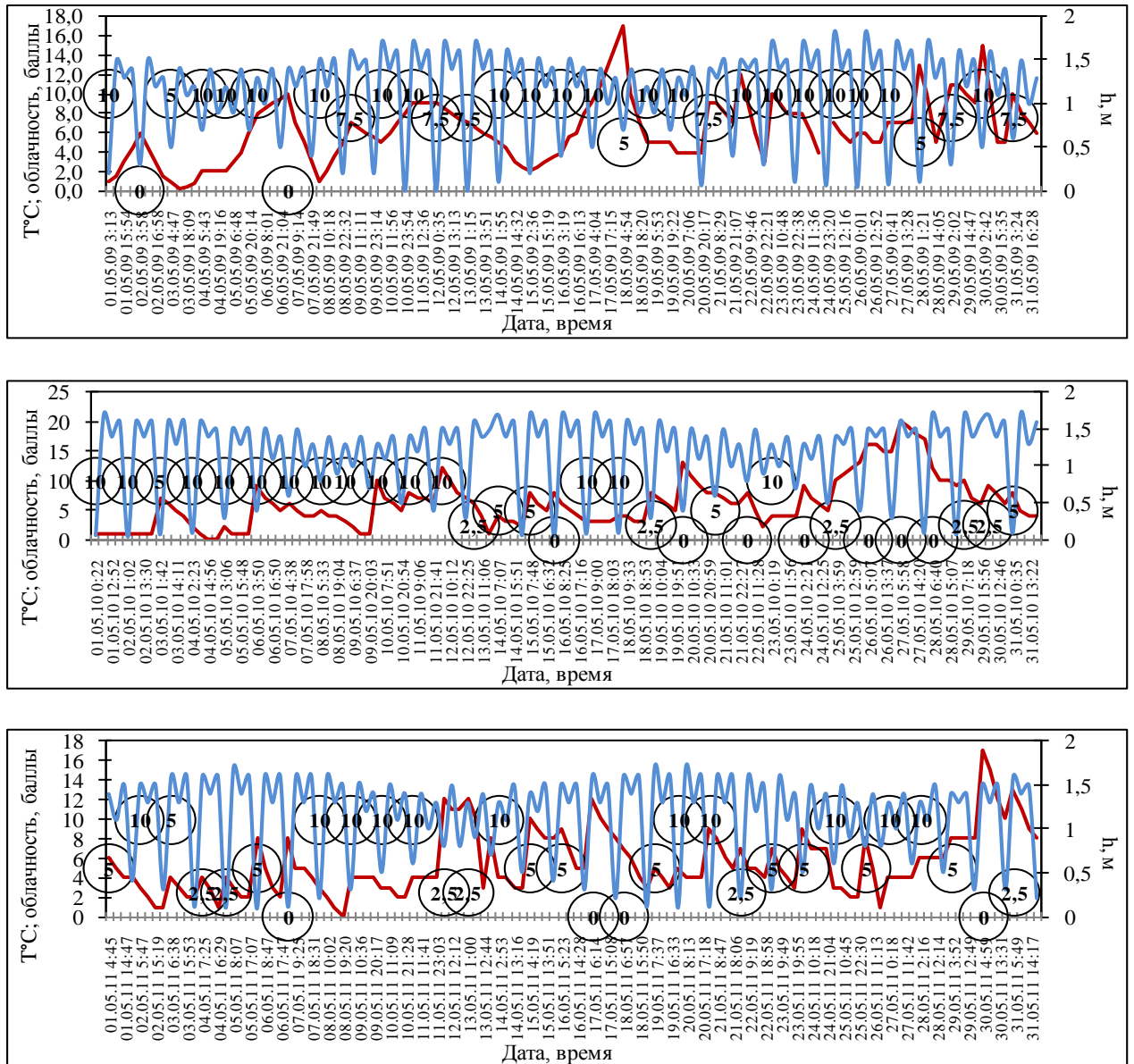
В связи с сезонными изменениями объемов речного стока и некоторыми климатическими особенностями годовые и межгодовые изменения солености в прибрежной акватории Авачинской губы довольно значительны. В период проведения исследований сильное опреснение зоны отливов и приливов наблюдалось в зимние месяцы, когда она была покрыта льдом и снегом. Так, в январе 2011 г. в акватории небольшого водоема, образовавшегося от разрушения дамбы, соединяющейся с акваторией губы только во время больших сизигийных приливов, из-за таяния снега и льда соленость воды весной едва достигала  $3,3\text{‰}$  (т.е. 9,4% от нормы). В это время сизигийные отливы приходились на дневное время, из-за активного прогрева воды температура в этом водоеме достигала  $3^{\circ}\text{C}$ , тогда как температура воздуха колебалась от  $-15^{\circ}\text{C}$  до  $1^{\circ}\text{C}$ .

Исследования, проведенные весной 2011 г, показали, что соленость в дамбе за весь период исследований с марта по май не превысила  $12,5\text{‰}$ , при этом в верхней сублиторали ее максимальное значение составило  $22,7\text{‰}$ . Температура

воды в этот период изменялась незначительно, без резких колебаний и была обычно на 5-7°C ниже температуры воздуха.

С июля по август в дневное время максимальный прогрев прибрежной водной массы в Авачинской губе достигал 16°C, а минимальный 13°C. Температура воздуха имела значительные колебания. Максимальное ее значение в дневное время составило 24°C, а минимальное 10°C. Такие значительные перепады температур (14°C), безусловно, оказывали влияние на эфемерные литоральные водоросли, и надо полагать, вызывали у них ответные реакции и определяли смену состава и структуры их сообществ.

Для определения направлений этих изменений и условий, благоприятных для массового развития видов или, напротив, сокращения их численности, нами был проведен анализ состояния среды их обитания. Среди факторов, влияющих на физиологическое состояние и биологию развития литоральных водорослей, огромное влияние оказывает, как об этом говорилось выше, температура. Она зависит от потока солнечного тепла и определяется длиной дня, интенсивностью освещения и состоянием атмосферы. В связи с этим наряду с изучением хода посуточных изменений температуры воздуха мы анализировали состояние облачности, используя принятые в гидрометеослужбе баллы: погода ясная, солнечная; переменная облачность без осадков; переменная облачность; в большей степени облачно; пасмурная погода без прояснений. Анализ этих данных, наряду с учетом воздействия температурного фактора и приливно-отливных колебаний, позволил нам определить количество неблагоприятных дней, в течение которых водоросли подвергались сильному ультрафиолетовому воздействию и сильному иссушению, или же сильному опреснению. Для проведения комплексного анализа суточные изменения этих факторов совмещались на одном графике, что позволило провести сравнительный анализ условий обитания водорослей в разные годы вегетации (2009, 2010 и 2011 г.). Результаты обобщения данных за май в 2009-11 г. показаны ниже на рисунке 30.



Примечание - Температура воздуха — ; отливы-приливы — ; облачность в баллах: 0 – погода ясная и солнечная, 2,5 – переменная облачность, без осадков, 5 – переменная облачность, 7,5 – в большей степени облачно, 10 – пасмурная погода без прояснений

Рисунок 30 – Изменения некоторых экологических факторов, воздействующих на состояние и развитие литоральных водорослей в мае 2009, 2010 и 2011 г.

Анализ приведенных выше данных показывает, что для мая в целом характерно большое количество облачных дней, до 58%. Большие сизигийные отливы приходятся на вечернее и ночное время, поэтому литоральные водоросли не испытывают сильного прогрета и иссушения. Высота приливов в это время достаточно большая, близкая к максимуму. Это позволяет водорослям населять не только самый верхний этаж литорали, но и супралитораль. Сильные перепады температуры воздуха выпадают на первую половину месяца. Общей

закономерностью изменения условий произрастания водорослей в мае является постепенное повышение температурного режима при его значительных межсуточных колебаниях, а также постепенное смещение уровня отлива к нулю глубины. Сравнение состояния облачности в разные годы показывает, что таковая в разные периоды месяца была разной. Так, май 2010 г. был значительно более холодным, чем май 2011 г. и особенно май предыдущего 2009 г. На прогрев атмосферного воздуха значительное влияние оказывала облачность. В 2009 г. она была самой высокой, особенно в период квадратурных приливов. С одной стороны, это препятствовало прогреву прибрежных вод, однако являлось благоприятным для водорослей верхнего горизонта литорали и супралиторальной каймы, которые в эту фазу приливов не заливались водой. Все это наложило определенный отпечаток на ценоотическую структуру сообществ зеленых водорослей и определило преимущества для определенных видов в их конкурентных взаимоотношениях.

Подробный анализ состава и структуры альгоценозов будет представлен в следующих разделах данной главы диссертации. Предварительно отметим, что низкая майская температура и высокий уровень приливов способствовали обильному развитию нитчатых водорослей, представителей родов *Ulothrix*, *Urospora* и *Acrosiphonia*.

Условия произрастания водорослей и смена состава и структуры альгоценозов определяются не только изменениями среднесуточной температуры, но в еще большей степени ее суточными перепадами. Особенностью весенних месяцев года, апреля и мая, является то, что ночная температура воздуха имеет отрицательные, а дневная – положительные значения (таблица 12). Растения верхней литорали в течение суток в ночное время претерпевают замораживание, днем оттаивают и продолжают свою вегетацию. Их способность сохранять при этом жизнедеятельность обусловлена их клеточным строением, высоким содержанием слизи в клеточных оболочках, формированием у представителей *Ulothrix* и *Urospora* слизистых чехлов, а у видов рода *Acrosiphonia* очень толстых, слоистых слизистых оболочек и густой протоплазмы. Эти же особенности



клеточной организации помогают нитчатым водорослям переносить сильное иссушение, особенно при солнечной ветреной погоде.

Таблица 12

Помесячные изменения минимальных (ночных) и максимальных (дневных) температур в I-III декадах разных месяцев вегетации водорослей в 2009, 2010 и 2011 г.

Декада	Год	Месяц									
		I	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
I	2009	-	-	0,8; +10	+7; +22	+12; +23	+12; +26	+9; +19	+5; +12	-5; +9	-11; -1
	2010	-15; -4	-8; +4	0; +10	+6; +20	+8; +18	+13; +24	+11; +24	+3; +17	-4; +5	-7; -4
	2011	-16; -4	-4; +4	0; +8	+7; +19	+6; +24	+14; +27	+11; +25	+3; +13	-5; +3	-11; 0
II	2009	-	-	+2; +17	+9; +27	+12; +24	+12; +24	+8; +19	+1; +11	-7; +4	-8; -1
	2010	-16; -5	-7; +4	+1; +13	+9; +21	+8; +28	+12; +24	+7; +20	+2; +12	-6; +5	-8; 6
	2011	-5; -4	-1; +4	+3; +12	+6; +15	+10; +19	+13; +21	+7; +17	+3; +12	-6; +4	-15; -1
III	2009	-	-	+2; +15	+10; +26	+12; +25	+12; +20	+5; +15	+0; +10	-13; +1	-14; -2
	2010	-15; -1	-3; +9	+2; +20	+8; +21	+10; +23	+9; +20	+6; +15	-2; +8	-4; +3	-12; 4
	2011	-19; -2	-1; +7	+1; +17	+7; +24	+11; +26	+13; +23	+2; +17	-3; +13	-7; +3	-15; 0

В виду ограниченности объема диссертации автор не представляет данные изучения изменений экологических факторов, воздействовавших на состояние и развитие литоральных водорослей, для каждого месяца 2009, 2010 и 2011 г. Ниже мы приводим обобщенные гидрологические и климатические данные только для тех месяцев, в течение которых одни типы альгоценозов активно замещаются другими. В Авачинской губе это июль и октябрь. Условия обитания водорослей в июле показаны на рисунке 31.

В июле в Авачинской губе и у всего юго-восточного побережья Камчатки наступает гидрологическое лето, начинается постепенное сокращение длины дня и понижение высоты приливов. Летний ноль глубины смещается к верхнему урезу,

поэтому супралитораль и большая часть верхнего горизонта литорали постоянно остаются сухими. Представители весенней флоры завершают свое бурное развитие, уступая место в среднем горизонте литорали более теплолюбивым пластинчатым и трубчатым видам зеленых водорослей. Они развиваются не только во втором, но и в третьем горизонтах литорали. При этом, как это будет показано в последующих подглавах настоящей главы, фитоценотическая структура альгоценозов при неизменности общих тенденций сезонного развития видов и смены одних групп зеленых водорослей другими имела свои особенности.

В июле 2009 г. наблюдалась высокая облачность, а длительное стояние низких вод (до 7 часов), выпадало на вечернее время, поэтому сильного осушения литоральная альгофлора не испытывала. В июле 2010 г. среднесуточная температура воздуха поднималась до 23-28°C, а количество солнечных дней, составило 35,5% от общего их числа. Особо заметим, что в тот год прогрев воздуха и прибрежных вод был аномально высоким. В связи с этим литоральные водоросли в июле того года подвергались постоянному сильному иссушению как в дневное, так и в вечернее время, приходящееся на период малой воды.

Среднесуточные перепады дневных и ночных температур в июле были постоянно высокими. Например, в течение второй декады июля 2010 г. минимальная температура воздуха в ночное время составляла 8°C, а днем поднималась до 28°C. Максимальный перепад температуры в этом случае составлял 20°C. Это, надо полагать, оказывало заметное влияние на скорость метаболических процессов и физиологическое состояние растений. В своем суждении мы полагаемся на данные изучения состояния водорослей в резко меняющихся условиях их лабораторного содержания (см. главу 6). Высокая выживаемость нитчатых водорослей в условиях постоянного стресса говорит также о том, что при простоте морфологической организации представителей этой группы, они характеризуются высочайшей активностью биохимических реакций и их разнообразием. Это обеспечивает их адаптивные приспособления к постоянным перепадам температур, изменению уровня фотосинтетически активной радиации (ФАР) и солености на клеточном и организменном уровнях.

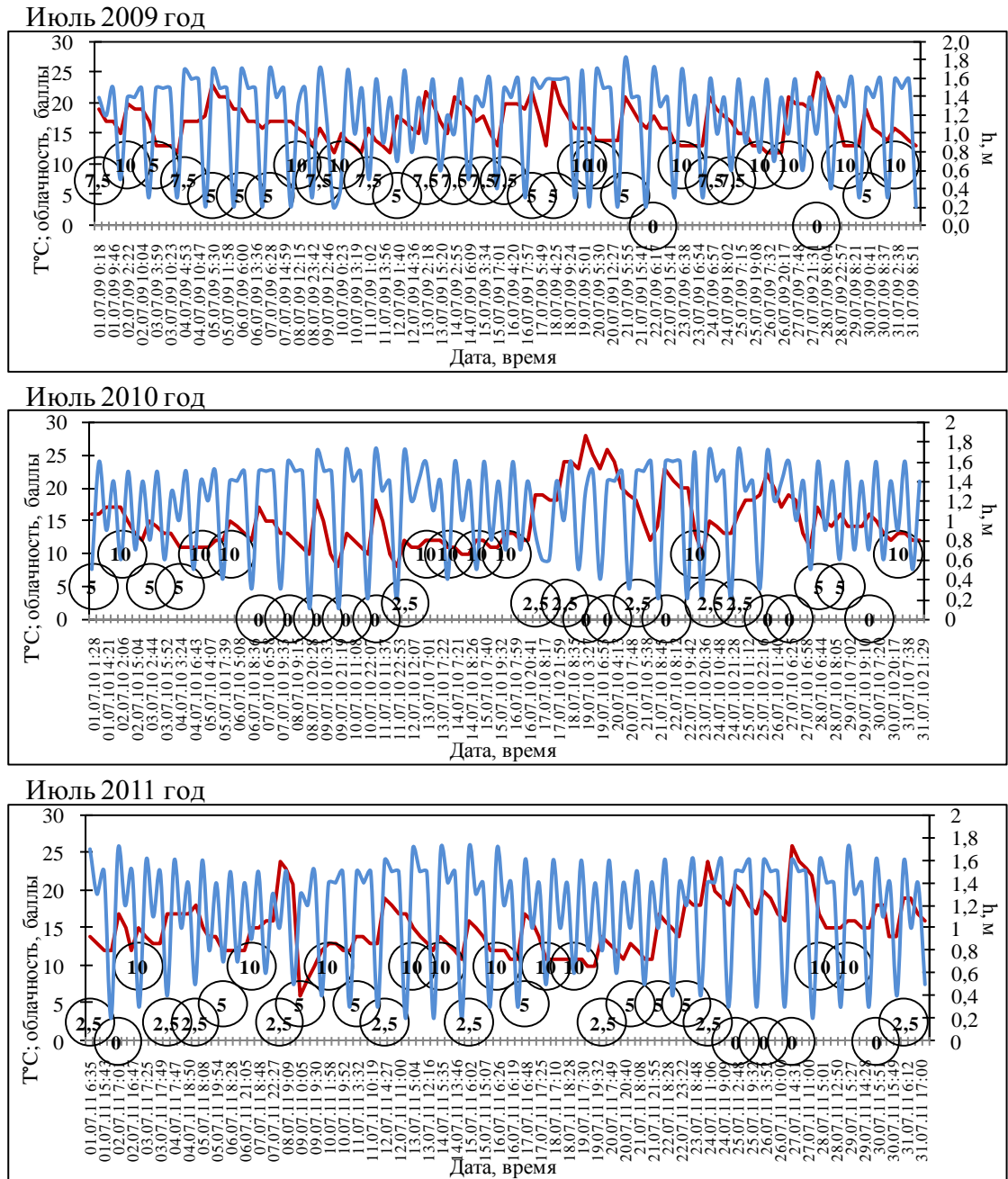


Рисунок 31 – Изменения некоторых экологических факторов, воздействующих на состояние и развитие литоральных водорослей в мае 2009, 2010 и 2011 г. Условные обозначения те же, что на рисунке 30.

Июль 2011 г. был самым прохладным по сравнению с июлем 2009 и 2010 г. Сизигийные отливы в тот год пришлось в дневное время. Сильные перепады температур имели место только в первой половине месяца, далее минимум и максимум на температурной шкале весьма сблизились (таблица 13).

Как видно из таблицы 13, представленный в ней показатель температуры (изменение минимальных и максимальных значений ночной и дневной

температур) не столь высок по сравнению с таковым в таблице 12. Однако следует иметь в виду, что при достаточной выровненности средних для декады показателей среднесуточных перепадов температуры для существования водорослей даже однократный ее перепад может иметь драматические последствия и привести к гибели клеток. Из таблицы 13 видно, что в разные годы в течение каждого из месяцев проведения наблюдений показатели среднесуточных значений перепадов температур не повторялись.

Таблица 13

Средняя за декаду величина среднесуточных перепадов температуры в разные месяцы в 2009, 2010 и 2011 г., °С.

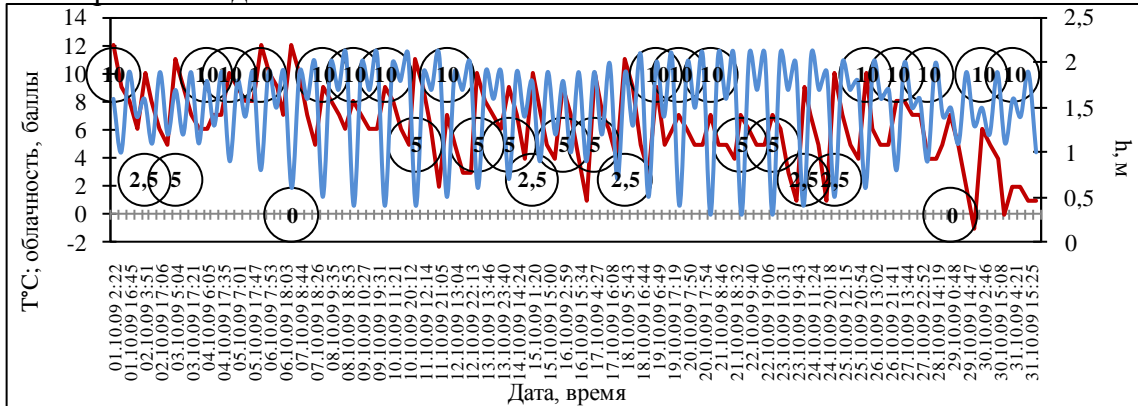
Декада	Год	Месяц									
		I	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
I	2009	-	-	2,9	3,6	2,6	2,5	5,9	4	4,1	3,6
	2010	3	4	2	3,4	3,2	3,8	5,8	5,6	4	2,2
	2011	1,7	3,1	2,5	2,6	2,4	4,6	4,7	4,1	3,6	2,6
II	2009	-	-	2,7	4,8	4,1	3,8	4,6	5,5	3,2	2,3
	2010	2,2	3,6	3	2,3	2,8	3,7	5,5	2,4	3,3	4
	2011	1,6	1,6	2,3	3	2,1	2,7	5,2	4,5	3,9	4,3
III	2009	-	-	3,9	3,7	3,1	2,6	3,3	4,1	3,6	3
	2010	3,5	3	3	2,7	3,3	2,8	3,9	5	2,7	3,2
	2011	3,5	1,6	3,2	5,5	4,2	5,8	4,8	4,4	3	2

Поскольку температура, наряду с длиной дня, оказывают регулирующее воздействие на протекание жизненного цикла водорослей и смену в нем фаз развития, их изменения, безусловно, не могли не вызвать различий темпов роста растений, скорости прорастания продуктов их размножения: гамет, зооспор, автоспор, апланоспор.

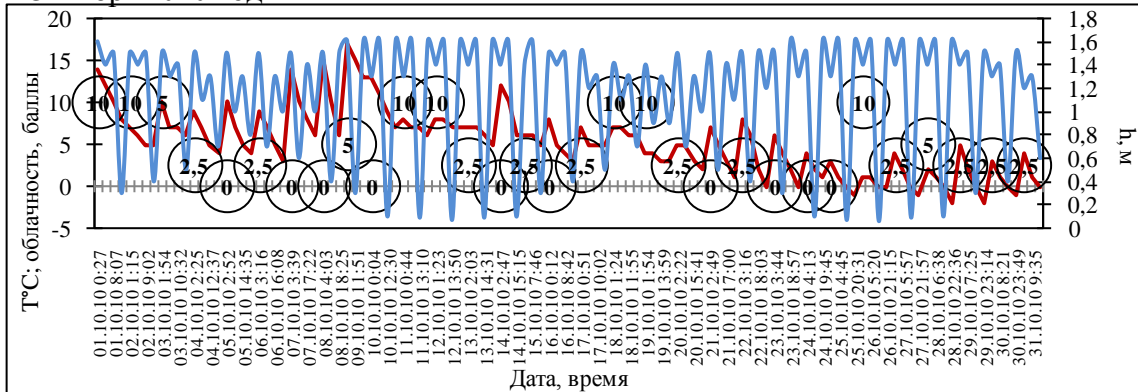
Осенью длина дня заметно сокращается, большие отливы перемещаются на ночные и утренние часы, в это время заканчивается гидрологическое лето, и прибрежные воды сильно охлаждаются, общий уровень ФАР уменьшается. Как видно из рисунка 32, температура воздуха в ночные и утренние часы в октябре

опускается до  $2^{\circ}\text{C}$  и в дневное время не повышается выше  $12^{\circ}\text{C}$ . Такие сильные суточные перепады температур можно наблюдать на протяжении всего месяца, как это, например, имело место в 2009 и 2011 г. (рисунок 32). Хорошо выраженные суточные колебания температур протекали в октябре на фоне постепенного, неравномерного понижения среднесуточной температуры от начала к концу месяца.

Октябрь 2009 год



Октябрь 2010 год



Октябрь 2011 год

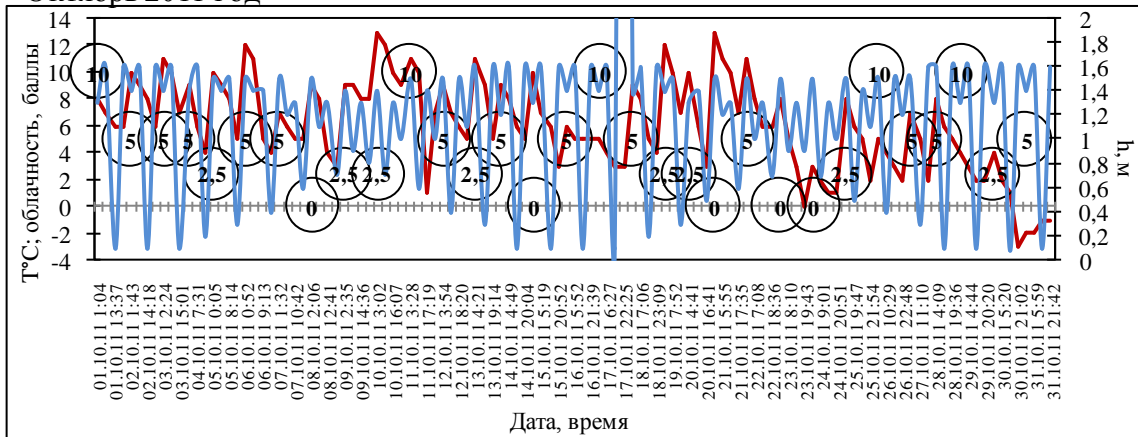


Рисунок 32 – Изменения экологических факторов, воздействующих на состояние и развитие литоральных водорослей в октябре 2009, 2010 и 2011 годах. Условные обозначения те же, что на рисунке 30.

В это время года большая часть литоральной зоны в дневное время покрыта водой. Температура воды по сравнению с температурой воздуха остается более стабильной, и в разные годы в октябре она изменяется от 6°C до 8°C. Это, безусловно, накладывает свой отпечаток на формирование среды произрастания водорослей.

На рисунке 32 показано, что осушение литоральной зоны в октябре происходит, в основном, ранним утром и поздним вечером. Период осушения литоральных альгоценозов длится в среднем 8 часов. Осеннее похолодание и понижение температуры воды приводит к смене видов-доминантов, которая выражается в том, что массовые в летнее время пластинчатые и трубчатые водоросли исчезают или резко сокращаются в количестве, а их место вновь, как и ранней весной, занимают виды с нитчатой организацией слоевища.

В октябре относительно стабильная теплая погода сохранялась в 2009 и 2011 г., в то время как 2010 г. октябрь оказался в первой половине более теплым, чем во второй. Максимальной температурой для этого месяца в 2009 г. стал показатель 12°C, а минимальной 5°C. При этом суточные перепады температур составили 3,1-9,9°C.

Как видно из таблицы 13, октябрь 2011 г. не сильно отличается от аналогичного периода в 2009 г. Максимальное значение температуры этого месяца в 2009 г. составило 13°C, минимальное – -3°C. Перепад средних подекадных температур изменялся от 2,1°C до 9,8°C. Разница между средней дневной и средней ночной температурами достигала 4,5°C. Изменения температуры воздуха в октябре 2010 г. были более выраженными, чем в октябре 2009 и 2011 г., и колебались от 17°C, до -2°C. В 2010 г. они имели свои неповторимые особенности. В целом же октябрь 2009 и 2011 г. был облачным и теплым, а в 2010 г. более холодным и менее облачным.

Таким образом, проведенный нами анализ гидрологических и климатических факторов показал, что каждый год проведения альгологических наблюдений и даже каждый месяц года, в течение которого выполнялись наблюдения за изменениями состава и структуры литоральных сообществ

зеленых водорослей, характеризовались неповторимыми особенностями. При этом надо полагать, появлялись определенные сочетания погодных и гидрологических условий, способствовавших более активному развитию каких-либо видов и обеспечивающих им конкурентные преимущества. Ниже будет показано, что даже незначительные изменения температуры оказывали влияние на скорость протекания жизненных циклов водорослей, ускоряли или замедляли их рост, стимулировали или подавляли размножение и вызывали развитие покоящихся спор. Все это влияло на ход флороценотических изменений в сообществах короткоцикловых видов-эфемеров.

## **5.2. Сезонная динамика видового состава и структуры сообществ зеленых водорослей в Авачинской губе**

В главе 2 говорилось, что Авачинская губа обладает рядом уникальных характеристик. Так, в ней наблюдается высокая неоднородность вертикальной структуры водной массы и весьма неоднородное распределение солености в поверхностном слое воды. Также наблюдается сложная система взаимодействующих между собой приливно-отливных и циклонических течений, по-разному выражено воздействие гидродинамических факторов. Все это обуславливает сложную и на сегодняшний день слабо изученную картину движения и перемешивания водной массы, и, следовательно, картину рассеивания загрязняющих веществ, попадающих в водоем с хозяйственно-бытовыми стоками. Они, как и природные факторы, также оказывают влияние на распределение и обилие водорослей.

Формирование картины миграции загрязняющих веществ из сточных вод, выявление площади их воздействия и мест концентрации осложняется тем, что береговые канализационные стоки – не единственные источники загрязнения акватории. Вдоль всего района сосредоточения крупных выпускных коллекторов практически между всеми ними располагаются дополнительные, порой еще более мощные источники антропогенного загрязнения: береговые промышленные

производства, места бункеровок и базирования флота и т.д.

Помесячные наблюдения за изменением состава и структуры литоральных сообществ водорослей Авачинской губы проводили на участке городского побережья, расположенного между судоремонтным заводом и причалами ООО «АКРОС» в бух. Сероглазка, а также у сопки Никольская. Отбор проб и фотографирование площадок, выбранных для изучения последовательной смены сообществ водорослей-макрофитов в литоральной зоне, производили один раз в 10-15 дней. На указанных участках побережья встречаются, в основном, щебенчатые и мелковалунные грунты, среди которых изредка попадаются крупные каменистые и валунно-глыбовые россыпи. Литоральную зону мы условно делили на три горизонта (рисунок 33). Их границы определяли по растительности, которая в каждом из горизонтов имела неповторимый облик. Выделение трех горизонтов в пределах высокоприливной литорали – давнишняя практика гидробиологических исследований, обусловленная особенностями осушения приливо-отливной зоны, при которых верхняя треть литорали заливается водой только во время больших сизигийных отливов, средняя осушается и покрывается водой ежедневно два раза в сутки, а нижняя обнажается только во время больших сизигийных отливов.



Рисунок 33 – Участок побережья между судоремонтным заводом и причалами ООО «Акрос» (1, 2 и 3 – горизонты литорали, в которых были выбраны места постоянного отбора проб)



В каждом из горизонтов литорали были выбраны небольшие хорошо опознаваемые участки дна, служившие местом регулярного отбора проб зеленых водорослей. Всего было выбрано 8 таких полигонов. Ниже в таблицах 14-16 показаны помесечные изменения видового состава водорослей и облика фитоценозов на трех полигонах, расположенных в разных горизонтах литорали.

Первый горизонт литорали (таблица 14) характеризуется самой высокой степенью осушения. В весенний и раннелетний периоды здесь наблюдаются самые высокие сизигийные приливы (около 2 м) и наиболее продолжительное стояние полных вод, до 14 ч. В связи с этим в верхнем горизонте литорали в мае при температуре поверхностных вод менее 4°C вегетируют короткоцикловые эфемерные нитчатые зеленые водоросли, представители родов *Ulothrix* (*U. flacca*, *U. pseudoflacca*, *U. implexa*) и *Urospora* (*U. penicilliformis*, *U. elongata*, *U. wormskioldii*). Они образуют обильное обрастание на камнях и антропогенном субстрате.

Начиная с июля максимальные отливы перемещаются на послеобеденное, а осенью на ночное время. В результате в теплое время года в период с максимальной длиной дня литоральная биота испытывает самое сильное иссушение, опресняющее воздействие дождей и туманов и стрессовое воздействие интенсивной ультрафиолетовой радиации. В таких крайне неблагоприятных условиях видовой состав верхней литорали крайне обедняется и представлен двумя видами трубчатых зеленых водорослей – *Blidingia minima* и *Ulva prolifera*. Оба эти вида растут только у границы верхнего и среднего горизонтов, а верхний этаж верхнего горизонта теряет растительность по мере того как в летне-осеннее время верхний урез воды сдвигается к нулю глубины.

В августе, по нашим наблюдениям, максимальное значение температуры поверхностного слоя воды достигает 13-15°C. Приливы в этот период перемещаются на вечернее время. В верхней литорали в это время года наиболее массово встречаются уже другие виды – *Ulva clathrata*, *Ulva prolifera* и *Blidingia minima*. Они образуют самостоятельные заросли на местах прежнего произрастания нитчатых водорослей. Последние не всегда исчезают из состава сообществ.

Обычно они только резко сокращают свое присутствие.

Осенью температура начинает плавно снижаться, и трубчатые представители зеленых водорослей (*Blidingia chadefaudii*, *Ulva prolifera*) уступают место холодолюбивым нитчатым водорослям – *Ulothrix flacca*, *Urospora penicilliformis*, между их нитями очень редко попадает *Ulothrix implexa*. В большом количестве в октябре встречается одноклеточная спорофитная стадия развития водорослей рода *Urospora* – *Codiolum gregarium* совместно с гаметофитом *U. penicilliformis*.

Второй, средний, горизонт литорали занимает большую площадь дна и характеризуется меньшей степенью осушения. В целом гидрологические гидродинамические показатели здесь мало отличаются от таковых в верхнем горизонте, тем не менее, из-за того, что водоросли здесь не подвергаются сильному длительному иссушению на этом участке дна отмечается значительно большее разнообразие представителей отдела Chlorophyta (таблица 15).

В мае в средней литорали при относительно низких температурах, также как и в верхнем горизонте, бурно развиваются нитчатые водоросли, в основном, представители родов *Ulothrix* и *Urospora*. Только в мае здесь появляется холодолюбивый вид – *Urospora vancouveriana*. Отметим, что в альгофлоре Авачинской губы этот вид был впервые отмечен нами (Очеретяна, 2010), а также то, что он является самым короткоживущим эфемером. В Авачинской губе *U. vancouveriana* живет чуть более двух недель и в последующие месяцы не встречается. В поздневесеннее время во втором горизонте литорали в незначительном количестве произрастает *Blidingia minima*.

С ростом температуры в июне зеленые нитчатые водоросли сменяются трубчатыми. Наиболее массовыми среди них являются *B. minima* и *Ulva prolifera*. Они покрывают практически всю среднюю литораль с мелкогалунным и щебенчатым грунтом и формируют практически сплошное проективное покрытие. Среди указанных массовых видов зеленых водорослей в единичных экземплярах встречается пластинчатая водоросль – *Protomonostroma undulatum* и другой представитель рода *Blidingia* – *B. chadefaudii*.

В июле в среднем горизонте литорали из альгофлоры зеленых водорослей





исчезает *B. chadefaudii*, а достаточно массовой становится *Ulva clathrata*. В небольшом количестве в это время появляется *Pseudothrix groenlandicus*. При постепенно снижающейся температуре поверхностных вод в сентябре видовой состав зеленых водорослей во втором горизонте литорали практически не меняется, но почти все виды сокращают свое присутствие и биомассу. Нитчатые кустики в альгоценозах литорали, как и неразветвленные нитчатые, появляются также эпизодически. В мае среди уроспор и улотриков появляется *Acrosiphonia duriuscula*. С июня по сентябрь она отсутствует и вновь встречается в октябре. *Acrosiphonia saxatilis* в 2009 г. была зарегистрирована нами только в октябре.

Ранней осенью со снижением температуры и перемещением приливов на вечернее время в средней литорали массовые в предыдущие месяцы виды *B. minima* и *U. clathrata* опускаются в сублитораль, а *U. prolifera* сокращает свою биомассу. Их место в среднем горизонте литорали занимает пластинчатая водоросль *Monostroma grevillei*. В октябре в средней литорали в сообществах зеленых водорослей доминирует нитчатая водоросль *U. penicilliformis*. Резко сокращает биомассу *U. prolifera*. Изредка встречается *Ulvaria splendens*.




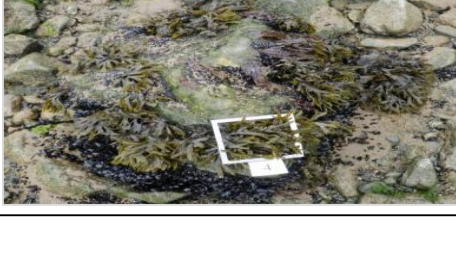
Сезонные изменения видового состава и структуры «зеленых приливов» в нижнем горизонте литорали и в сублиторальной кайме с мая по август на одном из выбранных полигонов представлены в таблице 16. Из-за осеннего сокращения высоты приливов нижний горизонт был постоянно закрыт водой, поэтому собрать материал осенью и сделать качественные фотоснимки в местах проведения постоянных наблюдений, к сожалению, не представлялось возможным.

Поскольку последний, третий горизонт расположен в нижней части литорали и в верхней сублиторали, здесь организмы не испытывают значительного осушения и воздействия прямых солнечных лучей. Характеризуясь более постоянными значениями абиотических факторов, среда произрастания водорослей наиболее благоприятна здесь для их развития. Большинство представителей сублиторальной каймы представлены трубчатыми и пластинчатыми водорослями. Они произрастают здесь в массовом количестве и практически не меняют своей ценотической роли.





Изменения видового состава и структуры сообществ водорослей-макрофитов в верхнем горизонте литорали на участке побережья между судоремонтным заводом и причалами ООО «Акрос (май-октябрь 2009 г.)

Месяц	Внешний вид полигона №3	Виды зеленых водорослей макрофитов
Май		<i>Ulothrix flacca</i> <i>Ulothrix pseudoflacca</i> <i>Ulothrix implexa</i> <i>Urospora penicilliformis</i> <i>Urospora elongata</i> <i>Urospora wormskjoldii</i>
Июнь		<i>Blidingia minima</i> <i>Ulva prolifera</i>
Июль		<i>Blidingia minima</i> <i>Ulva prolifera</i>
Август		<i>Acrosiphonia saxatilis</i> <i>Blidingia minima</i> <i>Ulva clathrata</i> <i>Ulva prolifera</i>
Сентябрь	—	<i>Blidingia chadefaudii</i> <i>Ulva prolifera</i>
Октябрь	—	<i>Codium gregarium</i> <i>Ulothrix implexa</i> <i>Ulothrix flacca</i> <i>Urospora penicilliformis</i> <i>Ulva prolifera</i>

Изменения видового состава и структуры сообществ водорослей-макрофитов в среднем горизонте литорали на участке побережья между судоремонтным заводом и причалами ООО «Акрос (май-октябрь 2009 г.)

Месяц	Внешний вид полигона №4	Виды зеленых водорослей макрофитов
Май		<i>Acrosiphonia duriuscula</i> <i>Blidingia minima</i> <i>Ulothrix pseudoflacca</i> <i>Ulothrix implexa</i> <i>Ulvaria splendens</i> <i>Urospora penicilliformis</i> <i>Urospora elongata</i> <i>Urospora wormskjoldii</i> <i>Urospora vancouveriana</i>
Июнь		<i>Blidingia chadefaudii</i> <i>Blidingia minima</i> <i>Protomonostroma undulatum</i> <i>Ulva prolifera</i> <i>Ulva fenestrata</i> <i>Urospora elongata</i> <i>Urospora penicilliformis</i> <i>Urospora wormskjoldii</i>
Июль		<i>Blidingia minima</i> <i>Protomonostroma undulatum</i> <i>Pseudothrix groenlandicus</i> <i>Ulva fenestrata</i> <i>Ulva prolifera</i> <i>Ulva clathrata</i>
Август		<i>Blidingia chadefaudii</i> <i>Ulva fenestrata</i> <i>Blidingia minima</i> <i>Ulva clathrata</i> <i>Ulva prolifera</i>
Сентябрь	—	<i>Acrosiphonia saxatilis</i> <i>Monostroma grevillei</i> <i>Ulva fenestrata</i> <i>Ulva prolifera</i>
Октябрь	—	<i>Acrosiphonia duriuscula</i> <i>Acrosiphonia saxatilis</i> <i>Ulva prolifera</i> <i>Ulvaria splendens</i> <i>Urospora elongata</i> <i>Urospora penicilliformis</i> <i>Urospora wormskjoldii</i>

Изменения видового состава и структуры сообществ водорослей-макрофитов в нижнем горизонте литорали на участке побережья между судоремонтным заводом и причалами ООО «Акрос» (май-октябрь 2009 г.)

Месяц	Внешний вид полигона №5	Виды зеленых водорослей макрофитов
Май		<i>Acrosiphonia duriuscula</i> <i>Acrosiphonia saxatilis</i> <i>Blidingia minima</i> <i>Pseudothrix groenlandicus</i> <i>Monostroma grevillei</i> <i>Ulva linza</i> <i>Urospora vancouveriana</i>
Июнь		<i>Acrosiphonia duriuscula</i> <i>Acrosiphonia saxatilis</i> <i>Blidingia chadefaudii</i> <i>Pseudothrix groenlandicus</i> <i>Monostroma grevillei</i> <i>Ulva clathrata</i> <i>Ulva prolifera</i> <i>Ulvaria splendens</i>
Июль		<i>Blidingia minima</i> <i>Ulva clathrata</i> <i>Ulva prolifera</i> <i>Ulvaria splendens</i>
Август		<i>Ulva fenestrata</i> <i>Blidingia minima</i> <i>Ulva clathrata</i> <i>Ulva prolifera</i> <i>Monostroma grevillei</i> <i>Ulvaria splendens</i>

В поздне-весенний период на подводных валунах и антропогенном субстрате третьего горизонта литорали обильно развиваются *A. duriuscula*, *B. minima* и *M. grevillei* (таблица 16). В небольших количествах там встречался *P. groenlandicus*. В июне массовыми видами сублиторали становятся пластинчатые зеленые водоросли *M. grevillei* и *U. splendens*. Активно начинают

развиваться *B. chadefaudii*, *U. clathrata* и *U. prolifera*.

В позднелетний период в сублиторальной кайме массовые поселения образуют *B. chadefaudii*, *U. clathrata* и *U. prolifera*. Широко распространена также здесь *U. splendens*. В августе в небольших количествах встречается *M. grevillei*.

В нижней литорали и верхней сублиторали массовые представители зеленых водорослей не меняют ценотической роли на протяжении всего вегетационного периода. Поскольку они относятся к короткоцикловым эфемерам, их постоянное присутствие здесь обеспечивается постоянной сменой их генераций.

Следует отметить, что на всех горизонтах литорали большая часть исследуемых зеленых водорослей была более или менее обильно покрыта разными видами синезеленых диатомовых водорослей. Особенно обильное обрастание микроэпифитами наблюдалось весной и осенью.

В целом проведенные нами исследования показывают, что «зеленые приливы» в Авачинской губе развиваются по определенному сценарию, характеризуются закономерной сменой доминантов в каждом горизонте литорали и практически в каждом из месяцев вегетационного периода. Наблюдаемые изменения обусловлены сезонными изменениями ритма приливно-отливных колебаний, температуры воздуха и поверхностного слоя воды, а также степенью антропогенного воздействия. Наши исследования показывают, что уровень загрязнения определяет плотность растительного покрова и размерные характеристики растений и вызывает аномалии развития и уродства. Подробно они будут описаны в главе 6.

### **5.3. Межгодовые изменения структуры сообществ «зеленых приливов»**

Как было показано выше, даже незначительные помесечные изменения температурного режима и длины дня вызывают изменения видового состава и структуры альгоценозов. На этот процесс не меньшее значение оказывают атмосферные осадки, поскольку они изменяют соленость и pH прибрежных вод, понижают температуру воздуха, уровень фотосинтетически активной радиации.

Выше было показано, что погодные условия в разные годы исследований были разными. Это, безусловно, оказывало воздействие на развитие водорослей и способствовало их более раннему или, напротив, более позднему появлению и массовому развитию, растягивало или, наоборот, сокращало сроки их вегетации.

Исследования по изменению видового состава и структуры альгоценозов, проводившиеся по той же методике, как и в 2009 г., продолжались на тех же полигонах в 2010 и 2011 г. Анализ результатов обработки проб фитобентоса, собранных за этот период, позволил нам выявить особенности биологии развития видов, определить их термопатию. Частично эти данные представлены в главе 4 при описании видов, участвующих в формировании «зеленых приливов».

Для сравнительного анализа особенностей количественного развития видов в 2009, 2010 и 2011 г. были составлены диаграммы, в которых ценотическая роль определенного вида в разные годы представлена тремя градациями встречаемости: редко, часто и в массовом количестве. Сравнение особенностей вегетации одного и того же вида в разные годы и погодных условий тех лет позволила нам выявить условия произрастания, усиливавшие его конкурентные преимущества перед другими видами. Сравнение особенностей вегетации разных видов позволило нам разделить их на несколько групп: 1 – виды весенне-осеннего холодноводного комплекса, 2 – виды летнего и ранне-осеннего тепловодного комплекса, 3 – асезонные виды и 4 – короткоцикловые виды с очень ограниченным сроком вегетации.

Первые, как это видно из данных, приведенных на рисунке 34, появляются уже в марте, а в апреле становятся доминантами растительных сообществ. Это, как было сказано выше, зеленые нитчатые водоросли, неразветвленные и разветвленные, формирующие кустики. Массовые вспышки их вегетации можно наблюдать в период с апреля по июнь. Затем из-за повышения температур и сильного осушения литорали они исчезают и появляются в сентябре и октябре, когда увеличивается высота приливов и понижается температура воды и воздуха.

Представители рода *Urospora* и одноклеточной *Codiolum*-подобной стадии зачастую произрастают совместно в весеннее и осеннее время года при



температуре от 0°C до 6°C. Как видно из рисунка 34, в отличие от других обнаруженных видов, *U. penicilliformis* вегетирует в широком диапазоне температур от -6°C до 14°C. Этот вид способен выдерживать экстремальные перепады метеорологических и гидрологических суточных условий. Например, перепад может составлять 14 градусов и характеризоваться понижением температуры до -15°C ночью и поднятием до -1°C днем, в условиях сильных отливов в вечернее и ночное время суток и стоянием вод до 7 часов, как это имеет место, например, в октябре. Из рисунка 34 видно, что благоприятными для массового развития вида являются среднемесячные температуры 2-5°C и месячное выпадение осадков от 21 до 80 мм. Можно также отметить ноябрь и апрель, когда при пониженных среднемесячных температурах от -0,7°C до 2°C и значительном выпадении осадков от 167 до 206 мм также наблюдается массовое развитие *U. penicilliformis*.

У растений, принадлежащих к родам *Acrosiphonia*, *Ulothrix* и *Urospora*, при смене поколений нить не всегда дает вновь нить, и иногда новое поколение этих водорослей имеет кодиолум-подобную форму. Как описано в главе 4, у представителей родов *Ulothrix* и *Urospora* это *Codiolum gregarium*, а у *Acrosiphonia* – *Chlorochytrium* sp. Анализ диаграмм также показывает, что у *Acrosiphonia duriuscula* и *A. saxatilis* массовое развитие приходится, в основном, на апрель и май, когда среднемесячная температура колеблется от -2,2°C до 4,7°C, а месячное выпадение осадков может достигать 206 мм. Их спорофитная форма *Chlorochytrium* sp. селится как эпифит в слоевищах красных водорослей или на ризоидах бурых и предпочитает температуры от 1°C до 15°C.

Виды рода *Ulothrix* в весеннее время участвуют в формировании «зеленых приливов» совместно с *Acrosiphonia* и *Urospora*, а их массовое развитие также наблюдается в период с апреля по июнь, что нельзя сказать про осеннюю генерацию представителей рода, так как для каждого вида в осеннее время года формируется свой температурный режим. В октябре 2009 г. для массового произрастания всех видов оказались комфортными условия со средней температурой 6°C.

Виды *Ulothrix flacca* и *U. pseudoflacca*, в отличие от *U. implexa*, способны массово произрастать при более низких температурах, достигающих  $-6^{\circ}\text{C}$ , повышенной влажности и повышенном уровне выпадения осадков – до 446 мм (рисунок 35). Эти виды переносят сильное опреснение и зачастую селятся в местах, испытывающих влияние сточных канализационных вод.

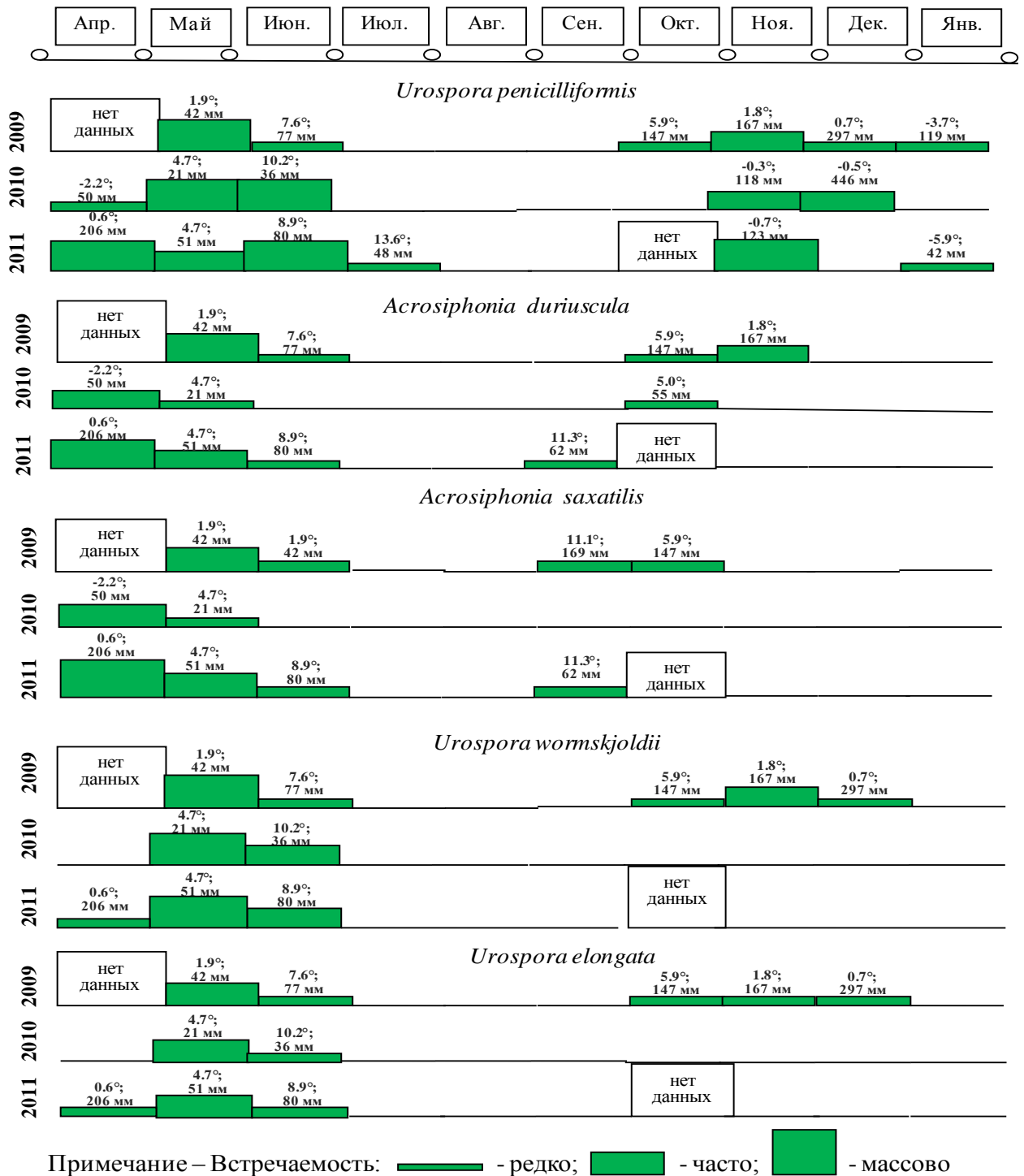


Рисунок 34 – Видовой состав и ценотическая роль представителей весенне-осеннего холодноводного комплекса

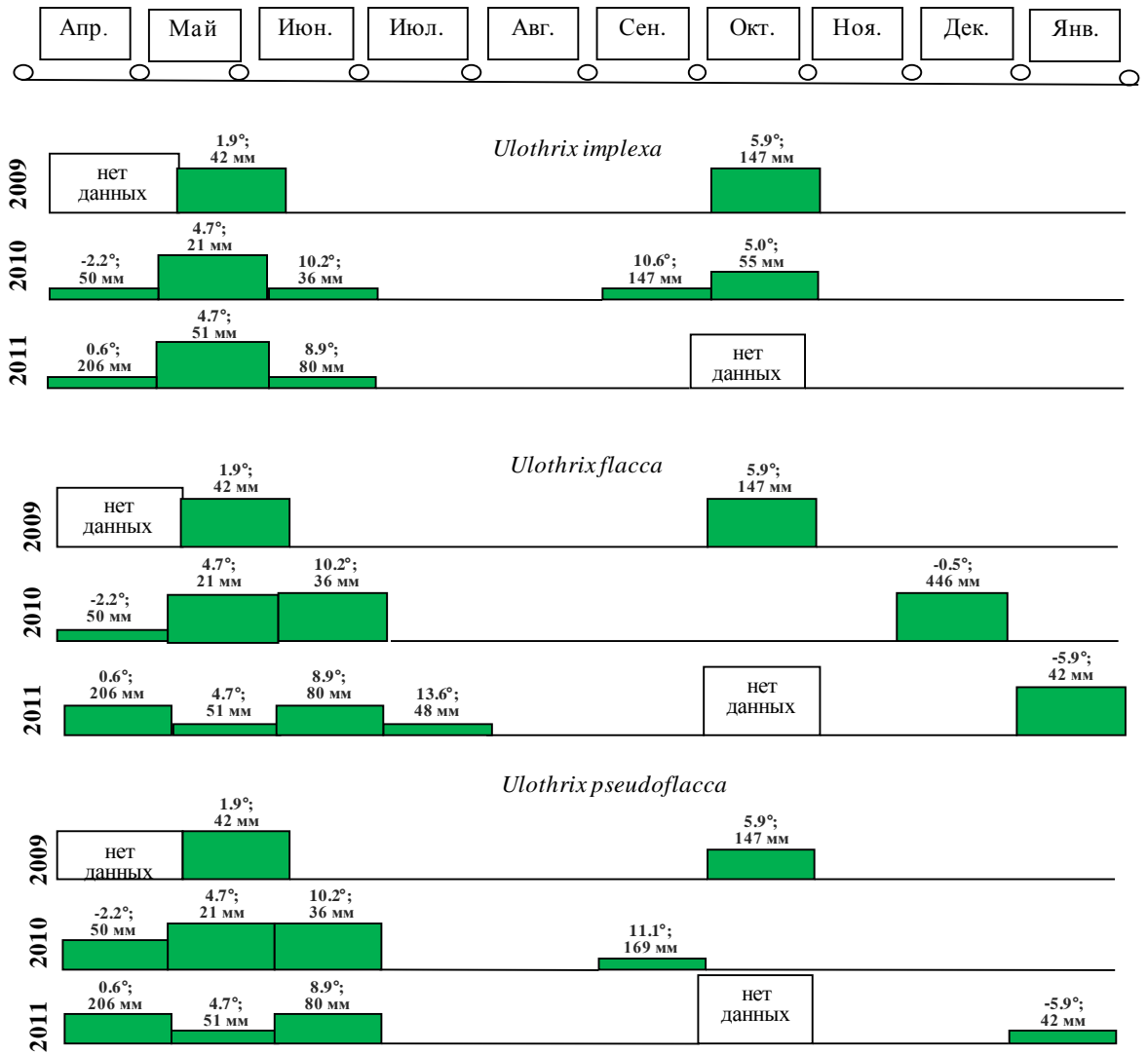


Рисунок 35 – Видовой состав и ценотическая роль представителей весенне-осеннего холодноводного комплекса

Как и *Urospora*, представители рода *Ulothrix* имеют одноклеточную стадию *Codiolum gregarium*, которая встречается вместе с их нитчатými формами. Кодиолум-подобная форма предпочитает ранневесенний или осенний периоды произрастания.

Следующую группу водорослей составляют виды летнего и ранне-осеннего тепловодного комплекса (рисунок 36). К ним относятся, в основном, виды с трубчатым строением слоевища, исключением является *Protomonostroma undulatum*. Эти виды играют доминирующую роль в структуре альгосообществ преимущественно в летние месяцы, когда оптимальными метеорологическими условиями для произрастания являются большая длина светового дня, высокие сизигийные отливы и повышенная температура воздуха и воды.

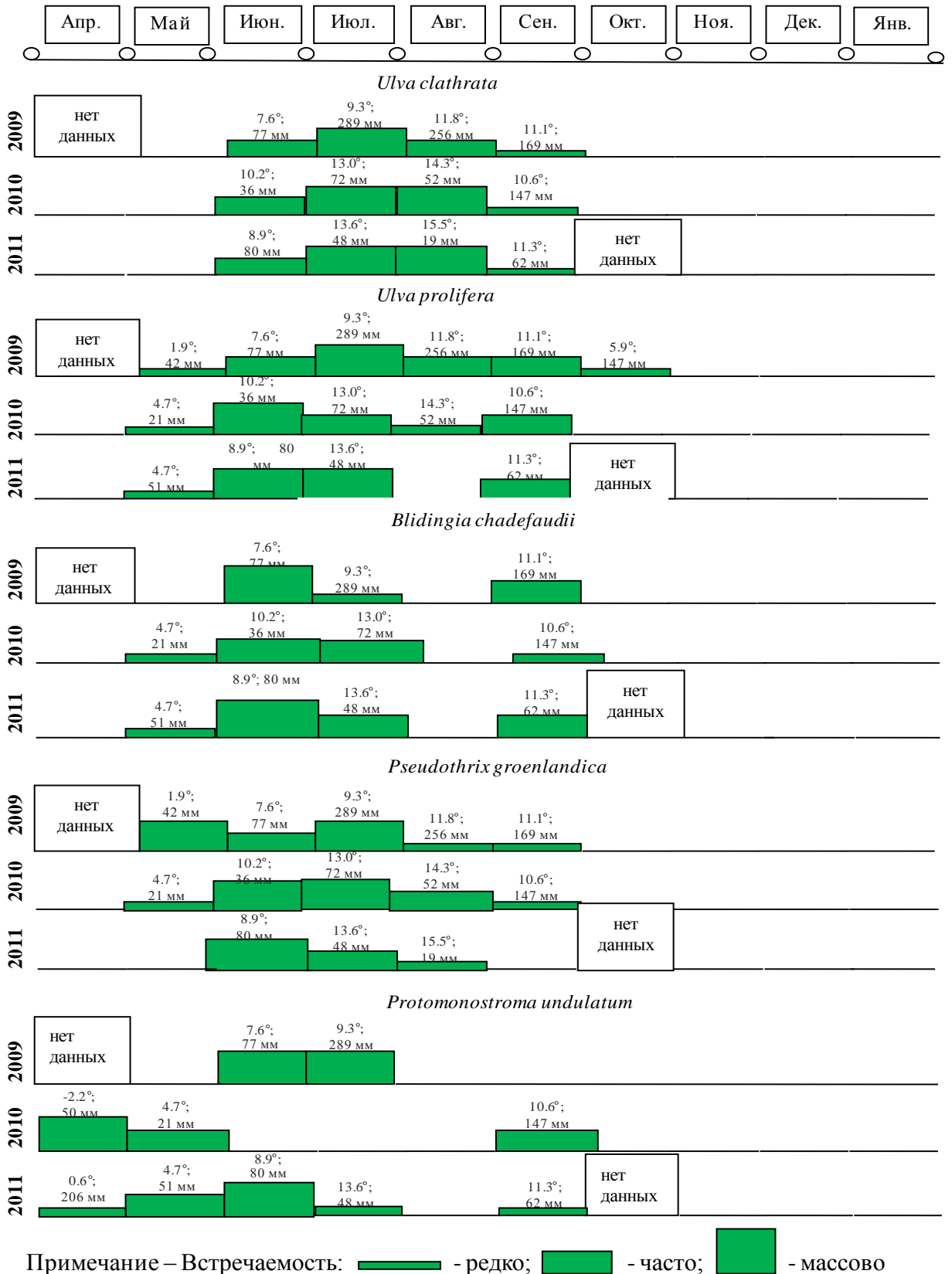


Рисунок 36 – Видовой состав и ценотическая роль представителей летнего и ранне-осеннего теплового комплекса в период с 2009 по 2011 г.

Анализ диаграмм, представленных на рисунке 36, показывает, что в июне 2009 г. массовое развитие наблюдалось у двух видов: *Blidingia chadefaudii* и *Protomonostroma undulatum*, все же остальные виды зеленых водорослей относились к категории часто встречающихся. Отметим, что среднее значение температуры воздуха в июне 2009 г. составляли 7,6°C, а количество выпавших осадков – 77 мм.

В июле 2009 г. погода в основном была облачная с прояснениями, а среднемесячная температура воздуха достигала 9,3°C, при этом уровень осадков был равен 289 мм. В то же время в июле 2010 г. перепады температуры воздуха были от 8°C до 28°C, наблюдалась переменная облачность, и количество выпавших осадков составляло 72 мм. Что касается июля 2011 г., то минимальная температура была зафиксирована на отметке 6°C, а максимальная – на 26°C, имела место переменная облачность, а количество выпавших осадков было небольшим, всего 48 мм. Такая погода в 2009 и 2010 г. оказалась благоприятной только для двух видов – *Ulva clathrata* и *U. prolifera*. В июле 2011 г. из-за повышения температуры и уменьшения количества осадков, как это видно из рисунка 36, к указанным видам добавился *Pseudothrix groenlandica*.

На рисунке 37 представлены виды зеленых водорослей, растущие в широком диапазоне температур и переносящие резкие перепады условий произрастания. Иногда в течение вегетационного сезона они дают несколько меняющихся друг друга генераций. Практически все указанные на этом рисунке виды имеют пластинчатую форму, за исключением *Blidingia minima*, которая имеет трубчатое слоевище. Практически все эти виды являются стеногалинными, эври- или мезобионтными и могут вегетировать в широком диапазоне температур воды и воздуха, от -1,5°C до 23°C и от -6°C до 27°C, соответственно. Встречаются они не только на литорали, но и в сублиторальной кайме и сублиторали до глубины 5 м, хорошо переносят опреснение и высокую эвтрофикацию.

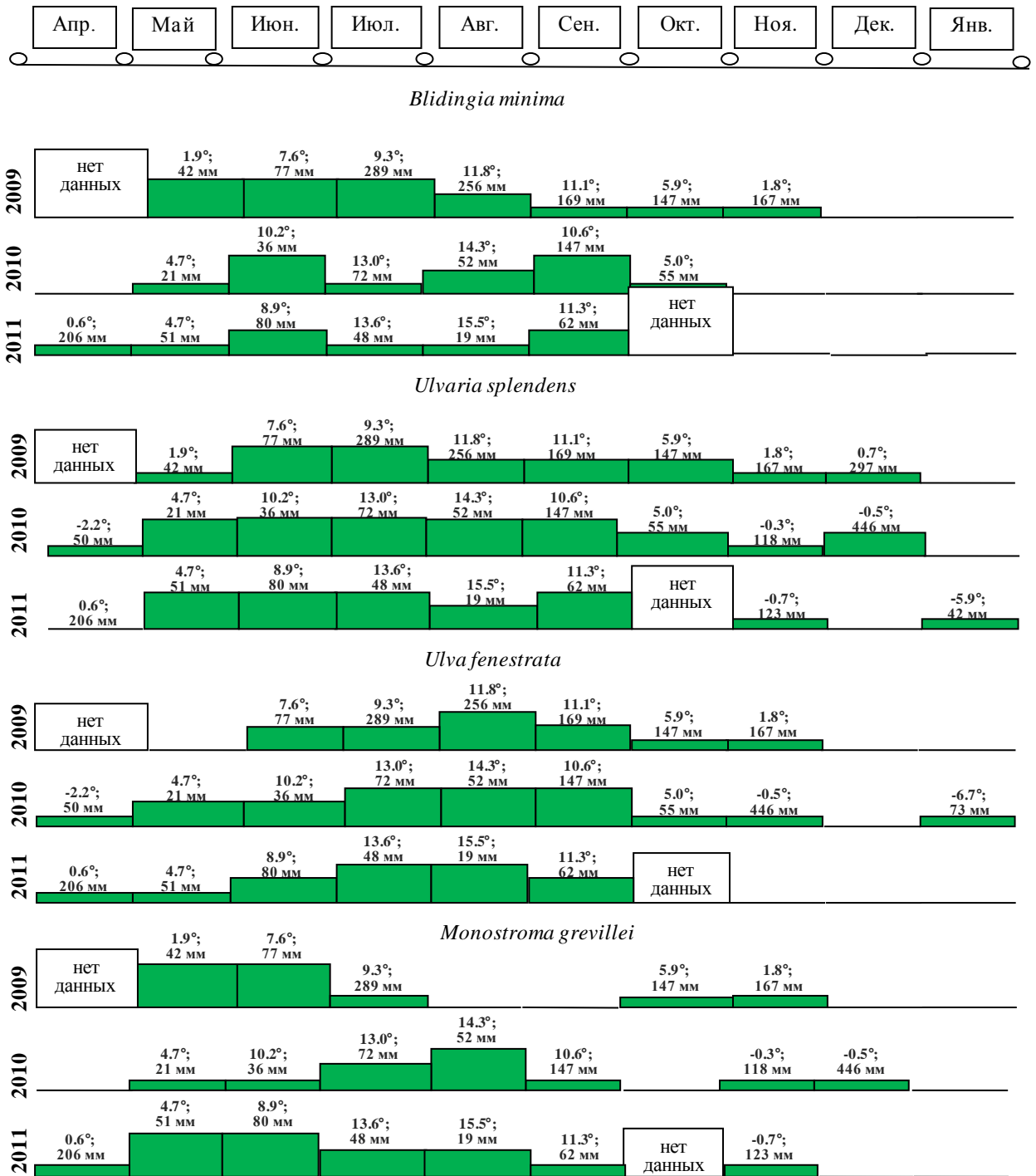
Анализ диаграмм показывает, что почти все представленные на них виды с апреля по январь можно встретить на литорали, и что их массовое развитие приходится на период с мая по сентябрь (рисунок 37). Для *B. minima*

благоприятными были метеорологические условия с апреля по август 2009 г. В это время температура воздуха менялась от 1,9°C до 11,8°C, а количество выпавших осадков от 42 мм до 289 мм. Благоприятными для массового произрастания *M. grevillei* оказалась температура от 2°C до 15,5°C. Она пришлась на май и июнь 2009 и 2011 г., а также на август 2010 г. (рисунок 37). В тоже время отметим, что судя по нашим наблюдениям, этот вид способен переносить высокий прогрев воздуха до 27°C и сильное опреснение.

Из всех представленных на диаграммах видов можно выделить *Ulvaria splendens* и *Ulva fenestrata*, которые были обнаружены в нижнем и среднем горизонтах литорали не только в дни с сильным прогревом и осушением, но и при минусовой температуре (рисунок 37). С мая по сентябрь эти виды в массовом количестве развиваются в средней и нижней литорали, а в апреле и январе их малочисленные скопления можно обнаружить в нижнем горизонте литорали и сублиторали, когда среднемесячная температура воздуха достигает -6°C.

На рисунке 38 представлены виды зеленых водорослей, встречающиеся на литорали в течение очень ограниченного времени, когда для их развития складываются подходящие метеорологические условия. Так, *Urospora vancouveriana* появляется в Авачинской губе только весной, при этом не каждый год, и вегетирует не более трех недель. В это время она может быть доминантом альгоценозов в нижнем горизонте литорали. Рост и развитие этого холодолюбивого вида происходит при температуре воздуха от -2°C до 5°C. Анализ имеющихся данных показал, что для произрастания этого вида необходимыми условиями являются большая длина светового дня, высокое количество осадков и низкий уровень ультрафиолетового излучения.

Вид *Kornmania zostericola* предпочитает более высокий прогрев. Ее нежное слоевище не выдерживает резких перепадов температур. В Авачинской губе этот вид можно обнаружить с июля по сентябрь. Вид *Ulva linza* в массовом количестве встречался в мае 2009 и 2010 г., при среднемесячной температуре воздуха 2-5°C, а также в июле 2010 и 2011 г. при температуре воздуха до 14°C (рисунок 38).



Примечание – Встречаемость: - редко; - часто; - массово

Рисунок 37 – Видовой состав асезонных зеленых водорослей в период с 2009 по 2011 г.

Таким образом, «зеленые приливы» в Авачинской губе, формирующиеся эфемерными видами зеленых водорослей, имеют определенную ценоэкологическую структуру и закономерную смену видового состава в течение всего вегетативного периода.

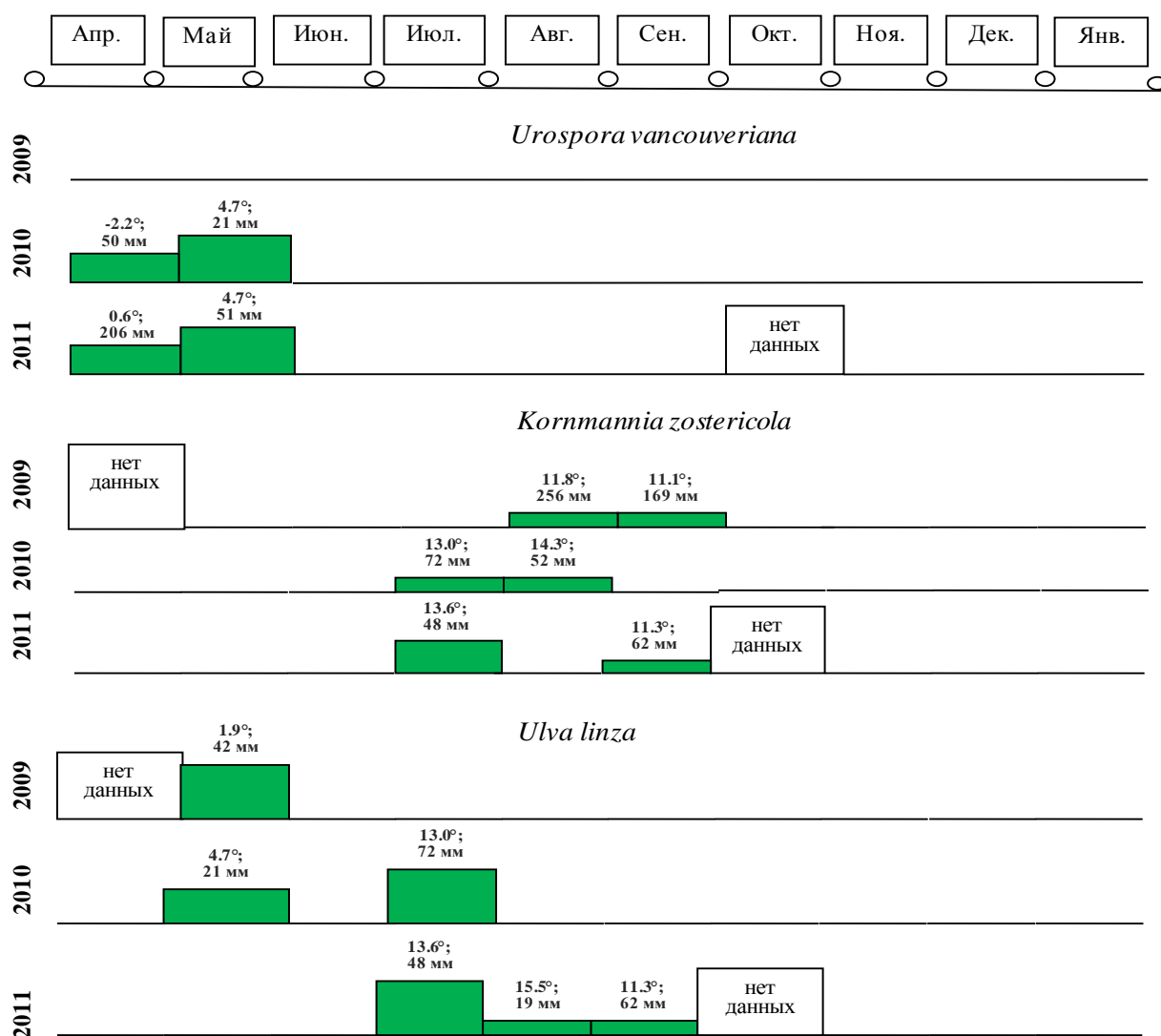


Рисунок 38 – Видовой состав и ценотическая роль короткоциклового представителей зеленых водорослей с 2009 по 2011 г.

Они обусловлены приливо-отливной ритмикой колебаний, сезонными изменениями температуры воздуха и поверхностного слоя воды, а также уровнем антропогенного воздействия. В поздне-весенний и летний периоды в альгоценозе доминируют и развиваются в массовых количествах практически одни и те же виды зеленых водорослей: *Blidingia minima*, *Ulva clathrata*, *Ulva prolifera*, *Monostroma grevillei*, *Ulvaria splendens*. Их постоянное присутствие обеспечивает частая смена генераций. В весенний и осенний периоды года в Авачинской губе преобладают нитчатые водоросли *Ulothrix implexa*, *Ulothrix flacca*, *Urospora penicilliformis* и др.



#### **5.4. Сезонные изменения альгоценозов зеленых водорослей в условиях высокой эвтрофикации и опреснения прибрежных вод**

Одним из необычных мест проведения постоянных наблюдений и сбора водорослей был искусственно сооруженный участок берега, расположенный рядом с территорией судоремонтного завода, называемый «карманы дамбы». Ее возведение связано с реализацией проекта очистки расположенного в центре г. Петропавловск-Камчатского оз. Култучное. Долгие годы оно принимало городские стоки и в 1990-х г. обмелело из-за формирования толстого слоя антропогенных грунтов, а его воды приобрели неприятный канализационный запах. Тогда в городской Администрации было принято решение произвести выемку и складирование грунтов путем их перекачки земснарядом в виде жидкой пульпы в специально отведенное место.

Для накопления грунтов была отсыпана дамба. Она отсекала часть прибрежной акватории. Образовавшийся внутренний бассейн был разделен поперечными перегородками на четыре отсека, называемых карманами (рисунок 39). Предполагалось, что пульпа из илистого грунта поступит из озера по трубопроводу в первый карман дамбы, где минеральная взвесь осядет, а отстоявшаяся вода через трубу, соединяющую между собой отсеки дамбы, перетечет в соседний карман, и по мере его заполнения – в следующий. Постепенно карманы заполнятся грунтами оз. Култучного, а отстоявшаяся осветленная вода самотеком вытечет в Авачинскую губу.

Первая пробная перекачка грунтов из оз. Култучное в карман дамбы показала, что она не способна удержать мелкодисперсный грунт, и он просачивается через нее и беспрепятственно проникает в Авачинскую губу, становясь для нее еще одним мощным источником загрязнения. По этой причине реализация проекта была остановлена, а брошенная искусственная насыпь стала разрушаться. Со временем во время высоких сизигийных приливов и сильных штормов в ее отсеки стала беспрепятственно проникать морская вода.

Для изучения особенностей развития зеленых водорослей в таких

своеобразных условиях, мы производили отбор проб один раз в две недели в 2010-2011 г. и параллельно следили за изменениями гидрологического режима. Данные этих исследований как нельзя лучше позволяли судить о развитии водорослей в условиях экстремального опреснения, аномально высокого прогрева или наоборот сильного охлаждения вод. Результаты этих исследований представлены в нашей публикации (Очеретяна, 2012).



Рисунок 39 – Искусственная дамба, возведенная на берегу Авачинской губы в 1990-х г. 1, 3 – карманы дамбы во время отлива; 2 – карманы дамбы во время прилива

Наши наблюдения за развитием водорослей в акватории, отделенной от Авачинской губы узкой береговой чертой, показывают, что большое влияние на рост и развитие зеленых водорослей оказывают прогрев, концентрация биогенов и колебания солености (Очеретяна, 2012).

В период с мая по июль, как уже говорилось выше, в Авачинской губе наблюдаются низкие сизигийные отливы, приходящиеся на утренние и дневные часы. Они не доходят до нуля глубины только на 20-30 см. В августе и сентябре ритмика приливно-отливных колебаний, в том числе время сизигийных отливов, приходится на послеполуденное и вечернее время. В результате, в теплое время года вода в отсекаемых от бухты мелководных кармах дамбы в период сизигийных отливов в течение почти 14 часов испытывает сильный прогрев. Температура воды здесь в течение вегетационного периода колеблется в зависимости от температуры воздуха, облачности и осадков. Последние, наряду с таянием снега и льда оказывают большое влияние на соленость воды в карманах дамбы и могут вызывать почти полное ее опреснение, особенно после выпадения обильных осадков.

Перепады температуры, солености, практически полное отсутствие волнения наряду с высокой эвтрофикацией вод способствовали формированию в карманах дамбы особого альгоценоза. Отметим, что многие виды зеленых водорослей достаточно эврибионтные и способны развиваться как в чистых, так и эвтрофных водоемах. Некоторые из них могут развиваться при такой концентрации стимулирующих их рост биогенных веществ, которая подавляет развитие представителей других отделов водорослей или становятся для них смертельной.

Так, ульвовые водоросли выгодно используют все известные источники азота, причем соли аммония в небольших концентрациях являются для них не только хорошим источником питания, но и стимулятором роста. Они хорошо используют мочевины, без предварительного превращения ее в аммонийные соединения, некоторые аминокислоты и другие органические вещества (Виноградова, 1974). Устойчивыми к условиям обитания в дамбе среди зеленых водорослей являются три вида: *Blidingia minima*, *Ulvaria splendens* и *Monostroma grevillei* (рисунок 40).

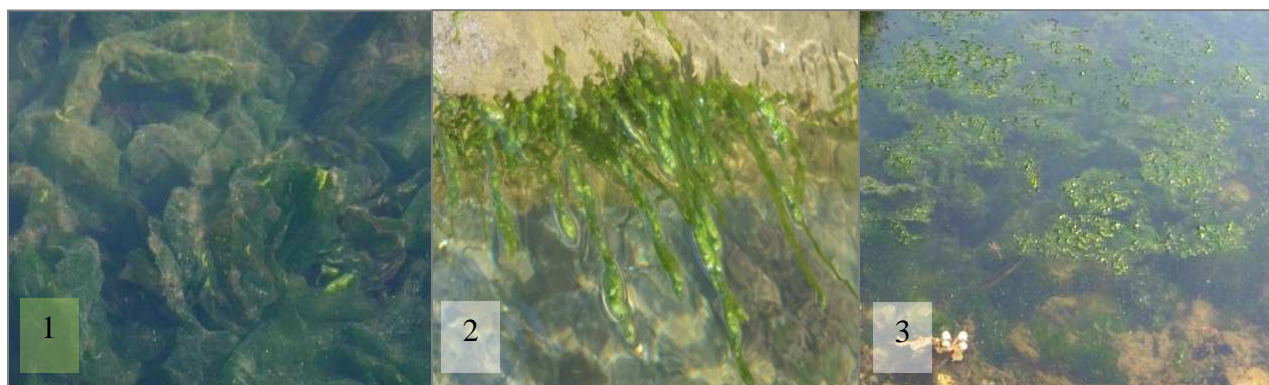


Рисунок 40 – Зеленые водоросли, развивающиеся в дамбе. 1 – *Ulvaria splendens*; 2 – *Blidingia minima*; 3 – *Monostroma grevillei*

Все они в условиях высокой концентрации биогенных элементов, поступающих из заскладированных антропогенных грунтов, характеризуются неограниченным ростом и способны достигать огромных размеров. Например, пластины *M. grevillei* могут разрастаться до 1,5 м и более в поперечнике. При этом

из-за неравномерного роста разных участков пластины поверхность растения становится неровной из-за появляющихся на ней морщин и складок. Скорее всего, они образуются в ответ на слабое гидродинамическое воздействие, при котором растению труднее поглощать растворенные в воде биогенные элементы из-за слабого движения воды. Неровности пластины моностромы, вероятно, способствуют забуруниванию потоков воды, возникающих при ее движении по поверхности слоевища. Тем самым улучшается возможность поглощения растворенных биогенных элементов из контактирующего с пластиной слоя воды.

Интересно отметить, что пластины моностромы, растущие в карманах дамбы, тонкие и легко повреждаются при механическом воздействии. Клетки, формирующие пластину, имеют более мелкие, чем у растений их других мест обитания размеры и более толстые слизистые оболочки.

Вид *U. splendens* в карманах дамбы демонстрирует способность формировать не пластинчатые, а широкие, сморщенные трубчатые слоевища. В других районах Авачинской губы, где ульвария является достаточно обычным видом, она всегда имеет форму пластины. Хлоропласт в ее клетках меняет форму, превращаясь из гантелеобразного в пластинчатый, при этом часто сворачивается и занимает центральную часть клетки.

Вид *B. minima*, не превышающий в нормальных условиях 5-6 см высоты, в дамбе увеличивается в длину и ширину в несколько раз. У ее клеток развиваются толстые слоистые оболочки, причем утолщения развиваются не только на внутренней, а на обеих сторонах трубчатого слоевища – внутренней, обращенной к внутренней полости, и наружной.

Отсутствие в дамбе других видов зеленых водорослей, во множестве встречающихся на ее омываемой морской водой стороне, можно объяснить тем, что населяющие ее виды имеют более высокую скорость роста, чем остальные представители отдела Chlorophyta, быстро формируют гигантские слоевища и не дают развиваться под своим пологом другим видам.

Результаты изучения помесечных изменений количественной структуры трехкомпонентных альгоценозов в дамбе приведены на рисунке 41. В разные

годы исследований альгоценотические изменения в дамбе протекали по-разному, и в разные месяцы года в формировании растительного покрова указанные выше виды также участвовали по-разному. Это свидетельствует о том, что даже незначительное изменение условий обитания давало конкурентное преимущество одному или двум из трех видов. Эти три вида встречались в дамбе достаточно длительный период, скорее всего из-за постоянной смены генераций.

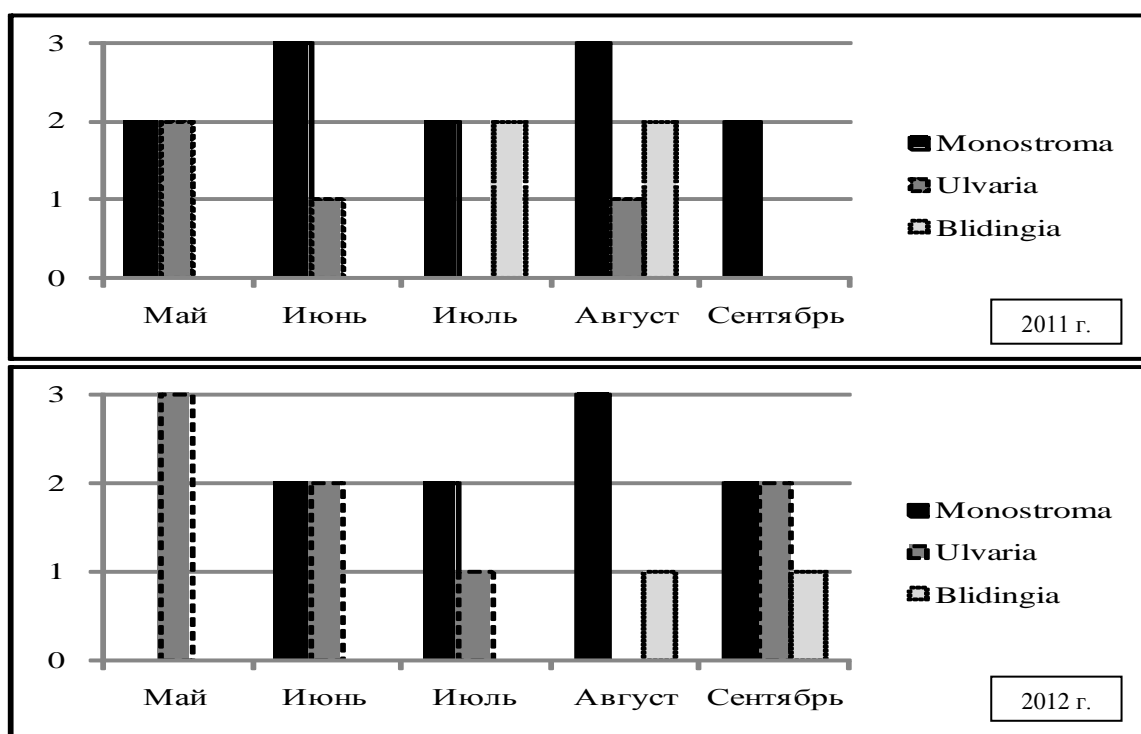


Рисунок 41 – Сезонная смена представителей альгоценоза дамбы в 2011 и 2012 г. Шкала обилия видов: 1 – редко, 2 – часто, 3 – абсолютное доминирование

Изучение морфометрических показателей у изученных образцов показало, что *Monostroma grevillei* имела максимальные размеры в мае и июне 2011 г. и в июле 2012 г. В мае 2011 г. ее слоевища имели мешковидную форму. В тот год средняя температура воздуха в мае достигала 7,2°C, наблюдалась высокая облачность и небольшое количество осадков (61% и 42 мм, соответственно, что составило 86% от среднемесячной нормы). Сложившиеся условия, т.е. хороший прогрев воды и низкий уровень ультрафиолетового излучения, оказались благоприятными для длительного сохранения у представителей этого вида мешковидной стадии развития слоевища.

В мае следующего года температура воздуха была выше и в некоторые дни достигала 24°C, а освещенность из-за слабой облачности, напротив, была более высокой. Такие условия оказались неблагоприятными для развития *M. grevillei*, поэтому в мае 2012 г. абсолютное доминирование перешло к *U. splendens*. В 2011 г. постепенное повышение температуры в июне способствовало дальнейшему развитию *M. grevillei*. Поскольку период ее вегетации занимает около 1,5 месяца, пик роста и размножения этого вида в 2011 г. пришелся на май и июнь.

В июле 2012 г. его массовое развитие вызвал аномально высокий прогрев воды. Температура воздуха в этот период в отдельные дни доходила до 26°C. В пик массового развития растения *M. grevillei* достигали 70 см в поперечнике, что является аномальным. Также отметим, что в 2011 г. пик вегетации этого вида наблюдался в начале июня. К концу этого месяца большая часть пластин *M. grevillei* начала массовое спороношение и уже к началу июля она исчезла.

Наши исследования показали, что для массового развития *U. splendens* необходимы условия обитания, близкие к таковым для *M. grevillei*. Одним из факторов, стимулирующих рост ее пластин, является воздействие высоких температур и последующая стабильность температурного режима. Длительность вегетационного периода у *U. splendens* в разные месяцы была неодинаковой. В 2011 г. ее весенне-летняя генерация вегетировала 2 месяца, а в 2012 г. – 3 месяца. Мы связываем это с тем, что в июне 2011 г. в карманах дамбы очень активно разрослась *M. grevillei* и подавила развитие *U. splendens*. В стадии покоя в 2012 г. последний вид находился недолго и уже в сентябре начал вновь бурное развитие, когда *M. grevillei* завершила спороношение и разрушилась.

*Blidingia minima* активно развивалась в июле и августе 2011 г. и в незначительном количестве встречалась в августе и сентябре 2012 г. Это указывает на то, что данный вид развивается в теплое время при сокращающейся длине дня и температуре воздуха, составляющей 10-12°C. Стимулировать развитие вида могло также сильное опреснение, наблюдавшееся в июле 2009 г., когда в течение месяца выпало достаточно большое количество осадков – 289 мм.

Таким образом, результаты изучения зеленых водорослей в высокоэвтрофной среде в условиях сильного опреснения и повышенного прогрева показали, что такие условия, наряду с незначительным волнением, благоприятны для неограниченного роста нежных однослойных пластин *M. grevillei* и *U. splendens*, поскольку в они вырастают до одного метра и более, что превышает их нормальные размеры в 2-3 раза. Между этими видами существует конкуренция, и когда один из них находится на пике вегетации, он заглушает развитие другого.

Что касается *B. minima*, судя по нашим данным, ее массовое развитие может вызываться опреснением водоема и понижением температуры воздуха до 12°C. В целом проведенные исследования показывают, что сообщества зеленых водорослей очень подвижны и виды в них активно конкурируют за пространственные и световые ресурсы. При оптимальном для их развития сочетании экологических факторов они становятся абсолютными доминантами и вытесняют своих конкурентов. Сроки их вегетации могут значительно сокращаться в зависимости от условий обитания, в первую очередь от температуры.

## ГЛАВА 6. ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА И СТРАТЕГИЯ ВЫЖИВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

### 6.1. Воздействие комплексного загрязнения на состояние зеленых водорослей

Как уже говорилось в главе 2, в Авачинской губе почти повсеместно наблюдается комплексное загрязнение и высокая концентрация поллютантов. Способность водорослей аккумулировать загрязняющие вещества из водной среды в концентрациях, значительно превышающих их уровень в водной среде, позволяет использовать их в качестве видов-индикаторов и видов-мониторов при количественной оценке экологического состояния прибрежных вод. С этой целью осенью 2009 г. мы провели сбор проб зеленых водорослей в нескольких районах восточного побережья губы, характеризующихся сильным хроническим загрязнением (рисунок 1).

Изучение видового состава собранных проб зеленых водорослей показало, что в каждом из мест сбора он имеет неповторимые особенности. Концентрации поллютантов и морфофизиологическая реакция на состояние среды у одних и тех же видов, собранных в разных местах, и у разных видов, собранных в одном и том же месте, имели хорошо выраженные различия.

Первым изученным районом стала бух. Сероглазка, где антропогенное воздействие началось еще в первой половине прошлого столетия, поэтому в целом загрязнение здесь можно охарактеризовать как долговременное. В этом районе пробы зеленых водорослей были собраны в ноябре у причальных сооружений ООО «Камагро», ЗАО «Акрос», ОАО «Камчатнефтепродукт», а также у разрушенных причальных сооружений, находящихся рядом с судоремонтным заводом. Видовой состав альгофлоры этих мест оказался достаточно разнообразным для поздне-осеннего периода, поскольку здесь были найдены четыре вида: *U. splendens*, *U. prolifera*, *U. penicilliformis* и *C. gregareum*.

В таблице 17 приведены соотношения их численности у причальных



сооружений «ООО Камагро». Растения из этого места имели аномалии развития, были покрыты нитчатыми грибами, синезелеными и диатомовыми водорослями. Однако содержание тяжелых металлов в них было невысоким, несмотря на хорошо развитую производственную береговую инфраструктуру и большое поступление производственных стоков (таблица 18). При этом количество содержащейся нефти в этой пробе оказалось одним из самых высоких по сравнению с таковым в других районах и составило 651 мг/кг, а загрязнение фенолами достигало 0,62 мг/кг (таблица 18).

Таблица 17

Альгоценотический состав, аномалии развития и эпибионты водорослей в пробе, собранной у причальных сооружений «ООО Камагро» (бух. Сероглазка)

Вид	Встречаемость, %	Фертильность	Аномалии развития	Эпибионты
<i>Urospora penicilliformis</i>	45	++	Утолщение клеточных стенок	Мицелиальные грибки, Cyanophyta
<i>Codiolum gregareum</i>	35	++	Не обнаружены	Cyanophyta
<i>Ulva prolifera</i>	20	Стерильная	Нарушение расположения клеток	Нет

Примечание – Здесь и в таблицах 19, 21, 23, 25 приняты следующие обозначения состояния фертильности изученных видов: «+» – у вида встречены единичные фертильные клетки; «++» – водоросль имеет множественные фертильные клетки; «+++» – водоросль имеет большое количество отспорносивших клеток.

Таблица 18

Абсолютное (мг/кг, Р 0,95) и относительное (%) содержание тяжелых металлов и загрязняющих веществ у зеленых водорослей, собранных у причальных сооружений ООО «Камагро»

Показатели	Cu	Zn	Pb	Cd	Ni	Нефте-продукты	Летучие фенолы
Абсолютные	1.4±0.3	5.1±1.0	1.4±0.7	<0.1	1.8±0.4	651±162	0.62±0.30
Доля (%)	14.28	52.04	14.28	1.03	18.37	–	–

Проба водорослей, взятая для химического анализа во втором районе, у причальных сооружений ЗАО «Акрос», включала в свой состав 2 вида с разной анатомо-морфологической организацией слоевища: нитчатой (*U. penicilliformis*) и одноклеточной (*C. gregareum*). Большую часть в ней составлял *C. gregareum*, который, скорее всего, представлял собой гаметофитную стадию содержащейся в этой же пробе *U. penicilliformis* (рисунок 42). Растения также имели аномалии развития и обильную эпифлору.

В этой пробе наблюдалось высокое содержание цинка, которое достигало почти 44% от общего металлического загрязнения (таблица 19). Вместе с этим высокую концентрацию имела медь (12 мг/кг). Несмотря на то, что практически повсюду вокруг причалов ЗАО «Акрос» наблюдались плавающие нефтяные пленки, содержание нефтепродуктов в пробе было не столь велико (менее 100 мг/кг), а летучие фенольные соединения составляли 1,25 мг/кг (таблица 19). Возможно, это было связано с чрезвычайно обильным цветением планктона в то время, в частности динофитовыми водорослями и инфузорией *Mesodinium rubrum*. Цветение планктона наблюдалось и в других обследованных районах Авачинской губы, например, в районе Камчатской ТЭЦ и у м. Санникова, однако такой степени развития, как в бух. Сероглазка, оно нигде не имело.

Таблица 19

Альгоценотический состав, аномалии развития и эпибионты водорослей в пробе, собранной у причальных сооружений ЗАО «Акрос» (бух. Сероглазка)

Вид	Встречаемость, %	Фертильность	Аномалии развития	Эпибионты
<i>Urospora penicilliformis</i>	40	++	Деструкция хлоропластов	Мицелиальные грибки, диатомовые, Cyanophyta
<i>Codiolum gregareum</i>	60	+++	нет	Диатомовые, Cyanophyta

Абсолютное (мг/кг) и относительное (%) содержание тяжелых металлов и загрязняющих веществ у зеленых водорослей, собранных в районе ЗАО «Акрос»

Показатели	Cu	Zn	Pb	Cd	Ni	Нефте-продукты	Летучие фенолы
Абсолютные	12.0±2.4	17.0±3.4	4.8±2.4	<0.1	5.1±1.3	<100	1.25±0.62
Доля (%)	30.77	43.59	12.30	0.27	13.07	-	-

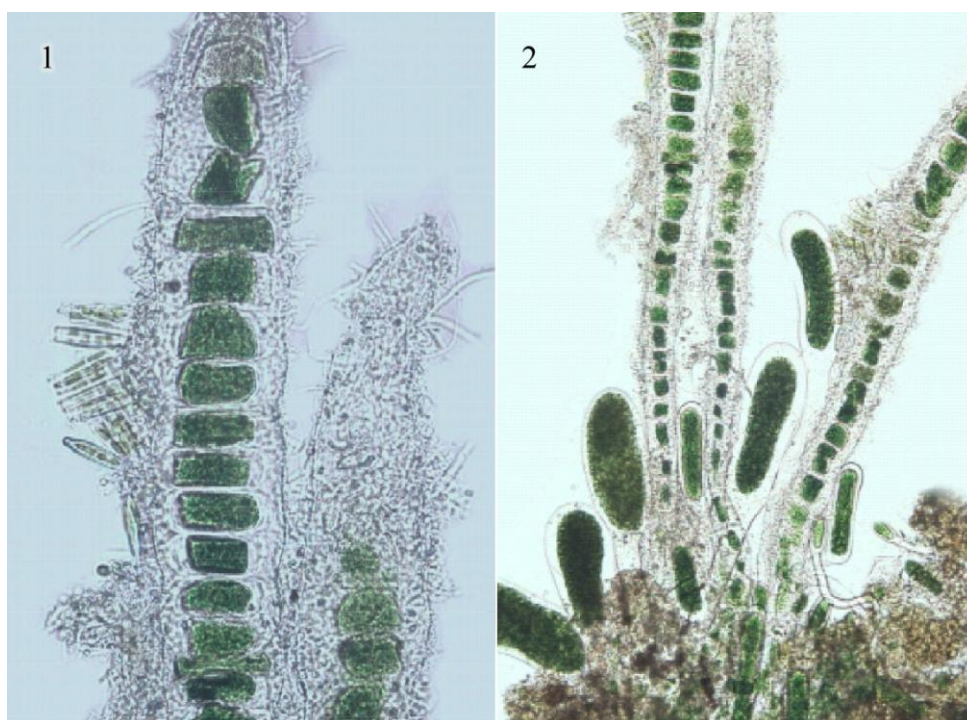


Рисунок 42 – Аномалии развития и биообрастание растений, собранных у причальных сооружений ЗАО «Акрос». 1 – поражение нитей *Urospora penicilliformis* толстым слоем эпибионтов. Отдельные клетки в верхней части нити имеют деформированный хлоропласт. В целом для нитей характерно заметное утолщение клеточных оболочек; 2 – смешанная проба из *U. penicilliformis* и *Codiolum gregareum*. Все растения покрыты «коркой» из бактерий, грибов, диатомовых и синезеленых водорослей

Смешанные пробы, взятые для химического анализа в следующем месте, у причальных сооружений ОАО «Камчатнефтепродукт» и у судоремонтного завода, имели обедненный видовой состав. Представителей *Ulothrix* и *Urospora* здесь не

было. В этих районах побережья в сублиторальной зоне шельфа в достаточном количестве была собрана пластинчатая водоросль *Ulvaria splendens*. Интересным оказалось то, что растения ульварии не имели эпибионтов и видимых морфофизиологических аномалий развития (таблица 21).

Наши исследования показали, что данный вид способен к накоплению значительного количества тяжелых металлов, в связи с этим он может успешно использоваться, как биоиндикатор металлического загрязнения морских акваторий, в частности свинцом, никелем и цинком. Растения *U. splendens* накапливают медь в небольших количествах (таблица 22), несмотря на то, что ее концентрация в воде здесь сопоставима с таковой в других районах Авачинской губы (Очеретяна, 2011). Возможно ульварии, как и близким к ней по систематическому положению и морфологии представителям рода *Ulva*, не свойственна способность к сорбции меди (Кожевникова и др., 2006). *Ulvaria*, как это видно из таблицы 22, способна накапливать также большое количество нефтепродуктов.

Повышенная концентрация нефтепродуктов в слоевищах водорослей, собранных у причальных сооружений ОАО «Камчатнефтепродукт» и у судоремонтного завода, не удивительна, так как в первом районе идет их постоянная выгрузка, а на территории второго находится стоянка судов, и ведется распил их корпусов, который сопровождается дополнительным загрязнением нефтепродуктами, поступающими от ремонтируемых судов.

Высокое загрязнение побережья у причальных сооружений ОАО «Камчатнефтепродукт» свинцом и цинком может быть связано с поступлением сюда минимально очищенных или неочищенных ливневых и промышленных стоков. Низкие концентрации кадмия здесь вполне логичны, так как во влажной среде у него образуется пленка оксида, препятствующая его дальнейшему окислению. Стоит отметить, что количество нефтепродуктов в пробах, собранных в сублиторальной зоне около судоремонтного завода, было большим, чем в пробах, собранных около ОАО «Камчатнефтепродукт» (таблица 22).

Таблица 21

Характеристика состояния *Ulvaria splendens*, собранной у причальных сооружений ОАО «Камчатнефтепродукт» и у судоремонтного завода

Вид	Встречаемость %	Фертильность	Аномалии развития	Эпибионты
<i>Ulvaria splendens</i>	100	+	Не обнаружены	Отсутствуют

Таблица 22

Абсолютное (мг/кг, Р 0,95) и относительное (%) содержание тяжелых металлов и загрязняющих веществ у зеленых водорослей, собранных у причальных сооружений ОАО «Камчатнефтепродукт» и судоремонтного завода

Место сбора	Cu	Zn	Pb	Cd	Ni	Нефте-продукты	Летучие фенолы
ОАО «Камчатнефтепродукт»	2.4±0.5	9.6±1.9	8.0±4.0	<0.1	2.1±0.5	871±87	<0.5
Судоремонтный завод	2.4±0.5	9.7±1.9	3.7±1.8	0.1	1.8±0.4	998±99	<0.5

Следующими районами изучения воздействия поллютантов на зеленые водорослей стали участки побережья, расположенные у м. Санникова (причальные сооружения ООО «Экология»), в бух. Раковая (ОАО «Камчатскэнерго», ООО «Нефтесервис» и ООО «Попутный ветер») и бух. Ильичева (ГУП «Камчатсккоммунэнерго»). В каждом из этих мест были собраны нитчатые зеленые водоросли из родов *Ulothrix* и *Urospora*. Это позволило нам провести сравнительный анализ данных и судить об экологическом состоянии разных участков побережья Авачинской губы (таблица 23).

Во всех районах сбора материала *Ulothrix* и *Urospora* росли в верхнем

горизонте литорали и в сублиторальной кайме, формировали небольшие скопления и представляли собой смесь разновозрастных генераций. В одних местах они уже практически закончили вегетацию, в других все еще находились в стадии активного роста. Почти все растения в пробах находились в фертильном или предфертильном состоянии (таблица 23). Исключение составлял только *Ulothrix implexa*, который имел лишь единичные фертильные клетки. В изученных пробах из этих районов представители рода *Urospora* зачастую составляли до 70% от общей массы. Эпобионты у всех обнаруженных видов встречались в незначительном количестве (рисунок 43.2).

Практически все виды имели аномалии развития (таблица 23). Мы наблюдали ненормальное деление в них клеток, деформацию хлоропластов, аномальные внутриклеточные включения. Клетки были покрыты очень толстыми, плотными, часто ненормально слизистыми оболочками (Очеретяна, 2011). Известно, что плотный покровный слой слизи и густая протоплазма защищают клетку от проникновения в нее токсических веществ, в том числе заряженных ионов. В нитях практически всех видов наряду с живыми клетками, заполненными клеточным содержимым, имелись одиночные или расположенные сериями пустые мертвые клетки (рисунок 43.1). Судя по их форме и общей фертилизации материнских растений мы полагаем, что они стали пустыми не после выхода зооспор, а просто погибли.

О вялом физиологическом состоянии растений можно было судить и по уменьшению размеров клеток (рисунок 43.5). Они были либо заметно меньше, чем в чистых районах, либо имели поврежденные недоразвитые хлоропласты: ассиметричные, свернутые, разорванные или с иной аномальной формой (рисунок 43.3). У фертильных клеток клеточные стенки часто разрывались до созревания спор, и их содержимое изливалось *in vitro* (рисунок 43.4). Такие сгустки недозревших спор практически не имеют шансов на выживание. Совокупность всех этих признаков и их отсутствие у растений из чистых мест обитания позволяют предположить, что все эти аномалии появились под воздействием антропогенного загрязнения.

Альгоценотический состав, аномалии развития и эпибионты водорослей в смешанной пробе, собранной у причальных сооружений м. Санникова, в бух. Раковая и Ильичева

Место сбора		Вид	Фертильность	Аномалии развития	Эпибионты
м. Санникова	ООО «Экология»	<i>Ulothrix pseudoflacca</i>	++	Утолщение клеточных стенок	Диатомовые
		<i>Ulothrix implexa</i>	+	Образование перемычек	Диатомовые
		<i>Urospora wormskioldii</i>	+++	Утолщение клеточных стенок	Диатомовые
бух. Раковая	ОАО «Камчатскэнерго» Камчатские ТЭЦ	<i>Ulothrix pseudoflacca</i>	++	Деформация клеточных оболочек, образование перемычек	Отсутствуют
		<i>Ulothrix implexa</i>	+	Деформация клеточной оболочки	Диатомовые
		<i>Urospora wormskioldii</i>	++	Темно-бурые включения в клетках	Отсутствуют
		<i>Urospora penicilliformis</i>	++	Деформация клеточных оболочек	Суанophyta, диатомовые
	ООО «Нефтесервис» ООО «Попутный»	<i>Ulothrix flacca</i>	+++	Неправильное расположение хлоропластов, деформация клеток	Суанophyta
		<i>Ulothrix implexa</i>	+	Утолщение стенки клеток	Отсутствуют
		<i>Urospora penicilliformis</i>	++	Деформация клеточных оболочек	Суанophyta
бух. Ильичева	ГУП «Камчатск-коммун»	<i>Ulothrix implexa</i>	+	Не обнаружены	Диатомовые
		<i>Urospora wormskioldii</i>	+++	Деформация хлоропластов	Диатомовые

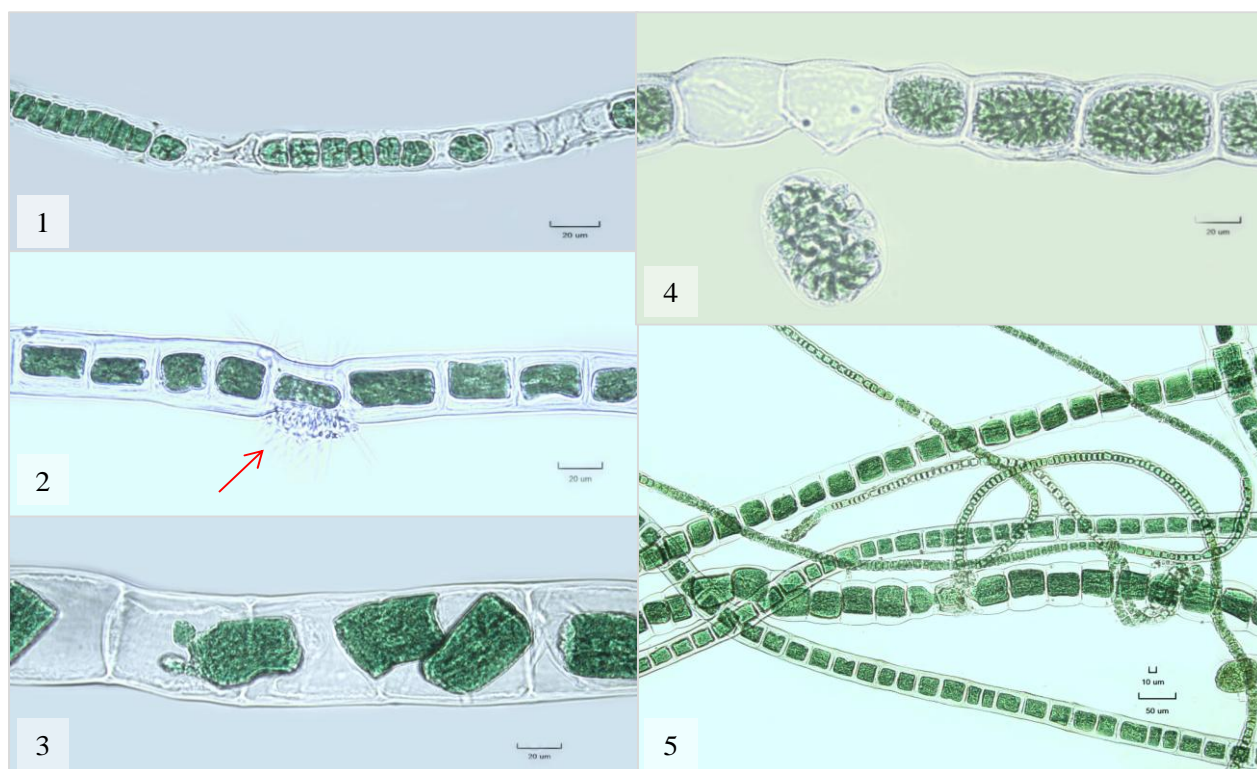


Рисунок 43 – Аномалии развития зеленых водорослей, собранных у м. Санникова. 1 – фрагментация нити *Ulothrix pseudoflacca*; 2 – разрушение клеточной стенки эпобионтами у *Urospora wormskioldii* (показано стрелкой); 3 – аномальное положение хлоропластов в клетках *U. wormskioldii*; 4 – вывалившиеся из клетки *U. wormskioldii* недозревшие зооспоры; 5 – разноразмерные нити *U. pseudoflacca* и *U. wormskioldii*

Стоит также отметить, что в клетках разных видов водорослей из исследованных загрязненных районов побережья находились инородные включения в виде черных и бурых точек. Подробно они описаны в нашей статье на примере *Kornmannia zostericola* (Очеретяна и др., 2014). Они занимали разное положение: центральное и пристеночное. Иногда их количество достигало 3-4, и они сливались в единый конгломерат. Чаще всего они обильно покрывали поверхность хлоропластов, но иногда просматривались и в кутикулярном слое между клетками. В настоящий момент мы не можем с достоверностью сказать, что приводит к их появлению у зеленых водорослей. Однако вполне очевидно, что в их клетках накапливается какое-то вещество, а не живые организмы, например грибки, бактерии или другие внутриклеточные паразиты. Об этом косвенно свидетельствовало то, что все темные включения оставались неподвижными, хотя в водорослевых клетках любого типа движение пузырьков в цитоплазме бывает заметно, а также то, что размеры даже самых крупных капель были меньше



размеров основных клеточных органелл. До наших исследований подобное явление ранее никогда не регистрировалось (рисунок 44).

Мы полагаем, что бурые капли в клетках исследованных нами водорослей являются накопленными метаболитами, не выведенными в связи с нарушениями каких-либо клеточных функций. Многие отходы метаболизма токсичны для продуцирующего их организма до тех пор, пока они не выбрасываются в окружающую среду или не превращаются в безвредные вещества в самом организме. Примечательно, что мы никогда не находили подобные включения внутри клеток водорослей, произрастающих в чистых местообитаниях, что явно указывает на то, что их появление напрямую связано с загрязнением прибрежных вод, в первую очередь нефтепродуктами.

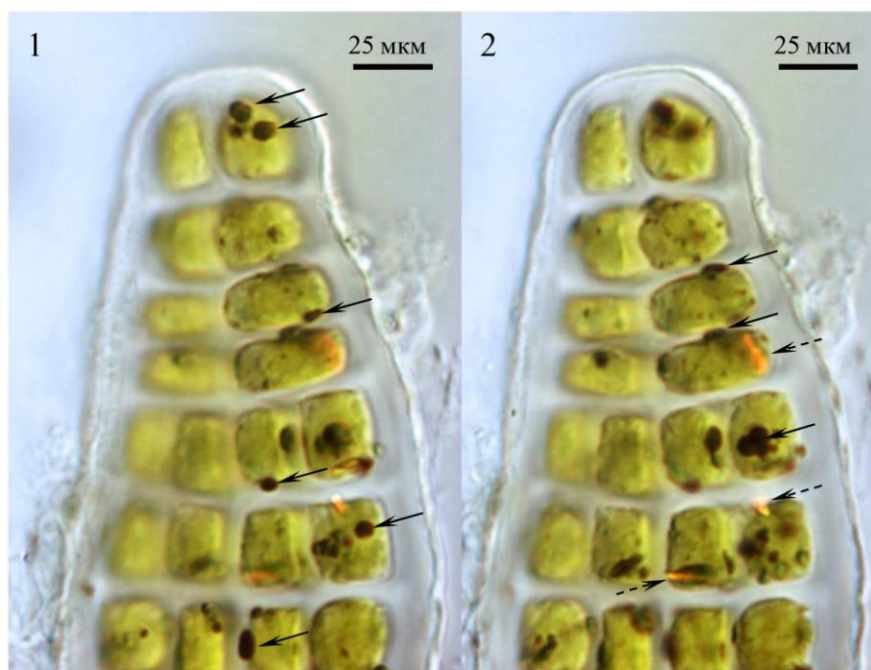


Рисунок 44 – Пластины *Kornmannia zostericola* с м. Западный с бурыми или ярко-оранжевыми каплями внутри клеток (показаны на разной глубине резкости фокусирования). Стрелками показаны бурые капли, покрывающие поверхность хлоропластов, и пунктирными стрелками показаны более светлые, ярко-оранжевые капли

Результаты изучения содержания тяжелых металлов у зеленых водорослей собранных в районе Камчатских ТЭЦ представлены ниже в таблице 24. Здесь регистрировали самую высокую концентрацию фенольных соединений, 6 мг/кг, что значительно превышает аналогичный показатель в других районах

исследования. Стоит отметить, что у причальных сооружений ООО «Нефтесервис» концентрация фенолов чуть меньше и составляет 2,3 мг/кг, в то время как в других районах она не превышает 0,8-1 мг/кг. Наши исследования показывают, что водоросли с нитчатым строением способны к накоплению больших концентраций фенолов и могут использоваться в качестве индикаторов фенольного загрязнения.

Таблица 24

Абсолютное (мг/кг, Р 0,95) и относительное (%) содержание тяжелых металлов и загрязняющих веществ у зеленых водорослей, собранных в районе Камчатских ТЭЦ

Место сбора проб	Cu	Zn	Pb	Cd	Ni	Нефтепродукты	Летучие фенолы
1	7.5±1.5	49.0±9.8	1.0±0.5	0.11±0.03	1.4±0.4	<100	0.8±0.4
2	16.0±3.2	101±20	51.0±25.0	<0.1	7.5±1.9	270± 67	6.0±3.0
3	12.0±2.4	28.0±5.6	3.32±1.66	<0.1	1.5±0.4	2020±202	2.3±1.1
4	1.2±0.2	7.7±1.5	1.62±0.81	<1.0	<0.1	<100	<0.5

Примечание – Номера в первой графе таблицы соответствуют местам сбора проб, указанным в таблице 23.

Нефтяное загрязнение почти во всех районах отбора проб, указанных в таблице 24, характеризуется как хроническое. При этом самая высокая концентрация нефти зафиксирована в смешанной пробе, собранной у причальных сооружений ООО «Нефтесервис», она достигает 2020 мг/кг. Это значение в 2 раза превышает показания по содержанию нефтепродуктов у *Ulvaria splendens* в районе ОАО «Камчатнефтепродукт». Там оно достигало 998 мг/кг. Приведенные выше показатели содержания нефтепродуктов являются наиболее высокими из всех зафиксированных.

Самая высокая концентрация цинка, до 101 мг/кг, наблюдалась в смешанных пробах, собранных у причалов ОАО «Камчатскэнерго» (Камчатские ТЭЦ),

расположенных в бух. Раковая, а самая низкая, 7,7 мг/кг, в пробах, собранных у ГУП «Камчатсккоммунэнерго», расположенных в бух. Ильичева.

Можно также отметить, что высокое содержание свинца было обнаружено у водорослей, собранных у причальных сооружений ТЭЦ. Оно достигало 30% от суммарного металлического загрязнения, тогда как в районе ООО «Нефтесервис» содержание свинца составляло не более 8%. Содержание меди в той же пробе составляло более одной четверти (26,71%) от суммарного количества тяжелых металлов.

Таким образом, анализ полученных данных позволяет говорить о том, что самым грязным районом Авачинской губы по металлическому загрязнению является прибрежная акватория, прилегающая к причалам ОАО «Камчатскэнерго». Именно там наблюдались самые высокие показатели по всем тяжелым металлам, кроме кадмия. Самая высокая его концентрация была зафиксирована в бух. Ильичева, что вполне может быть связано с воздействием загрязнения, поступающего из района дампинга, находящегося у м. Западный (Н. Ключкова, Березовская, 2001).

Последняя изученная нами проба была собрана в районе причальных сооружений ООО «Транссервис», расположенных в бух. Бабья, которая находится в кутовой части бух. Раковая. Количественный состав зеленых водорослей в этом районе отличался от всех остальных описанных выше районов, поскольку доминирующим видом здесь была *Ulva prolifera*. Она составляла около 70% от общей массы пробы (таблица 25). Этот вид-эфемер в массовом количестве развивается во второй половине лета вдоль всего восточного побережья Авачинской губы и постепенно исчезает с осенним понижением температуры. Возможно, что в данном месте, расположенном в кутовой части бух. Раковая, наблюдается большой прогрев поверхностной водной массы, поэтому вегетация *U. prolifera* здесь продолжалась и в ноябре. Кроме более благоприятных температурных условий, возможно, играла определенную роль и лучшая освещенность места произрастания. Подобно описанным выше другим видам зеленых водорослей из районов с хронической антропогенной нагрузкой, *U.*

*prolifera* имела характерные аномалии развития, включая очень рыхлое расположение клеток, уменьшение их размеров, деформацию хлоропластов, бурые включения и обрастание внешних и внутренних стенок слоевища эпибионтами (таблица 25).

Таблица 25

Альгоценотический состав и состояние водорослей, собранных у причальных сооружений ООО «Транссервис» в бух. Бабя

Вид	Встречаемость (%)	Фертильность	Аномалии развития	Эпибионты
<i>Ulothrix pseudoflaccida</i>	20	++	Неравномерное утолщение клеточных стенок, деформация хлоропластов	Мицелиальные грибки, Cyanophyta
<i>Ulothrix implexa</i>	10	++	Перепады толщины слизистого чехла	Мицелиальные грибки, Cyanophyta
<i>Ulva prolifera</i>	70	-	Рыхлое расположение клеток, уменьшение их размеров, деформация хлоропластов, бурые включения	Мицелиальные грибки

Общее содержание тяжелых металлов в этой пробе достигало почти 100 мг/кг, при этом почти 50% этого количества составлял цинк. В целом следует отметить, что во всех рассмотренных выше местах бункеровки судов цинк является элементом, который зеленые водоросли накапливают в наибольшем количестве. Его доля среди других элементов колеблется от 16 до 66%. Вторым по количественному содержанию элементом является свинец. Его абсолютное содержание колеблется от 1,62 до 180 мг/кг, а массовая доля – от 13 до 52% от общего содержания тяжелых металлов в изученных пробах водорослей. Данный район побережья, как было сказано выше, подвержен сильной антропогенной нагрузке и является не только местом стоянки судов, но и их захоронения, поэтому неудивительно, что здесь зеленые водоросли накапливают тяжелые металлы в очень больших количествах (таблица 26).

Абсолютное (мг/кг, Р. 0,95) и относительное (%) содержание тяжелых металлов и загрязняющих веществ у зеленых водорослей, собранных у причальных сооружений ООО «Транссервис» в бух. Бабья

Показатели	Cu	Zn	Pb	Cd	Ni	Нефтепродукты	Летучие фенолы
Абсолютные	13.0±2.6	49.0±9.8	31.0±15.5	<0.1	3.0±0.75	100± 25	<0.5
Доля, %	13.52	50.98	32.25	0.13	3.12	-	-

Таким образом, проведенное нами исследование показывает, что разные виды зеленых водорослей способны в очень больших количествах накапливать тяжелые металлы, фенолы и нефтепродукты. По их суммарному содержанию можно судить об антропогенно-импактных условиях отдельных районов побережья Авачинской губы. Примечательно, что содержание фотосинтетических пигментов в условиях загрязнения у одних видов уменьшается, у других даже увеличивается, поскольку у разных видов зеленых водорослей стратегия развития в антропогенных условиях различается (Очеретяна и др., 2014). В целом же зеленые водоросли являются очень хорошими индикаторами антропогенного загрязнения и могут быть использованы для сравнительного изучения экологического состояния морских прибрежных акваторий.

## **6.2. Адаптационные стратегии выживания отдельных видов зеленых водорослей в стрессовых условиях среды**

Выше было показано, что зеленые водоросли обладают чрезвычайной живучестью в условиях сильного антропогенного загрязнения. Однако обитающие на скалах в зоне брызг или верхнем этаже верхнего горизонта

литорали виды подвержены также воздействию абиотических факторов, таких как регулярное иссушение во время отливов, воздействие высокой солнечной, в том числе ультрафиолетовой радиации, повторяющиеся циклы замерзания и оттаивания в холодные осенне-зимние месяцы, а также высокий прогрев в солнечные дни летних месяцев. Для того чтобы установить какой период иссушения/степень обезвоживания и какая температура являются критическими у зеленых водорослей для сохранения жизнеспособности были выполнены описанные ниже эксперименты.

**Иссушение.** В ходе проведения экспериментов по иссушению использовали виды *Prasiola delicata* и *Rosenvingiella constricta*. Их высушивали в силикагеле до абсолютно сухого состояния и затем хранили в силикагеле при температуре 4°C. Оказалось, что среди всех обнаруженных в пробах организмов самыми неустойчивыми к иссушению были диатомовые и зеленая микроводоросль *Entocladia* sp., поскольку они сохранялись живыми в сухом виде только 3 и 12 месяцев, соответственно. Синезеленые и зеленые водоросли *P. delicata* и *R. constricta* оказались крайне устойчивыми к экстремальному иссушению (потеря практически 100% внутриклеточной жидкости) и могли восстановиться и начать размножение автоспорами в морской воде через 3-4 года полного обезвоживания (рисунок 45).

Их восстановление происходило следующим образом. После погружения в морскую среду для культивирования все растения моментально втягивали воду, и их клетки увеличивались в объеме в несколько раз. Однако окрашивание клеток флуоресцентным красителем флуоресцентный диацетат (ФДА, fluorescein diacetate) показало, что сразу после регидратации в них отсутствует характерная желто-зеленая флуоресценция, что указывает на неактивное состояние клеточных эстераз. Эстеразы принадлежат классу гидролаз и участвуют в реакциях расщепления сложноэфирной связи в органических соединениях. По существу ФДА является нефлуоресцентной, неполярной молекулой, которая переносится в клетку пассивно и после расщепления в цитоплазме эстеразами начинает светиться под флуоресцентным микроскопом желто-зеленым цветом.

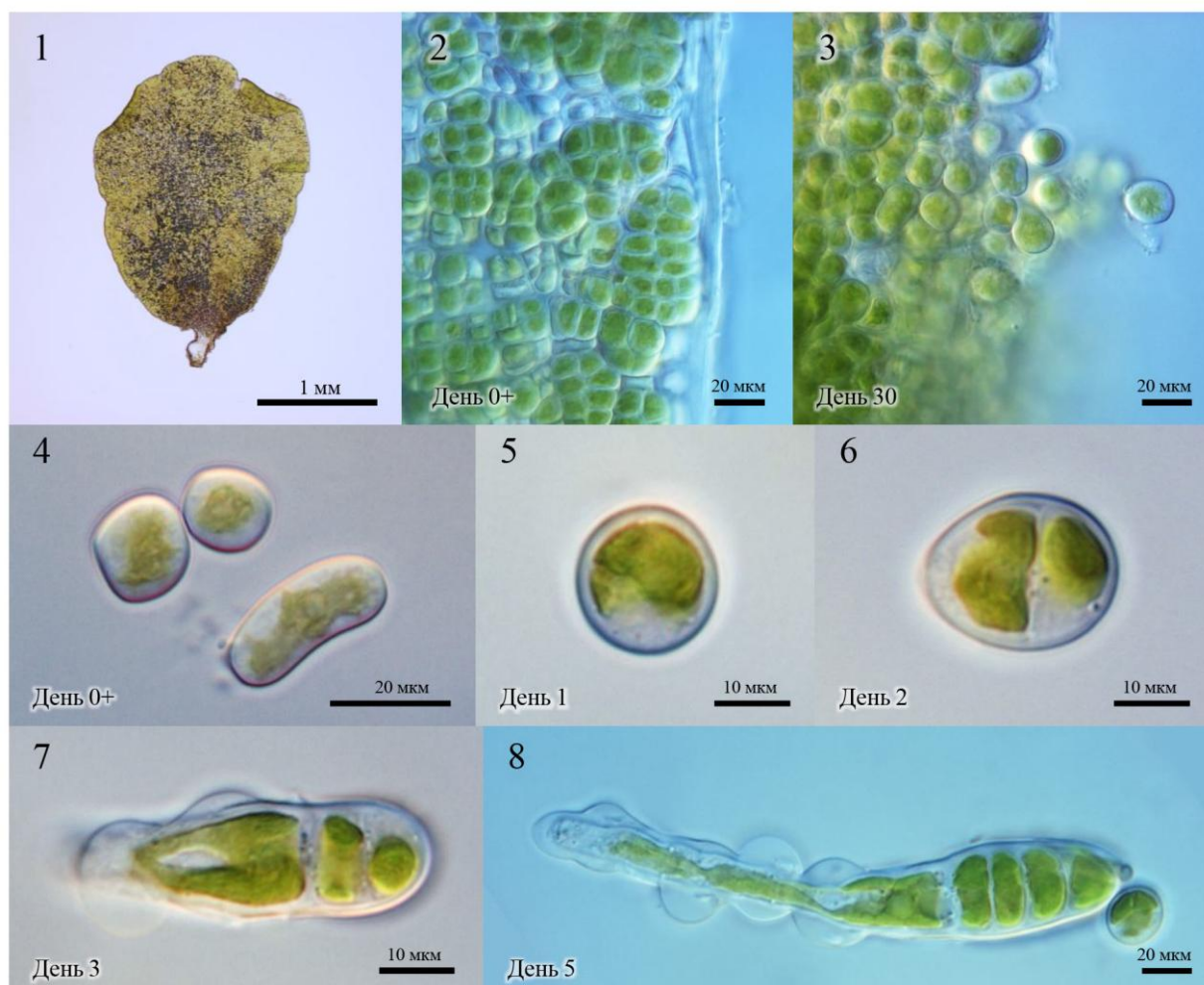


Рисунок 45 – Регидратация и последующее размножение у *Prasiola*. 1 – инициальное растение, высушенное в силикагеле в течение 3-х лет, а затем помещенное в стерильную морскую воду; 2 – увеличенный фрагмент пластины на день регидратации 0+. Зеленые клетки в пластине – живые, белесые клетки между ними – мертвые, с разрушенным хлоропластом. 3 – высвобождение автоспор на 30-ый день после регидратации; 4-8 – прорастания автоспор

Характерная флуоресценция у наших растений появлялась через 4–12 дней после регидратации (рисунок 46). Это указывает на то, что только к этому времени в регидрированных клетках возобновился метаболизм. Дальнейшее развитие растений показало, что от одной материнской пластины может быть получено от нескольких десятков до более сотни новых дочерних растений. Таким образом, даже одно перенесшее экстремальный стресс, но сохранившее жизнеспособность растение способно обеспечить сохранение вида. Стоит отметить, что до высушивания в силикагеле все растения дополнительно испытали температурный шок, когда их дважды подвергли медленной заморозке при  $-10^{\circ}\text{C}$  и  $-18^{\circ}\text{C}$  и последующему оттаиванию при комнатной температуре.

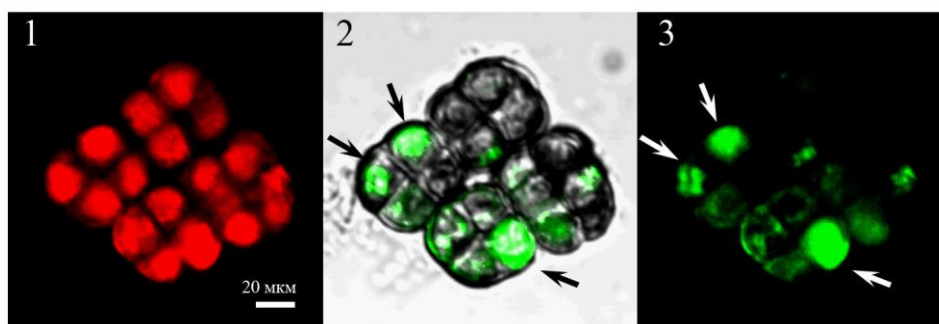


Рисунок 46 – Окрашивание автоспор, отделившихся от растения *Rosenvingiella constricta*, флуоресцентным диацетатом (ФДА). Время – 30-ый день после регидратации, период иссушения – 4 года. Микрофотографии сняты под конфокальным лазерным сканирующим микроскопом. 1 – автофлуоресценция хлорофилла в хлоропластах (зеленый фильтр, режим «Mito Red»). Всего отделилось 4 пакета, включающие 18 автоспор; 2 – те же автоспоры, снятые в режиме «transmitted» с наложенной поверх них флуоресценцией ФДА, снятой под синим фильтром в режиме «FITC». У 11 клеток из 18 была различима характерная флуоресценция ФДА, однако наиболее интенсивной она была только у 3-х клеток (показано стрелками, рис. 2–3), т.е. эти клетки были самыми жизнеспособными; 3 – те же автоспоры, окрашенные ФДА, сфотографированные под синим фильтром в режиме «FITC»

**Заморозка.** В альгологии известны случаи успешной криоконсервации живых водорослей с использованием специальных защитных мер. При крайне быстрой заморозке цитоплазма не кристаллизуется, а обретает желеобразную консистенцию, и органеллы не повреждаются, однако при медленной заморозке происходит образование внутриклеточного льда, приводящего к разрушению органелл и смерти клеток. Для того чтобы выяснить насколько устойчивы зеленые водоросли к заморозке и оттаиванию мы провели серию наблюдений у *Blidingia minima*. Собранные в природе живые растения подвергли заморозке в морозильной камере при температуре от  $-10^{\circ}\text{C}$  до  $-18^{\circ}\text{C}$  и хранили в замороженном состоянии около 3-х лет. Затем материал на 2 недели поместили в холодильную камеру для медленного оттаивания при температуре  $7^{\circ}\text{C}$ , после чего разделили на две группы образцов. Первую поместили в инкубатор, поддерживающий постоянное освещение 4000 К и температуру  $12,4^{\circ}\text{C}$ , а вторую в инкубатор при температуре от  $14^{\circ}\text{C}$  до  $18^{\circ}\text{C}$  при естественном освещении. Морская среда для культивирования растений была обогащена микроэлементами и витаминами.

После 12 дней содержания у растений первой группы слегка увеличились и округлились клетки, хлоропласт посветлел и занял центральное положение. Через



1,5 месяца все растения погибли, не выгнав зооспор и гамет. Таким образом, условия постоянной освещенности оказались для них неблагоприятными.

Растения во второй группе, напротив, начали формировать органы размножения – апланоспорангии с апланоспорами. Отметим, что формирование у *Blidingia* апланоспорангиев вместо подвижных зооспор в научной литературе еще не описано (рисунок 47).

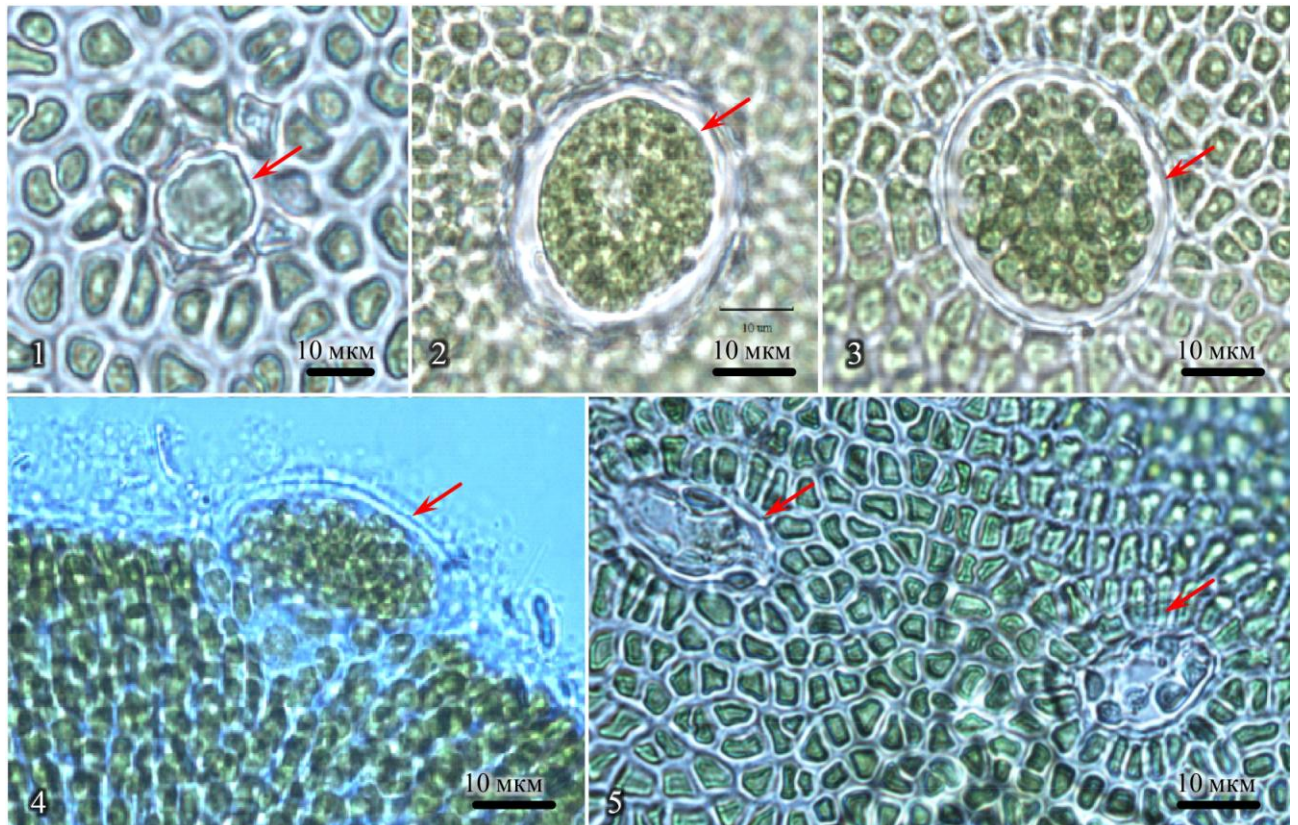


Рисунок 47 – Формирование и выход апланоспорангиев у *Blidingia minima* (показаны стрелками). 1 – закладка апланоспорангия; 2 – апланоспорангий с гомогенным клеточным содержимым; 3 – формирование апланоспор внутри апланоспорангия; 4 – отделение апланоспорангия от материнского растения; 5 – перфорации в пластине после выхода апланоспорангиев

Размеры апланоспорангиев достигали 23-35 мкм в поперечнике. После их выхода из материнской пластины в ней оставались крупные перфорации. Отделившись от материнского растения, апланоспорангии некоторое время находились в свободном плавании, а затем высвобождали апланоспоры. Через 7 дней после оседания на дно чашки Петри апланоспоры начинали прорастать и формировать новые растения (растения 48). Таким образом, медленная заморозка растений и последующее хранение в течение 3-х лет не вызвала смерть *B. minima*.



Рисунок 48 – Развитие проростков *Blidingia minima* из апланоспор в лабораторных условиях. 1-3 – стадия формирования однорядной нити

**Температурный шок.** Следующим видом зеленых водорослей, использованным для изучения адаптации к стрессовым условиям среды, была *Ulva fenestrata*. Мы выбрали этот вид, поскольку в ходе изучения сезонной динамики и межгодовых изменений состава и структуры природных сообществ зеленых водорослей в Авачинской губе нами было обнаружено, что в разные годы проведения исследований у *U. fenestrata* заметно менялась частота встречаемости. Для понимания причин этого явления мы изучили особенности ее размножения в разных условиях.

Первую группу образцов содержали при аномально высокой температуре от 32°C до 38°C и дневном освещении; вторую – при 23°C и избыточном освещении; третью – при температуре 8-10°C и полной темноте; четвертую – при температуре 18-20°C и дневном освещении.

В ходе лабораторного культивирования растений из первой группы через 4 дня после окончания периода адаптации к высокой температуре у них началось размножение автоспорами, которые отделялись от краев пластины (рисунки 49.1-49.2). Через 3 недели во всех оставшихся вегетативных клетках начался лизис хлоропластов, и еще через неделю все растения погибли.

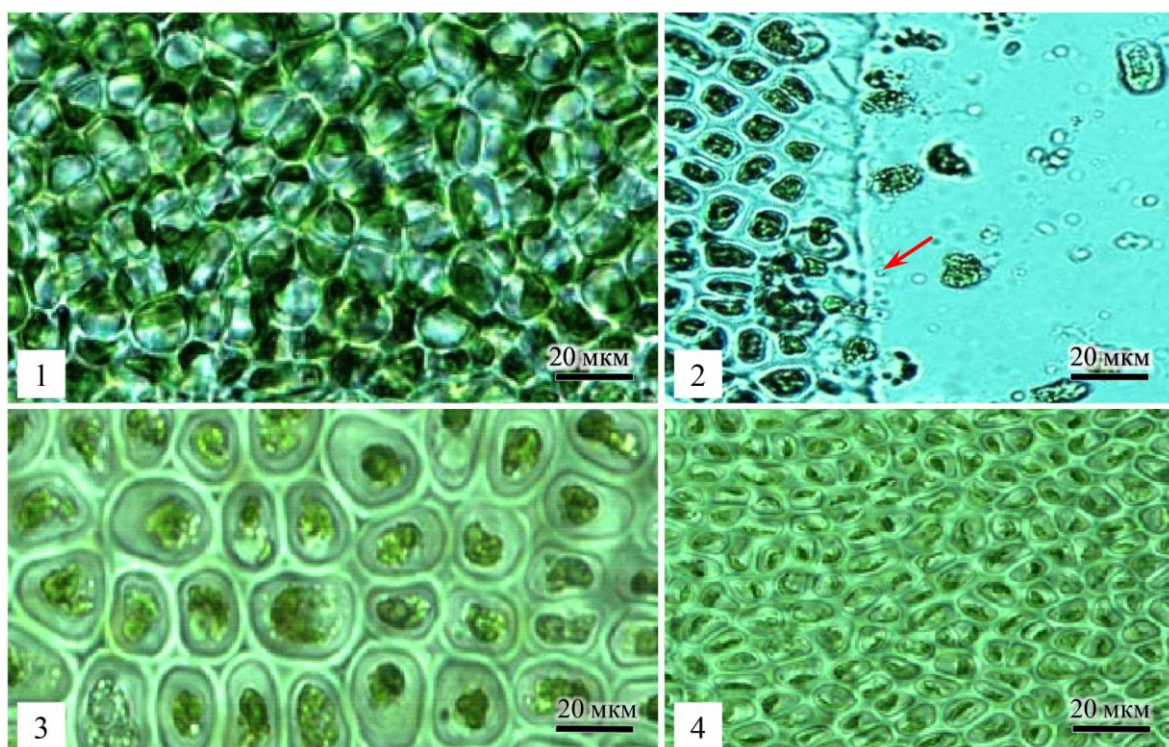


Рисунок 49 – Вид клеток пластин *Ulva fenestrata*, подвергшихся комбинациям различных стрессовых условий. 1-2 – первая группа образцов (температурный шок); 1 – стерильные клетки с парietальными хлоропластами; 2 – выход предфертильных клеток у растений, подвергавшихся температурному шоку; 3 – увеличение размеров клеток и перемещение хлоропласта в центр клеток у растений, культивируемых в условиях постоянного освещения; 4 – активное клеточное деление, приводящее к значительному уменьшению размеров клеток и изменению их формы в условиях пониженной температуры и отсутствия светового довольствия

Таким образом, высокая температура, намного превышающая таковую в естественной среде, вызывает у растений стресс и быструю физиолого-биохимическую перестройку. У них происходит ускоренная фертилизация наиболее зрелых вегетативных клеток, в то же время дальнейшее развитие более молодых клеток и формирование у них продуктов размножения не имеет места. Адаптированные к высокой температуре вегетативные клетки сохраняют жизнеспособность достаточно длительное время. Проведенные наблюдения также показали, что высокий прогрев воды стимулирует ускоренное формирование неподвижных продуктов размножения, автоспор и апланоспор, способных в отличие от подвижных зооспор к длительному покою.

У второй группы образцов *U. fenestrata*, содержащихся при температуре 23°C и круглосуточном освещении, фертилизация клеток началась только через 2 недели.

Создавая такие условия содержания, мы предполагали, что интенсивное освещение будет активизировать процесс фотосинтеза, с другой стороны, будет препятствовать делению клеток, происходящему обычно в темное время суток. Наблюдения за развитием растений показали, что заданные нами условия содержания водорослей привели к заметному увеличению размеров клеток. Их поперечник в отдельных случаях увеличился до 28 мкм. Parietalный хлоропласт, находящийся под воздействием избыточного света, при этом заметно сжался и занял в клетке центральное положение (рисунок 49.3). Признаки фертилизации клеток появились через 2 недели после начала эксперимента. Их изменения, связанные с формированием продуктов размножения, наблюдались в течение двух последующих недель. Однако, к концу четвертой недели растения, содержащиеся в искусственных условиях, погибли, так и не образовав зрелых продуктов размножения.

В третьей группе образцов стерильные пластины *U. fenestrata* культивировали в условиях низкой для вида температуры (10°C) и полной темноты. В этих условиях хлоропласт в клетках приобрел вытянутую форму и занял пристеночное положение. Клетки начали активно делиться без последующего увеличения в размерах. К концу эксперимента основная их часть была не более 8-15 мкм в максимальном поперечнике, при этом расстояние между клетками увеличилось до 2-8 мкм (рисунок 49.4).

Наиболее успешно развивались растения *U. fenestrata* в последней, четвертой группе образцов (рисунок 50). Формирование органов размножения у них началось при длине светового дня около 15 часов, а увеличение светового довольствия до 16 часов явилось стимулом для выхода апланоспор. Через 3 недели вышедшие из материнского растения апланоспоры прикрепились к стенкам чашек Петри и образовали скопления, похожие на псевдопаренхиму. Клетки были округлые, 6-8,5 мкм в поперечнике (рисунок 50.2). Через 3-4 недели они начали вытягиваться и через несколько дней достигали 14 мкм длины. Проростки приобретали булавовидную форму, и вскоре их верхняя часть начинала делиться (рисунок 50.3). Через 6 недель они достигли 34 мкм в длину, а через 2

месяца – до 70 мкм высоты (рисунок 50.4). Затем у них началось диффузное деление и формирование необычного для *U. fenestrata* трубчатого слоевища.

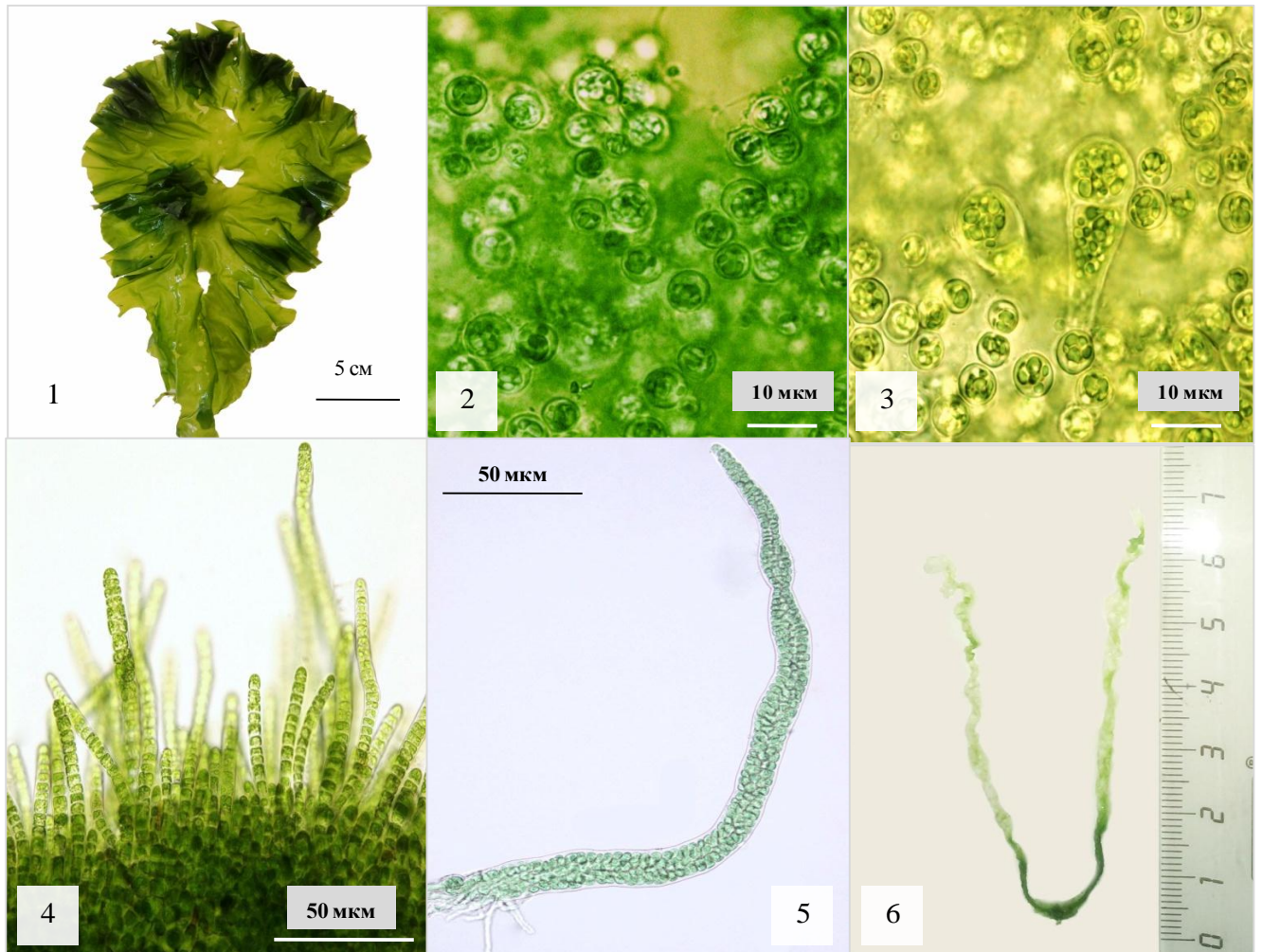


Рисунок 50 – Развитие апланоспор и их прорастание у *Ulva fenestrata* в лабораторных условиях, максимально приближенных к естественным. 1 – стерильное материнское растение; 2 – выброс апланоспор; 3 – начало прорастание клеток из апланоспор; 4 – удлинение нитей; 5 – формирование многорядной нити; 6 – трубчатое слоевище, появившееся через 6 месяцев

На третий месяц эксперимента сформировались трубчатые проростки длиной до 1,5 мм (рисунок 50.5), а к началу четвертого месяца эксперимента длина трубок составляла уже 1,8-2 см. Эксперимент был завершён через 6 месяцев, когда длина трубчатого слоевища достигла 7 см длины и 2 мм ширины (рисунок 50.6).

Таким образом, проведенные исследования показали, что *U. fenestrata* является очень пластичным в экологическом отношении видом. Она может переносить аномально высокую температуру, в течение долгого времени оставаться живой при постоянном ярком свете и в полной темноте. В

неблагоприятные периоды она существует в виде покоящихся апланоспор. Благодаря этому *U. fenestrata* может встречаться в литоральных и сублиторальных альгоценозах в течение всего вегетационного периода в виде сменяющих друг друга генераций и формировать плотные заросли.

Подводя итог главы и работы в целом, проведенные нами многолетние наблюдения и лабораторные эксперименты показали, что зеленым водорослям свойственна многообразная и очень гибкая стратегия воспроизводства. Они сами и продукты их размножения способны к длительному выживанию в условиях полного обезвоживания, аномально высоких температур, длительного промерзания, воздействия яркого света и полной темноты. Кроме того, они обладают способностью накапливать тяжелые металлы, фенолы и нефтепродукты в количествах, смертельных для других групп гидробионтов. Все это позволяет понять причины, обуславливающие их доминирование в альгоценозах в местах с высоким антропогенным воздействием.

Результаты проведенного автором исследования дают развернутое обоснование выдвинутых на защиту положений и позволяют сформулировать следующие выводы.

## ВЫВОДЫ

1. В настоящее время альгофлора зеленых водорослей Авачинской губы включает более 40 видов, в формировании «зеленых приливов» в этом районе активное участие принимают 26. Остальные являются редкими. Впервые во флоре Авачинской губы обнаружена *Percursaria percursa*, *Ulothrix implexa* и *Urospora vancouveriana*, а *Prasiola delicata* впервые обнаружена во флоре холодоумеренных районов западной Пацифики. На основании изучения микроскопических стадий развития представителей улотриксковых и акросифониевых водорослей из состава северо-западной Пацифики исключен ранее указывавшийся здесь вид *Spongomorpha aeruginosa*.

2. Виды-участники «зеленых приливов» в Авачинской губе принадлежат к широко распространенным в Мировом океане родам. Виды, участвующие в формировании «зеленых приливов» в Авачинской губе, в составе этих родов являются самыми широкоареальными и имеют биполярное и мультизональное распространение (59%), арктическо-бореальное или высокобореальное (41%). Этот комплекс по составу родов и видов наиболее близок к антарктическому, что свидетельствует о том, что появление «зеленых приливов» приводит к катастрофическому снижению уровня оригинальности флор.

3. Изменения состава и структуры литоральных альгоценозов происходят ежемесячно и характеризуются закономерной сменой видов-доминантов в каждом горизонте литорали. Исходя из различий в сроках массового развития видов они разделены на 4 термобатические группы: 1 – виды весенне-осеннего холодноводного комплекса, 2 – виды летнего и ранне-осеннего тепловодного комплекса, 3 – асезонные виды и 4 – короткоцикловые виды с ограниченным сроком вегетации. Так, виды *Prasiola borealis*, *Percursaria percursa* и *Urospora vancouveriana* большую часть своего жизненного цикла проводят в покоящихся стадиях и их макроскопические растения появляются не каждый год.

4. Большинство обнаруженных видов зеленых водорослей присутствуют в альгоценозах постоянно, однако пики массового развития у них не совпадают.

Образуемые ими литоральные заросли обычно представляют собой разновозрастные перекрывающиеся во времени генерации. В условиях сильного загрязнения сроки вегетации видов заметно сокращаются, в отдельных случаях до трех недель. При этом у них имеет место синхронное созревание продуктов размножения, а период вегетации и присутствия в альгоценозах сокращается.

5. Межгодовые колебания погодных и гидрологических условий оказывают очень большое влияние на структуру сообществ зеленых водорослей. При совместном произрастании виды зеленых водорослей используют малейшие конкурентные преимущества и занимают освобождающиеся участки субстрата или вытесняют виды с меньшей скоростью роста. Высокая межгодовая изменчивость условий обитания вызывает постоянную смену доминантов в альгоценозах зеленых водорослей и позволяет им максимально эффективно использовать ресурсы среды.

6. В исследованных районах в пробах зеленых водорослей максимально зафиксированная концентрация нефтепродуктов была равна  $2020 \pm 202$  мг/кг, летучих фенолов –  $6.0 \pm 3.0$  мг/кг, меди –  $16.0 \pm 3.2$  мг/кг, цинка –  $101 \pm 20$  мг/кг, ртути –  $51.0 \pm 25.0$  мг/кг, никеля –  $7.5 \pm 1.9$  мг/кг, кадмия –  $0.11 \pm 0.03$  мг/кг. В условиях загрязнения у зеленых водорослей наблюдается аномальное деление клеток, развитие толстых, плотных, ненормально слизистых клеточных оболочек, деформация хлоропластов, аномальные внутриклеточные включения.

7. Виды *Prasiola delicata* и *Rosenvingiella constricta* демонстрируют исключительную способность к выживанию и восстановлению активной жизнедеятельности после 3-4-х лет полного иссушения, а *Blidingia minima* способная восстановиться и начать размножение апланоспорами через 3 года перемерзания. *Ulva fenestrata* может длительно переносить аномально высокую до  $38^{\circ}\text{C}$  температуру, постоянный свет интенсивностью 4000 К и полную темноту. В неблагоприятные периоды она длительное время сохраняется в виде покоящихся апланоспор. Высокая концентрация биогенов в сочетании с высокой температурой воды и слабым волнением приводит к появлению растений



*Monostroma grevillei* с гигантскими размерами, до 1,5 м в поперечнике при норме до 20 см.

8. Виды водорослей-компонентов «зеленых приливов» имеют низкую избирательную способность к субстрату и встречаются как свободноживущие, эпи- и эндофиты и эпизоиды. Они характеризуются гибкой стратегией воспроизводства. Впервые у *Kornmannia zostericola* и *Protomonostroma undulatum* обнаружена способность к размножению неотенически развитых растений, у *Blidingia minima* способность к автономному существованию апланоспорангиев, к прорастанию апланоспор *Ulva fenestrata* на материнском растении. У других видов при стрессовом воздействии среды отмечается массовая фертилизация вегетативных клеток.

9. Гибкая стратегия воспроизводства представителей «зеленых приливов», способность переживать зимний период в слоевищах других макроводорослей или проводить часть своего жизненного цикла в покоящихся стадиях, наряду с чрезвычайной устойчивостью к абиотическим и антропогенным факторам способствуют их выживанию и процветанию во флоре Мирового океана.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Адрианов А.В. Современные проблемы изучения морского биологического разнообразия // Биология моря. 2004. Т. 30. С. 3-19.
2. Березовская В.А. Гидрохимический режим Авачинской губы // Автореф. дисс. ... канд. геогр. наук. Ростов-на-Дону. 1988. 25 С.
3. Березовская В.А. Авачинская губа. Гидрохимический режим, антропогенное воздействие. Петропавловск-Камчатский: КГАРФ. 1999. 156 С.
4. Березовская В.А., Клочкова Н.Г. Содержание кислорода, биогенных и загрязняющих веществ в воде Авачинской губы // В кн.: Сборник научных статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский, Токио: Госкомкамчатэкология. 1998. С. 19-26.
5. Богданов К.Т. Распределение полусуточных приливных волн по акватории Тихого океана // Океанологические исследования. 1962. Т. 5. С. 5-18.
6. Виноградова К.Л. Род *Ulvaria* в морях Советского Союза // Новости сист. низш. раст. 1967. С. 110-121.
7. Виноградова К.Л. К систематике порядка Ulvales (Chlorophyta) // Бот. журн. 1969. Т. 54. С. 1347-1355.
8. Виноградова К.Л. Видовой состав водорослей на литорали и сублиторали северо-западной части Берингова моря // Новости сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 32-44.
9. Виноградова К.Л. Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей. Л.: Наука. 1974. 112 С.
10. Виноградова К.Л. Водоросли юго-западного побережья Берингова моря // Новости сист. низш. раст. 1978. Т. 15. С. 3-11.
11. Виноградова К.Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л.: Наука. 1979. 145 С.
12. Виноградова К.Л. К флоре морских Chlorophyta Антарктиды // Новости сист. низш. раст. 1983. Т. 20. С. 10-18.
13. Виноградова К.Л., Клочкова Н.Г., Перестенко Л.П. Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части Берингова моря // Литораль Берингова

- моря и юго-восточной Камчатки. М: Наука. 1978. С. 150-155.
14. Возжинская В.Б. Макрофиты морских побережий Сахалина // Тр. Ин-та океанол. 1964. Т. 49. С. 330-440.
  15. Гапочка Л.Д. Об адаптации водорослей. М.: Изд-во МГУ. 1981. 80 С.
  16. Гусарова И.С., Семкин Б.И. Сравнительный анализ флор макрофитов некоторых районов северной части Тихого океана с использованием теоретико-графовых методов // Бот. журн. 1986. Т. 71. Т. 6. С. 781-789.
  17. Жигадлова Г.Г. Эпифиты и эндофиты водорослей рода *Palmaria* Stackhouse у берегов восточной Камчатки // Известия ТИНРО. 2011. Т. 164. С. 300-311.
  18. Зинова Е.С. Водоросли Камчатки // Исслед. морей СССР. 1933. Вып. 17. С. 742.
  19. Зинова Е.С. Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеан. комитета. 1940. Т. 5. С. 165-243.
  20. Зинова Е.С. Водоросли Охотского моря // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1954а. Т. 9. С. 259-307.
  21. Зинова Е.С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1954б. Т. 9. С. 365-400.
  22. Кардакова-Преженцева Е.А. Водорослевая растительность Командорских островов // Изв. Тихоокеан. науч.-иссл. ин-та рыбн. хоз. и океаногр. 1938. Т. 14. С. 77-108.
  23. Каспирович Е.В. Техногенное влияние морских транспортных средств на состояние экосистем прикамчатских вод // Дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 2011. 154 С.
  24. Климова А.В., Очеретяна С.О., Ключкова Н.Г. Случай необычного нахождения одноклеточной эндофитной зеленой водоросли в слоевище *Saccharina bongardiana* (Phaeophyceae, Laminariales) // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2014. Т. 30. С. 80-88.
  25. Ключкова Н.Г. Видовой состав водорослей литорали и сублиторали Камчатского залива // Новости сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 2024.
  26. Ключкова Н.Г. Дополнение к флоре Кроноцкого и Авачинского заливов юго-восточной Камчатки // Биология моря. 1977. Т. 5. С. 24-32.

27. Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 1986. 23 С.
28. Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток: Дальнаука. 1996. 288 С.
29. Клочкова Н.Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток. 1998. 49 С.
30. Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. Владивосток, Петропавловск: Дальнаука. 1997. 155 С.
31. Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. Владивосток: Дальнаука. 2001. 208 С.
32. Клочкова Н.Г., Климова А.В., Очеретяна С.О., Кусиди А.Э., Каспирович Е.В. Воздействие антропогенного загрязнения на состояние макробентоса в бухте Раковая (Авачинская губа, Юго-Восточная Камчатка) // Вестник Камчатского Государственного Технического Университета. 2016. Т. 35. С. 53-64.
33. Клочкова Н.Г., Клочкова Т.А. Долговременные изменения растительных сообществ и флоры макрофитов в Авачинской губе // В кн.: Сборник научных статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский, Токио: Госкомкамчатэкология. 1998. С. 27-38.
34. Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Петр.-Камчатский: «Камчатпресс», КамчатНИРО. 2009. Т. 1. 216 С.
35. Клочкова Н.Г., Суховеева М.В. Некоторые итоги изучения флоры водорослей-макрофитов Камчатского залива // Тез. докл. науч.-практ. конф. «Биологические ресурсы Камчатского шельфа и их рациональное использование и охрана». Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО. 1987. С. 74-76.
36. Клочкова Т.А., Белый М.Н., Клочкова Н.Г. Водоросли-макрофиты Охотского моря // В книге: Белый М.Н. Водоросли-макрофиты северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата сельди. ФГУП «МагаданНИРО». Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2013. С. 21-140.

37. Ключкова Т.А., Ключкова Н.Г., Очеретяна С.О., Ким Г.Х. Влияние долговременного обезвоживания на морские зеленые водоросли *Prasiola delicata* и *Rosenvingiella constricta* (Chlorophyta, Prasiolales) // Вестник Камчатского Государственного Технического Университета. 2015. Т. 34. С. 33-45.
38. Ключкова Т.А., Ключкова Н.Г., Ким Г.Х. Молекулярная филогения морских представителей родов *Prasiola* и *Rosenvingiella* (Chlorophyta: Prasiolales) юго-восточной Камчатки // Биология моря. 2017. Т. 43. Т. 1. С. 24-31.
39. Кожевникова С.И., Чернова Е.Н., Шулькин В.М. Микроэлементный состав зеленой водоросли *Ulva fenestrata* из залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. 2006. Т. 32. Т. 5. С. 346-352.
40. Кондратюк В.И. Климат Камчатки. М.: Гидрометеиздат. 1974. 202 С.
41. Копылов Б.И., Павлова В.П. Экология Авачинской губы: источники загрязнения, проблемы, решения, перспективы // В кн.: Сборник научных статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский, Токио: Госкомкамчатэкология. 1998. С. 11-18.
42. Калугина-Гутник А.А. Макрофитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка. 1975. 248 С.
43. Муравьев Я.Д. Краткий физико-географический очерк Авачинской губы // В кн.: Сборник научных статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский, Токио: Госкомкамчатэкология. 1998. С. 7-10.
44. Набивайло Ю.В., Скрипцова А.В., Титлянов Э.А. Взаимное влияние водорослей сообщества *Gracilaria gracilis* (Rhodophyta) // Биология моря. 2005. Т. 31. С. 338-343.
45. Овсянникова К.С. Массовое развитие зеленых водорослей на литорали Авачинской губы летом 2006 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2006. С. 284-285.
46. Очеретяна С.О. Новые для флоры Авачинской губы виды зеленых водорослей (Chlorophyta) // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2010. Т. 14. С. 20-25.

47. Очеретяна С.О. Накопление тяжелых металлов у зеленых водорослей-макрофитов в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2011. Т. 16. С. 38-44.
48. Очеретяна С.О. Влияние света и температуры на развитие в лабораторных условиях морской водоросли *Ulva fenestrata* (Chlorophyta, Ulvales) // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2012. Т. 22. С. 82-86.
49. Очеретяна С.О., Ключкова Н.Г. Позднеосенний состав зеленых эфемерных водорослей в районах бункеровок флота в Авачинской губе (Юго-восточная Камчатка) // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2010. Т. 11. С. 58-65.
50. Очеретяна С.О., Куплинова А.В. Влияние загрязнения на литоральную альгофлору побережья Авачинской губы, испытывающего длительную антропогенную нагрузку // Сб. материалов межрегион. науч.-практич. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Природно-ресурсный потенциал региона: современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование». Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. 2010а. С. 86-88.
51. Очеретяна С.О., Куплинова А.В. Состав, структура и динамика эфемерных литоральных сообществ зеленых водорослей в районах сильного антропогенного загрязнения в Авачинской губе (восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы XI междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2010б. С. 184-187.
52. Очеретяна С.О., Ключкова Н.Г., Ключкова Т.А. Сезонный состав «зеленых приливов» в Авачинской губе и влияние антропогенного загрязнения на физиологию и рост некоторых зеленых водорослей // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2015. Т. 33. С. 30-36.
53. Очеретяна С.О., Походина М.А., Якушева И.А. Исследование химического состава массовых видов зеленых водорослей прибрежных вод Камчатки // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2014. № 2. С. 70-78.
54. Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука. 1980. 232 С.
55. Постельс А., Рупрехт Ф.И. Изображения и описания морских растений,

- собранных в северном Тихом океане у берегов российских владений в Азии и Америке. СПб. 1840. 22 С.
56. Савич В.П. Альгологический объезд Авачинской губы в мае 1909 г. // Тр. Камчатской экспедиции Ф.Б. Рябушинского. 1914. Т. 2. С. 451-472.
57. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир. 1991. 595 С.
58. Степаньян О.В. Морфо-функциональные перестройки у водорослей-макрофитов Баренцева моря под воздействием нефти и нефтепродуктов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск. 2003. 29 С.
59. Степаньян О.В. Воскобойников Г.М. Морфо-функциональное состояние макрофитов и прогноз развития фитоценозов Баренцева моря в условиях нефтяного загрязнения. М.: Наука. 2006. 255 С.
60. Теюбова В.Ф., Ефимова О.В. Макрофитобентос урезовой зоны Новороссийской бухты (Черное море) в условиях антропогенного воздействия // Экология моря. 2003. Т. 64. С. 67-71.
61. Хайнасова Т.С. Зеленые водоросли (Chlorophyta) во флоре Авачинской губы // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2006. С. 252-255.
75. Abbott I.A., Hollenberg C.J. Marine algae of California. Stanford: Stanford Univ. Press. 1976. 827 P.
76. Adams N.M. Seaweeds of New Zealand. An Illustrated Guide. Christchurch: Canterbury Univ. Press. 1994. 360 P.
77. Agardh C.A. Species algarum rite cognitae, cum synonymis, differentiis specificis et descriptionibus succinctis // Volumen primum pars posterior. Lundae [Lund]: ex officina Berlingiana. 1823. P. [vii-viii], [399]-531.
78. Agardh J.G. Algae maris Mediterranei et Adriatici, observationes in diagnosis specierum et dispositionem generum. Parisiis [Paris]: Apud Fortin, Masson et Cie. 1842. 164 P.
79. Agardh J. G. Anadema, ett nytt slagte bland Algerne // Kgl. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 1846. 16 P.

80. Agardh J.G. Till algernes systematik. Nya bidrag. (Tredje afdelningen.) // Lunds Univ. Års-Skrift. 1883. 177 P.
81. Areschoug J.E. Phyceae novae et minus cognitae in maribus extraeuropaeis collectae // Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis. 1854. Vol. 3. P. 329-372.
82. Areschoug J.E. Observationes phycologicae. Particula prima. De Confervaceis nonnullis. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis. 1866. Vol. 36. 26 P.
83. Augyte S., Shaughnessy F.J. A floristic analysis of the marine algae and seagrasses between Cape Mendocino, California and Cape Blanco, Oregon, USA // Bot. Mar. 2014. Vol. 57. P. 251-263.
84. Bae E.H., Kim H.-S., Kwon C.-J., Hwang I.-K., Kim G.H., Klochkova T.A. Algal flora of Korea // Series «Flora and fauna of Korea», National Institute of Biological Resources, Ministry of Environment. 2010. Vol. 1. No. 1. 218 P.
85. Bárbara I., Calvo S., Cremades J., Díaz P., Dosil J., Peña V., López Varela C., Novo T. Fragmenta chorologica occidentalia, Algae, 8641-8747 // Anales Jardín Botánico de Madrid. 2003. Vol. 60. P. 409-416.
86. Bárbara I., Cremades J., Calvo S., López-Rodríguez M.C., Dosil J. Checklist of the benthic marine and brackish Galician algae (NW Spain) // Anales del Jardín Botánico de Madrid. 2005. Vol. 62. P. 69-100.
87. Bárbara I., Díaz P., Peña V., Freire O., Baamonde S., Cremades J., Lagos V., Lema C. Adiciones corológicas a la flora bentónica marina de Galicia // Nova Acta Científica Compostelana (Biología). 2008. Vol. 17. P. 169-175.
88. Ben Maiz, N., Boudouresque C.-F., Quahchi F. Inventaire des algues et phanérogames marines benthiques de la Tunisie // Giornale Botanico Italiano. 1987. Vol. 121. P. 259-304.
89. Benhissoune S., Boudouresque, C.-F., Verlaque M. A checklist of marine seaweeds of the Mediterranean and Atlantic coasts of Morocco I. Chlorophyceae Wille // Bot. Mar. 2001. Vol. 44. P. 171-182.
90. Berov B., Deyanova D., Georgieva I., Gyosheva B., Hiebaum G. *Cystoseira* sp.-dominated macroalgal communities in the SW Black sea (Burgas Bay, Bulgaria). Current state and possible long-term effects of eutrophication // Comptes Rendus de



- l'Académie Bulgare des Sciences. 2012. Vol. 65. P. 821-830.
91. Bliding C. *Enteromorpha kylini*, eine neue Art aus der schwedischen Westküste // Kungliga Fysiografiska Sällskapet i Lund Förhandlingar. 1948. Vol. 18. P. 199-204.
  92. Bliding C. A critical survey of European taxa in Ulvales. Part I. *Capsosiphon*, *Percursaria*, *Blidingia*, *Enteromorpha*. Opera Botanica. 1963. Vol. 8. 160 P.
  93. Bliding C. A critical survey of European taxa in Ulvales, Part II. *Ulva*, *Ulvaria*, *Monostroma*, *Kornmannia*. Botaniska Notiser. 1969. Vol. 121. P. 535-629.
  94. Blomster J., Bäck S., Fewer D.P., Kiiirikki M., Lehvo A., Maggs C.A., Stanhope M.J. Novel morphology in *Enteromorpha* (Ulvophyceae) forming green tides // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. P. 1756-1763.
  95. Boraso A., Zaixso J.M. Atlas de sensibilidad ambiental de la costa y el Mar Argentino // Algas marinas bentónicas. 2011. 28 P.
  96. Bornet E. Les algues de P.-K.-A. Schousboe // Mémoires de la Société des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg. 1892. Vol. 28. P. 165-376.
  97. Børgesen F. Some Chlorophyceae from the Danish West Indies // Botanisk Tidsskrift. 1911. Vol. 31. P. 127-152.
  98. Børgesen F. Some marine algae from Mauritius. An additional list of species to Part 1. Chlorophyceae // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Meddelelser. 1946. Vol. 20. 64 P.
  99. Bostock P.D., Holland A.E. Census of the Queensland Flora. Brisbane: Queensland Herbarium Biodiversity and Ecosystem Sciences, Department of Environment and Resource Management. 2010. 320 P.
  100. Braun A. Algarum unicellularum genera nova et minus cognita. Lipsiae. 1855. 114 P.
  101. Brodie J., Maggs C.A., John D.M. Green seaweeds of Britain and Ireland. London: British Phycological Society. 2007. 242 P.
  102. Broady P.A., Flint E.A., Nelson W.A., Cassie Cooper V., De Winton M.D., Novis P.M. Phylum Chlorophyta and Charophyta: green algae // In: New Zealand inventory of biodiversity. Kingdoms Bacteria, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi. (Eds.: Gordon D.P.). Christchurch: Canterbury Univ. Press. 2012. Vol. III. P. 347-381.

103. Burrows E.M. Seaweeds of the British Isles. Chlorophyta. London: Natural History Museum Publications. 1991. Vol. 2. 238 P.
104. Cambra Sánchez J., Álvarez Cobelas M., Aboal Sanjurjo M. Lista florística y bibliográfica de los clorófitos (Chlorophyta) de la Península Ibérica, Islas Baleares e Islas Canarias. Burgos: Asociación Española de Limnología. 1998. 614 P.
105. Caram, B., Jónsson, S. Nouvelle inventaire des algues marines de l'Islande // Acta Botanica Islandica. 1972. Vol. 1. P. 5-31.
106. Caraus I. The algae of Romania. Studii si Cercetari. Bacau: Univ. Bacau Biologie. 2002. Vol. 7. 694 P.
107. Chapman V.J. Some new varieties of *Enteromorpha* and a new species of *Monostroma* // J. Bot., British and Foreign. 1940. Vol. 78. P. 262-266.
108. Chapman V.J. Notes on New Zealand algae. Transactions of the Royal Society of New Zealand. 1951. Vol. 79. P. 84-86.
109. Chapman V.J. The marine algae of New Zealand. Myxophyceae and Chlorophyceae // J. Linnean Soc. 1956. Vol. 55. Part I. P. 24-50.
110. Cohn F. Über parasitische Algen // Beitr. Biol. Pflanzen. 1872. Vol. 1. P. 87-106.
111. Collins F.S., Holde I., Setchell W.A. Phycotheca boreali-americana. A collection of dried specimens of the algae of North America. Vol. Fasc. XII-XIII, Nos. 551-650. Malden, Massachusetts. 1899.
112. Collins F.S. 1927. Marine algae from Bering Sea and Arctic Ocean collected by the Canadian Arctic expeditions, 1913-1916 // Rep. Can. Arct. Exp. 1913-1918, 6 (Botany, Part B). 1927. P. 1-16.
113. Couceiro L., Cremades J., Barreiro R. Evidence for multiple introductions of the Pacific green alga *Ulva australis* Areschoug (Ulvales, Chlorophyta) to the Iberian Peninsula // Bot. Mar. 2011. Vol. 54. P. 391-402.
114. Dangeard P.[J.L.] Les algues marines de la côte occidentale du Maroc // Le Botaniste. 1949. Vol. 34. P. 89-189.
115. Day S.A., Wickham R.P., Entwisle T.J., Tyler P.A. Bibliographic check-list of non-marine algae in Australia // Flora of Australia Supplementary Series. 1995. Vol. 4. 276 P.

116. Dillwyn L.W. *British Confervae; or colored figures and descriptions of the British plants referred by botanists to the genus Conferva*. London: W. Phillips. 1805. Plates 45-56 (with text).
117. Dillwyn L.W. *British Confervae; or colored figures and descriptions of the British plants referred by botanists to the genus Conferva*. London: W. Phillips. 1809. 87 P.
118. Dizerbo A.H., Herpe E. *Liste et répartition des algues marines des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique, Iles Normandes incluses*. Landernau: Éditions Anaximandre. 2007. 315 P.
119. Doty M.S. *The marine algae of Oregon. Chlorophyta and Phaeophyta // Farlowia*. 1947. Vol. 3. Part I. 65 P.
120. Fayolle S., Cazaubona A., Couté A. *Pearsoniella variabilis Fritsch et Rich (Chlorophyta) en France: description et données autoécologiques // Cryptogamie, Algologie*. 2001. Vol. 22. P. 445-457.
121. Feldmann J. *Inventaire de la flore marine de Roscoff. Algues, champignons, lichens et spermatophytes // Travaux Station Biologique de Roscoff, Nouvelle Série Suppl*. 1954. Vol. 6. 152 P.
122. Fernández-García C., Riosmena-Rodríguez R., Wysor B., Tejada O.L., Cortéz J. *Checklist of the Pacific marine macroalgae of Central America // Bot. Mar*. 2011. Vol. 54. P. 53-73.
123. Fletcher R. L. *The occurrence of «green tides» // Marine benthic vegetation: Recent changes and the effects of eutrophication*. Berlin. 1996. P. 7-43.
124. Forsskål P. *Flora Aegyptiaca-Arabica sive descriptiones plantarum, quas per Aegyptum inferiorem et Arabium delictem detexit illustravit Petrus Forskål // Prof. Haun. Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr*. 1775. 219 P.
125. Fredriksen S., Kile M.R. *The algal vegetation in the outer part of Isfjorden, Spitsbergen: revisiting Per Svendsens sites 50 years later // Pol. Res*. 2012. Vol. 31. 9 P.
126. Fricke A., Teichberg M., Beilfuss S., Bischof K. *Succession patterns in algal turf vegetation on a Caribbean coral reef // Bot. Mar*. 2011. Vol. 54. P. 111-126.
127. Frye J.C., Zeller S.M. *Homiscia tetraciliata sp. nov. // Puget Sound. Marine Stat. Publ. I*. 1915.

128. Furnari G., Cormaci M., Serio D. Catalogue of the benthic marine macroalgae of the Italian coast of the Adriatic Sea // *Boccone*. 1999. Vol. 12. 214 P.
129. Gabrielson P.W., Lindstrom S.C., O'Kelly C.J. Keys to the seaweeds and seagrasses of Southeast Alaska, British Columbia, Washington, and Oregon. *Phycological Contribution*. Hillsborough, North Carolina: PhycoID. 2012. N. 8. 192 P.
130. Gain L. Note sur trois espèces nouvelles d'algues marines provenant de la région antarctique sud-américaine // *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*. 1911. Vol. 17. P. 482-484.
131. Gain L. La flore me Expédition Antarctique Française (1908-1910). Carcot. Paris. 1912. 218 P.
132. Gallardo T., Gómez Garreta A., Ribera M.A., Cormaci M., Furnari G., Giaccone G., Boudouresque C.-F. Check-list of Mediterranean Seaweeds, II. Chlorophyceae Wille s.l. // *Bot. Mar.* 1993. Vol. 36. P. 399-421.
133. Gallardo T., Pérez-Ruzafa I.M., Flores-Moya A., Conde F. New collections of benthic marine algae from Livingston and Deception Islands (South Shetland Islands) and Trinity Island (Bransfield Strait) Antarctica // *Bot. Mar.* 1999. Vol. 42. P. 61-69.
134. Gao S., Chen X., Yi Q., Wang G., Pan G., Lin A., Peng G. A strategy for the proliferation of *Ulva prolifera*, main causative species of green tides, with formation of sporangia by fragmentation // *Algae*. 2010. Vol. 42. P. 23-27.
135. Garbary D.J., Barkhouse L.B. *Blidingia ramifera* (Bliding) stat. nov. (Chlorophyta): a new marine alga for eastern North America // *Nord. J. Bot.* 1987. Vol. 7. P. 359-363.
136. Garbary D.J., Tarakhovskaya E.R. Marine macroalgae and associated flowering plants from the Keret Archipelago, White Sea, Russia // *Algae*. 2013. Vol. 28. P. 267-280.
137. Greville R.K. Scottish cryptogamic flora, or coloured figures and descriptions of cryptogamic plants, belonging chiefly to the order Fungi; and intended to serve as a continuation of English Botany. Edinburgh, London. 1826. Vol. 4.
138. Greville R.K. *Algae britannicae*, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British islands, belonging to the order Algae; with plates illustrative of the genera. Edinburgh, London: McLachlan, Stewart; Baldwin, Cradock. 1830. 218 P.

139. Hagem O. Beobachtungen über die gattung *Urospora* im Kristiania fjord // *Nyt. Mag. Naturvidensk.* 1908. Vol. 46. P. 289-299.
140. Hanic L.A. Taxonomy, gamete morphology and mating types of *Urospora* (Ulotrichales, Chlorophyta) in North America // *Phycologia*. 2005. Vol. 44. P. 183-193.
141. Hanic L.A., Lindstrom S.C. Life history and systematic studies of *Pseudothrix borealis* gen. et sp. nov. (=North Pacific *Capsosiphon groenlandicus*, Ulotrichaceae, Chlorophyta) // *Algae*. 2008. Vol. 23. P. 119-133.
142. Haroun R.J., Gil-Rodríguez M.C., Díaz de Castro J., Prud'homme van Reine W.F. A checklist of the marine plants from the Canary Islands (central eastern Atlantic Ocean) // *Bot. Mar.* 2002. Vol. 45. P. 139-169.
143. Harvey W.H. Div. II. Confervoideae; Div. III. Gloiocladeae // In: The English flora of Sir James Edward Smith. Class XXIV. Cryptogamia. Part I. Comprising the mosses, hepaticae, lichens, Characeae and algae. (Eds.: Hooker W.J.). London: Longman, Brown, Green, Longmans Paternoster-Row. 1833. Vol. 5. P. 263-405.
144. Harvey W.H. *Phycologia britannica*, or, a history of British sea-weeds: containing coloured figures, generic and specific characters, synonymes, and descriptions of all the species of algae inhabiting the shores of the British Islands. London: Reeve & Benham. 1851.
145. Harvey W.H. *Phycologia Australica*: or, a history of Australian seaweeds; comprising coloured figures and descriptions of the more characteristic marine algae of New South Wales, Victoria, Tasmania, South Australia, and Western Australia, and a synopsis of all known Australian algae. London: Lovell Reeve, Co. 1858. Vol. 1.
146. 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 // *Eur. J. Phycol.* 2003. Vol. 38. P. 277-294.
147. Heering W. Chlorophyceae III. Ulotrichales, Microsporales, Oedogoniales // In: *Süsswasserflora Deutschlands, Österreich und der Schweiz*. (Eds.: Pascher A.). 1914. Vol. 6. P. 1-250. Jena: Gustav Fischer.
148. Heesch S., Sutherland J.E., Nelson W.A. Marine Prasiolales (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) from New Zealand and the Balleny Islands, with descriptions of *Prasiola*

- novaezelandiae* sp. nov. and *Rosenvingiella australis* sp. nov. // *Phycologia*. 2012. Vol. 51. P. 217-227.
149. Hernández I., Bermejo R., Pérez-Lloréns J.L., Vergara J.J. Contribución al conocimiento de los macrófitos marinos del saco interno y caños adyacentes de la Bahía de Cádiz // *ALGAS. Boletín de la Sociedad Española de Ficología*. 2010. Vol. 43. P. 11-16.
150. Hoek C. van den, Mann D.G., Jahns H.M. *Algae. An introduction to phycology*. Cambridge Univ. Press. 1995. 627 P.
151. Hop H., Wiencke C., Vogele B., Kovaltchouk, N.A. Species composition, zonation, and biomass of marine benthic macroalgae in Kongsfjorden, Svalbard // *Bot. Mar.* 2012. Vol. 55. P. 399-414.
152. Hornemann J.W. *Flora danica*. 1813. Vol. 9. fasc. 25. P. 1-8. Plates MCCCCXLI-MD. Havniae [Copenhagen].
153. Huang S.-F. *Seaweeds of Northeastern Taiwan*. Taipei: National Taiwan Museum. 2000. 233 P.
154. Huisman J.M., Abbott I.A., Smith C.M. *Hawaiian reef plants*. Honolulu: A publication of the University of Hawaii. Sea Grant College Program. 2007. 264 P.
155. Humm H.J. *The marine algae of Virginia*. Charlottesville, Virginia: Univ. Press. 1979. 263 P.
156. Hylmö D.E. *Botanische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907-1909*. XI. Meeresalgen 3. Chlorophyceae // *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Series 3*. 1938. Vol. 17. P. 1-23.
157. Iwamoto K. On four species of *Monostroma* in Tokyo Bay // *J. Tok. Univ. Fish.* 1960. Vol. 47. P. 93-101.
158. Jao C.-C. New marine algae from Washington // *Pap. Mich. Acad. of Sci., Arts and Letters*. 1937. Vol. 22. P. 99-116.
159. Jessen K.F.W. *Prasiolae generis algarum monographia. Dissertatio inauguralis botanica. Kiliae [Kiel]: In Libraria Academica*. 1848. 20 P.
160. John D.M., Prud'homme van Reine W.F., Lawson G.W., Kostermans T.B., Price J.H. *A taxonomic and geographical catalogue of the seaweeds of the western coast of*

- Africa and adjacent islands // Beihefte zur Nova Hedwigia. 2004. Vol. 127. 339 P.
161. Jorde I. Untersuchungen über den Lebenszyklus von *Urospora* Aresch. und *Codiolum* A. Braun // Nyt. Mag. Naturvidensk. 1933. Vol. 73. 19 P.
162. Jürgens G.H.B. Algae aquaticae quas, et in littora maris dynastium Javeranum et Frisiam orientalem alluentis rejectas, et in harum terrarum aquis habitantes, collegit et exsiccavit Georg Bernhard Jürgens, Jeveranus. 1822. Vol. Decades 11-16. Hanover: Mettcker, Jever & Hahn.
163. Kjellman F.R. Om Spetsbergens marina, klorogyllförande Thallophyter. II // Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. 1877. Vol. 4. 61 P.
164. Kjellman F.R. Norra Ishafvets algflora // Vega-expeditionens Vetenskapliga Iakttagelser. 1883. Vol. 3. 431 P.
165. Kjellman F.R. Om Beringhafvets algflora // Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. 1889. Vol. 23. 58 P.
166. Kjellman F.R. Studier öfver Chlorophycéslägtet *Acrosiphonia* J.G. Ag. och dess skandinaviska arter // Bihang til Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. 1893. Vol. 18. 114 P.
167. Kjellman F.R. Marina chlorophyceer från Japan // Bihang til Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. 1897. Vol. 23. 44 P.
168. Klochkova T.A., Kang S.-H., Cho G.Y., Pueschel C.M., West J.A., Kim G.H. Biology of a terrestrial green alga *Chlorococcum* sp. (Chlorococcales, Chlorophyta) collected from the Miruksazi stupa in Korea // Phycologia. 2006. Vol. 45. P. 115124.
169. Kornmann P. Zur Biologie von *Spongomorpha aeruginosa* (Linnaeus) van den Hoek // Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 1964. Vol. 11. P. 200-208.
170. Kornmann P. Wachstum und Zellteilung bei *Urospora* // Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 1966. Vol. 13. P. 73-83.
171. Kosugi M., Katashima Y., Aikawa S., Tanabe Y., Kudoh, S., Kashino Y., Koike H., Satoh K. Comparative study on the photosynthetic properties of *Prasiola* (Chlorophyceae) and *Nostoc* (Cyanophyceae) from Antarctic and non-Antarctic sites // J. Phycol. 2010. Vol. 46. P. 466-476.
172. Kozhenkova S.I. Retrospective analysis of the marine flora of Vostok Bay, Sea of

- Japan // Rus. J. Mar. Biol. 2009. Vol. 35. P. 263-278.
173. Kraft L.G.K., Kraft G.T., Waller R.F. Investigations into southern Australian *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta) taxonomy and molecular phylogeny indicate both cosmopolitanism and endemic cryptic species // J. Phycol. 2010. Vol. 46. P. 1257-1277.
174. Kützing F.T. Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. Mit 80 farbig gedruckten Tafeln, gezeichnet und gravirt vom Verfasser. Leipzig: F.A. Brockhaus. 1843. 458 P.
175. Kützing F.T. Phycologia germanica, d. i. Deutschlands Algen in bündigen Beschreibungen. Nebst einer Anleitung zum Untersuchen und Bestimmen dieser Gewächse für Anfänger. Nordhausen: W. Köhne. 1845. 340 P.
176. Kützing F.T. Diagnosen und Bemerkungen zu neuen oder kritischen Algen // Botanische Zeitung. 1847. Vol. 5. P. 1-5, 22-25, 33-38, 52-55, 164-167, 177-180, 193-198, 219-223.
177. Kützing F.T. Species algarum. Lipsiae [Leipzig]: F.A. Brockhaus. 1849. 922 P.
178. Kützing F.T. Tabulae phycologicae; oder, Abbildungen der Tange. 1856. Vol. VI P. i-iv, 1-35, 100 plates. Nordhausen: Gedruckt auf kosten des Verfassers (in commission bei W. Köhne).
179. Kylin H. Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Akademische Abhandlung. Uppsala: K.W. Appelbergs Buchdruckeri. 1907. 287 P.
180. Kylin H. Über die Fortpflanzungsverhältnisse in der Ordnung Ulvales. Kungl. Fysiografiska Sällskapet i Lund Förhandlingar. 1947. Vol. 17. P. 174-182.
181. Largo D. B., Sembrano J., Hiraoka M., Ohno M. Taxonomic and ecological profile of «green tide» species of *Ulva* (Ulvales, Chlorophyta) in central Philippines // Hydrobiologia. 2004. Vol. 512. P. 24753.
182. Lee R.K.S. A catalogue of the marine algae of the Canadian Arctic // Nat. Mus. Can. Publ. Bot. 1980. Vol. 9. 82 P.
183. Lee Y. Marine algae of Jeju. Seoul: Academy Publication. 2008. 477 P.
184. Lee Y., Kang, S. A catalogue of the seaweeds in Korea. Jeju: Cheju Nat. Univ. Press. 2001. 662 P.



185. Leliaert F., Malta E.J., Engelen A.H., Mineur F., De Clerck O. Quindao algal bloom culprit identified // *Mar. Pol. Bull.* 2008. Vol. 56. P. 15-16.
186. Leliaert F., Zhang X., Ye N., Malta E.J., Engelen A.E., Mineur F., Verbruggen H., De Clerck O. The identity of the Qingdao algal bloom // *Phycol. Res.* 2009. Vol. 57. P. 147-151.
187. Levring T. Verzeichnis einiger Chlorophyceen und Phaeophyceen von Südafrika // *Lunds Universitets Årsskrift. Ny Följd: Andra Afdelningen.* 1938. Vol. 34. 25 P.
188. Lightfoot J. *Flora scotica or a systematic arrangement in the Linnaean method of the native plants of Scotland and the Hebrides.* London. 1777. Vol. 2. P. 545-1151.
189. Lindeberg M.R., Lindstrom S.C. *Field guide to the seaweeds of Alaska.* Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program. 2010. 188 P.
190. Lindstrom S.C. *An annotated bibliography of the benthic marine algae of Alaska* // Alaska Department of Fish and Game Technical Data Report. 1977. Vol. 31. 172.
191. Lindstrom S.C., Pistolic J. Detection of a Group I (IE) fungal intron in the green algal genus *Urospora* (Ulvophyceae) // *J. Phycol.* 2005. Vol. 41. P. 359-365.
192. Lindstrom S.C., Hanic L.A., Golden, L. Studies of the green alga *Percursaria dawsonii* (= *Blidingia dawsonii* comb. nov., Kornmanniaceae, Ulvales) in British Columbia // *Phycol. Res.* 2006. Vol. 54. P. 40-56.
193. Linnaeus C. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas.* Holmiae [Stockholm]: Impensis Laurentii Salvii. 1753. Vol. 2. P. 561-1200.
194. Lobban C.S., Tsuda, R.T. Revised checklist of benthic marine macroalgae and seagrasses of Guam and Micronesia // *Micronesica.* 2003. Vol. 35. P. 54-99.
195. Loiseaux-de Goër S., Noailles M.-C. *Algues de Roscoff.* Roscoff: Editions de la Station Biologique de Roscoff. 2008. 215 P.
196. Lokhorst G.M. Taxonomic studies on the marine and brackish-water species of *Ulothrix* (Ulotricales, Chlorophyceae) in western Europe // *Blumea.* 1979. Vol. 24. P. 191-299.
197. Lokhorst G.M., Star W. *Prasiola velutina* (Lyngbye) Wille in the Netherlands.

- Growth habit and ultrastructure of mitosis and cytokinesis // Archiv für Hydrobiologie Supplement. 1988. Vol. 78. P. 313-327.
198. Lokhorst G.M., Trask, B.J. Taxonomic studies on *Urospora* (Acrosiphoniales, Chlorophyceae) in western Europe // Acta Botanica Neerlandica. 1981. Vol. 30. P. 353-431.
199. Loughnane C.J., McIvor L.M., Rindi F., Stengel D.B., Guiry, M.D. Morphology, Phylogeny and distribution of distromatic *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta) in Ireland and southern Britain // Phycologia. 2008. Vol. 47. P. 416-429.
200. Lund S. The marine algae of East Greenland. I. Taxonomic Part // Meddelser om Grønland. 1959. 247 P.
201. Lyngbye H.C. Tentamen hydrophytologiae danicae continens omnia hydrophyta cryptogama Daniae, Holsatiae, Faeroae, Islandiae, Groenlandiae hucusque cognita, systematice disposita, descripta et iconibus illustrata, adjectis simul speciebus norvegicis. Hafniae, Copenhagen: typis Schultzianis, in commissis Librariae Gyldendaliae. 1819. 248 P.
202. Mathieson A.C., Dawes C.J., Anderson M.L., Hehre, E.J. Seaweeds of the Brave Boat Harbor salt marsh and adjacent open coast of southern Maine // Rhodora. 2001. Vol. 103. 46 P.
203. Miller K.A. Seaweeds of California. Updates of California seaweed species list // Berkeley: Univ. Calif. Jepson Herbarium. 2012. 59 P.
204. Mondragon J., Mondragon, J. Seaweeds of the Pacific Coast. Common marine algae from Alaska to Baja California. Monterey, California: Sea Challengers. 2003. 97 P.
205. Moniz M.B.J., Rindi F., Novis P.M., Broady P.A., Guiry, M.D. Molecular phylogeny of Antarctic *Prasiola* (Prasiolales, Trebouxiophyceae) reveals extensive cryptic diversity // J. Phycol. 2012a. Vol. 48. P. 940-955.
206. Moniz, M.B.J., Rindi, F., Guiry, M.D. Phylogeny and taxonomy of Prasiolales (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) from Tasmania, including *Rosenvingiella tasmanica* sp. nov. // J. Phycol. 2012b. Vol. 51. P. 86-97.
207. Morton O. Marine algae of Northern Ireland. Belfast: Ulster Museum, Botanic Gardens. 1994. 123 P.

208. Morton O. The marine macroalgae of County Donegal, Ireland // Bull. Irish Biogeog. Soc. 2003. Vol. 27. P. 3-165.
209. Müller O.F. Flora danica // Havniae [Copenhagen]. 1778. Vol. 5. P. 721-780.
210. Munda I.M. Addition to the check-list of benthic marine algae from Iceland // Bot. Mar. 1979. Vol. 22. P. 459-463.
211. Nagai M. Marine algae of the Kurile islands // J. Fac. Agr. Hok. Imp. Univ. 1940. Vol. 46. 137 P.
212. Neto A.I., Cravo D.C., Haroun R.T. Checklist of the benthic marine plants of the Madeira Archipelago // Bot. Mar. 2001. Vol. 44. P. 391-414.
213. Newton L. A handbook of the British seaweeds. London: The Trustees of the British Museum, British Museum (Natural History), Cromwell Road, S.W.7. 1931. 478 P.
214. Nielsen R., Kristiansen A., Mathiesen L., Mathiesen H. Distributional index of the benthic marine macroalgae of the Baltic Sea area // Acta Botanica Fennica. 1995. Vol. 155. 70 P.
215. Norris J.N. (Marine algae of the Northern Gulf of California: Chlorophyta and Phaeophyceae // Smithsonian Contributions to Botany. 2010. Vol. 94. 276 P.
216. Ohno M., Werlinger C., Shimada S., Hiraoka M. A «green tide» problem caused by *Enteromorpha* sp. in Dichato, Chile // Proc. of the XVII Intern. Seaweed Symposium. Cape Town, South Africa. 2001. P. 243-248.
217. Okamura K. Nippon kaisô shi [Descriptions of Japanese algae]. Tokyo: Uchida Rokakuho. 1936. 964 P.
218. Oliveira E., Österlund K., Mtolera M.S.P. Marine plants of Tanzania. Stockholm: Stockholm Univ. 2005. 267 P.
219. Oltmanns F. Morphologia und Biologia der Algen. Fischer, Jena, Germany. 1904-1905.
220. Oparka K.J., Read N.D. The use of fluorescent probes for studies of living plant cells // Plant cell biology: A practical approach. New York: Oxford Univ. Press Inc. 1994. P. 27-50.
221. Papenfuss G.F. Catalogue and bibliography of Antarctic and Sub-Antarctic benthic marine algae // In: Bibliography of the Antarctic seas. (Eds.: Lee M.O.) Washington

- D.C.: American Geophysical Union. 1964. Vol. 1. 76 P.
222. Pedersen P.M. Grønlands havalger. Copenhagen: Forlaget Epsilon. 2011. P. 7-208.
223. Pedroche F.F., Silva P.C., Aguilar-Rosas L.E., Dreckmann K.M., Aguilar-Rosas R. Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México. I. Chlorophycota. Ensenada, México: Universidad Autónoma de Baja California. 2005. P. 17-146.
224. Quartino M.L., Zaixso H.E., Boraso de Zaixso A.L. Biological and environmental characterization of marine macroalgal assemblages in Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica // Bot. Mar. 2005. Vol. 48. P. 187-197.
225. Ramírez M.E., Santelices B. Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica // Monografías Biológicas. 1991. Vol. 5. 437 P.
226. Ramírez Rodríguez R., Carmona Jiménez J. Taxonomy and distribution of freshwater *Prasiola* (Prasiolales, Chlorophyta) in central Mexico // Cryptogamie, Algologie. 2005. Vol. 26. P. 177-188.
227. Rao P.S.N., Gupta, R.K. Algae of India // In: A checklist of Indian marine algae (excluding diatoms, dinoflagellates). Salt Lake, Kolkata: Botanical Survey of India Ministry of Environment, Forests, Climate Change Government of India. 2015. Vol. 3. 93 P.
228. Reed M. Two new ascomycetous fungi parasitic on marine algae // Univ. Calif. Publ. Bot. 1902. Vol. 1. P. 141-164.
229. Reinsch P.F. Zur Meeresalgenflora von Süd-Georgien. In: Die internationale Polarforschung 1882-1883: Geschichtlicher Theil und in einem Anhang mehrere einzelne Abhandlungen physikalischen und sonstigen Inhalts. Band II. Beschreibende Naturwissenschaften. Berlin: Verlag von A. Asher. 1890. P. 366-449.
230. Rindi F., McIvor L., Guiry M.D. The Prasiolales (Chlorophyta) of Atlantic Europe: an assessment based on morphological, molecular, and ecological data, including the characterization of *Rosenvingiella radicans* (Kützinger) comb. nov // J. Phycol. 2004. Vol. 40. P. 977-997.
231. Rindi F., McIvor L., Sherwood A.R., Friedl T., Guiry M.D., Sheath, R.G. Molecular phylogeny of the green algal order Prasiolales (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) // J. Phycol. 2007. Vol. 43. P. 811-822.

232. Rosenvinge L.K. Grønlands Havalger // Medd. om Grønland. Copenhagen. 1893. N. 3. P. 763-981.
233. Roth A.G. Catalecta botanica quibus plantae novae et minus cognitae describuntur atque illustrantur. Fasciculus tertius cum tabulis aenaeis XII. Lipsiae [Leipzig]: in Bibliopolio Io. Fr. Gleditschiano. 1806. 350 P.
234. Runcie J.W., Riddle M.J. Photosynthesis of marine macroalgae in ice-covered and ice-free environments in East Antarctica // J. Phycol. 2006. Vol. 41. 223-233.
235. Ruprecht F.J. Algae Ochotenses. Die ersten sicheren Nachrichten über Tange des Ochotskischen Meerres. St.-Petersburg. 1850. 243 P.
236. Sahoo D. Seaweeds of Indian coast. New Delhi: A.P.H. Publishing, 2001. 283 P.
237. Scagel R.F. An annotated list of the marine algae of British Columbia and northern Washington (including keys to genera) // Bull. Nat. Mus. Can. 1957. Vol. 150. P. 289.
238. Scagel R.F. Marine algae of British Columbia and Northern Washington. Part I. *Chlorophyceae* (green algae) // Bull. Nat. Mus. Can. 1966. Vol. 74. 257 P.
239. Scagel R.F., Garbary D.J., Golden L., Hawkes M.W. A synopsis of the benthic marine algae of British Columbia, northern Washington and southeast Alaska // Phycol. Contr., Univ. British Columbia. 1986. Vol. 1. P. 444.
240. Scagel R.F., Gabrielson P.W., Garbary D.J., Golden L., Hawkes M.W., Lindstrom S.C., Oliveira J.C., Widdowson T.B. A synopsis of the benthic marine algae of British Columbia, southeast Alaska, Washington and Oregon // Univ. Calif. Publ. Bot. 1989. Vol. 3. P. 532.
241. Schussnig B. Algologische Abhandlungen. Über einige neue und seltene Chlorophyceen der Adria // Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. 1915. Vol. 124. P. 425-455.
242. Segawa S. On the marine algae of Susaki, Prov. Izu, and its vicinity II // Sci. Pap. Inst. Alg. Res., Hok. Imp. Univ. 1936. Vol. 1. P. 175-197.
243. Segawa S. Colour illustrations of the seaweeds of Japan. Osaka. 1962. 175 P.
244. Selivanova O.N., Zhigadlova, G.G. Marine benthic algae of the South Kamchatka state wildlife sanctuary (Kamchatka, Russia) // Bot. Mar. 2009. Vol. 52. P. 317-329.

245. Setchell W.A., Gardner N.L. The marine algae of the Pacific coast of North America. Part II. Chlorophyceae // Univ. Calif. Publ. Bot. 1920. Vol. 8. P. 139-374.
246. Sherwood A.R. Bibliographic checklist of the nonmarine algae of the Hawaiian Islands // Records of the Hawaii Biological Survey for 2003. Bishop Museum Occasional Papers. 2004. Vol. 80. P. 1-26.
247. Sherwood A.R., Garbary D.J., Sheath, R.G. Assessing the phylogenetic position of the Prasiolales (Chlorophyta) using *rbcL* and 18S rRNA gene sequence data // Phycologia. 2000. Vol. 39. P. 139-146.
248. Silva P.C., Basson P.W., Moe R.L. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean // Univ. Calif. Publ. Bot. 1996. Vol. 79. P. 1-1259.
249. Smith G.M. Marine algae of the Monterey peninsula, California. Stanford. 1944. 622 P.
250. Sommerfel S.C. Bemaerkninger paa en botanisk Excursion til Bergens Stift // Magazin for Naturvidenskaberne. 1828. Vol. 9. P. 1-33.
251. Stegenga H., Bolton J.J., Anderson R.J. Seaweeds of the South African west coast. Cape Town: Bolus Herbarium, University of Cape Town. 1997. 655 P.
252. Stegenga H., Karremans M., Simons J. Zeewieren van de voormalige oesterputten bij Yerseke // Gorteria. 2007. Vol. 32. P. 125-143.
253. Sussmann A.V., Mable B.K., DeWreede R.E., Berbee M.L. Identification of green algal endophytes as the alternate phase of *Acrosiphonia* (Codiolales, Chlorophyta) using ITS1 and ITS2 ribosomal DNA sequence data // J. Phycol. 1999. Vol. 35. P. 607-614.
254. Tanaka T. Studies on some marine algae from southern Japan // Kagoshima Univ. 1963. P. 75-91.
255. Taylor W.R. A synopsis of the marine algae of Brazil // Revue Algologique. 1930. Vol. 5. P. 1-35.
256. Taylor W.R. Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands // Allan Hancock Pacific Expeditions. 1945. Vol. 12. 528 P.
257. Taylor W.R. Marine algae of the northeastern coast of North America. Ann Arbor: Univ. Michigan Press. 1957. 509 P.

258. Taylor W.R. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. Ann Arbor: Univ. Michigan Press. 1960. 870 P.
259. Thuret G. Note sur la synonymie des *Ulva lactuca* et *latissima* L., suivie de quelques remarques sur la tribu des Ulvacées // Mémoires de la Société des Sciences Naturelles de Cherbourg. 1854. Vol. 2. P. 17-32.
260. Tilden J.E. American algae. Minneapolis. 1900. Vol. 5. P. 301-400.
261. Titlyanov E.A., Titlyanov T.V. Marine plants of the Asian Pacific region countries, their use and cultivation. Vladivostok: Dalnauka. 2012. 376 P.
262. Titlyanov E.A., Titlyanova T.V., Xia B., Bartsch I. Checklist of marine benthic green algae (Chlorophyta) on Hainan, a subtropical island off the coast of China: comparisons between the 1930s and 1990-2009 reveal environmental changes // Bot. Mar. 2011. Vol. 54. P. 523-535.
263. Titlyanov E.A., Titlyanova T.V., Li X., Kalita T.L., Huang H. Recent (2008-2012) seaweed flora of Hainan Island, South China Sea // Mar. Biol. Res. 2015. Vol. 11. P. 540-550.
264. Tokida J. The marine algae of Southern Saghalien // Mem. Fac. Fish. Hok. Univ. 1954. Vol. 22. P. 37-40.
265. Tseng C.K. Common seaweeds of China. Beijing: Science Press. 1984. 318 P.
266. Tsutsui I., Hamano K., Aue-umneoy D., Songphatkaew J., Srisapoome P., Ruangsomboon S., Klomkling S., Ganmanee M., Taveekijarn P., Maeno Y. Common underwater plants in coastal areas of Thailand. International Agriculture Series Tsukuba, Ibaraki: Japan International Research Center for Agricultural Studies. 2012. N. 21. 171 P.
267. Vinogradova K.L. The checklist of the marine algae from Spitsbergen // Bot. Zhurn. SSR. 1995. Vol. 80. P. 50-61.
268. Vischer W. Über einige kritische Gattungen und die Systematik der Chaetophorales // Beihefte zum Botanischen Centralblatt, Abteilung A: Morphologie und Physiologie der Pflanzen. 1933. Vol. 51. P. 1-101.
269. Weber-van Bosse A. Liste de algues du Siboga. I. Myxophyceae, Chlorophyceae, Phaeophyceae avec le concours de M. Th. Reinbold. 1913. Vol. 59a. P. [1]-186, figs 1-

- 52, plates I-V. Leiden.
270. West W., West G.S. Notes on freshwater algae III // J. Bot. 1903. Vol. 41. P. 32-82.
271. Wille N. Meddelelser om sine Undersogelser angaaende Cellekjaernerenes Forhold hos Slaegten *Acrosiphonia* (J. Ag.) Kjellm. // Bot. Notis. 1899. 281 P.
272. Wille N. Studien über Chlorophyceen. IVII // Vidensk. Selsk. Skrift. Christiania (Mat.-Nat. Kl). 1901. P. 3-46.
273. Wille N. Conjugatae und Chlorophyceae // In: Engler A., Prantl K. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Nachtrage zum. Leipzig. 1909. P. 1-136.
274. Wittrock V.B. Försök till en Monographie öfver Algslägtet Monostroma. Stockholm: Akademisk Afhandling. 1866. 66 P.
275. Wittrock V., Nordstedt C.F.O. Algae aquae dulcis exsiccatae praecipue scandinavicae quas adjectis chlorophyllaceis et phycochromaceis distribuerunt // Botaniska Notiser. 1893. P. 185-200.
276. Womersley H.B.S. *Palmoclatrus*, a new deep water genus of Chlorophyta // Phycologia. 1971. Vol. 10. P. 229-233.
277. Wulfen F.X. Cryptogama aquatica // Archives de Botanique. 1803. Vol. 3. P. 1-64.
278. Wynne M.J. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: third revision // Nova Hedwigia. 2011. Vol. 140. P. 7-166.
279. Yoshida T. Marine algae of Japan. Tokyo: Uchida Rokakuho Publishing Co., Ltd. 1998. 1222 P.
280. Yoshida T., Yoshinaga K. Checklist of marine algae of Japan (Revised in 2010) // Jap. J. Phycol. 2010. Vol. 58. P. 69-122.
281. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 15.02.2017).
282. NCBI. GenBank. URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov> (дата обращения: 15.02.2017).



## ПРИЛОЖЕНИЯ

## Приложение 1 (обязательное)

Видовой состав морских представителей рода *Ulothrix* во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Ulothrix albicans</i>	Испания	Испания	Cambra Sánchez et al., 1998	Kützing, 1845
<i>Ulothrix australica</i>	Австралия, Новая Зеландия	Австралия, Новая Зеландия	Day et al., 1995	Playfair (по Day et al., 1995)
<i>Ulothrix australis</i>	Южной Америки	Аргентина, Антарктика, Южная Шотландия, Исландия	Papenfuss, 1964; Gallardo et al., 1999; Boraso, Zaixso, 2011	Gain, 1911
<i>Ulothrix brunnthaleri</i>	Италия	Адриатическое море	Furnari et al., 1999	Schussnig, 1915
<i>Ulothrix discifera</i>	Шпицберген	Шпицберген	Vinogradova, 1995	Kjellman, 1877
<i>Ulothrix endospongialis</i>	Виржиния (США)	Виржиния (США)	Humm, 1979	Humm, 1979
<i>Ulothrix flacca</i>	Ирландия	Канада, Ирландия, Северная и Южная Америка, Атлантика, Африка, Корея, Австралия, Новая Зеландия, Антарктика, Камчатка	Brodie et al., 2007; Н. Клочкова и др., 2009; Bae et al., 2010; Lindeberg, Lindstrom, 2010	Dillwyn, 1805
<i>Ulothrix flexuosa</i>	Германия	Адриатическое море, Германия, Япония	Yoshida, 1998; Furnari et al., 1999	Kornmann, 1964
<i>Ulothrix implexa</i>	Британия	Европа, Ирландия, Куба, Чили, Марокко, Тунис, Китай, Япония, Корея, Австралия, Новая Зеландия, Камчатка	Taylor, 1957; Bae et al., 2010; Н. Клочкова и др. 2009	Kützing, 1847
<i>Ulothrix laetevirens</i>	Северная Америка	Аляска, Калифорния, Квебек	Taylor, 1957; Lindstrom, 1977; Lee, 1980	Harvey, 1833
<i>Ulothrix gigas</i>	Румыния	Румыния	Caraus, 2002	Vischer, 1933

## Продолжение приложения 1

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Ulothrix limnetica</i>	Новая Зеландия	Австралия, Новая Зеландия	Broady et al., 2012	Lemmermann in Heering, 1914
<i>Ulothrix minutata</i>	Гавайские острова	Гавайские острова	Sherwood, 2004	Kützing, 1845
<i>Ulothrix longicauda</i>	Италия	Италия	Furnari et al., 1999	Schussnig, 1915
<i>Ulothrix nitens</i>	Италия	Италия	Silva et al., 1996	Kützing, 1849
<i>Ulothrix novae-zelandiae</i>	Новая Зеландия	Новая Зеландия	Broady et al., 2012	Chapman, 1956
<i>Ulothrix palusalsa</i>	Западная Европа	Франция, Нидерланды	Gabrielson et al., 2012	Lokhorst, 1979
<i>Ulothrix pearsonii</i>	Франция	Средиземное море	Fayolle et al., 2001	Starmach (по Guiry, Guiry, 2017)
<i>Ulothrix pseudoflaccida</i>	Западная Европа	Канада, Ирландия, Адриатическое море, Болгария, Британия, Ирландия, Франция, Италия, Португалия, Калифорния, Аргентина, Тунис, Камчатка, Арктика	Н. Клочкова и др. 2009; Vinogradova, 1995	Wille, 1901
<i>Ulothrix simplex</i>	Румыния	Черное море	Caraus, 2002	Islam (по Guiry, Guiry, 2017)
<i>Ulothrix speciosa</i>	Италия	Ирландия, Балтийское море, Британия, Франция, Норвегия, Южная Африка	Stegenga et al., 1997	Kützing, 1849
<i>Ulothrix subflaccida</i>	Британия	Канада, Адриатика, Балтийское море, Франция, Италия, Ирландия, Румыния, Испания, Швеция, Виржиния, Вашингтон, Атлантика, Марокко, Тунис, Австралия, Новая Зеландия	Brodie et al., 2007; Wynne, 2011	Wille, 1901

## Приложение 2 (обязательное)

Видовой состав морских представителей рода *Monostroma*  
во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Monostroma alittoralis</i>	Япония	Азия	Yoshida, 1998	Tanaka et Nozawa in Tanaka, 1963
<i>Monostroma angicava</i>	Япония	Азия	Yoshida, 1998; Bae et al., 2010	Kjellman, 1883
<i>Monostroma antarcticum</i>	Новая Зеландия	Австралия, Новая Зеландия	Adams, 1994; Broady et al., 2012	Chapman, 1956
<i>Monostroma balticum</i>	Балтийское море	Европа	Nielsen et al., 1995	Wittrock, 1866
<i>Monostroma bullosum</i>	Европа	Европа, Австралия, Новая Зеландия	Cambra Sánchez et al., 1998; Caraus, 2002	Roth, 1806
<i>Monostroma crassidermum</i>	Сахалин	Азия	Lee, 2008; Н. Клочкова и др., 2009	Tokida, 1954
<i>Monostroma crassissimum</i>	Япония	Азия	Lee, Kang, 2001	Iwamoto, 1960
<i>Monostroma dactyliferum</i>	Эквадор	Южная Америка	-	Taylor, 1945
<i>Monostroma ecuadorenum</i>	Южная Америка	Южная Америка	Ramírez, Santelices, 1991; Fernández-García et al., 2011	Taylor, 1945
<i>Monostroma fractum</i>	Северная Америка	Северная Америка	Scagel, 1957; Scagel et al., 1989	Jaо, 1937
<i>Monostroma grevillei</i>	Франция	Арктика, Европа, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Африка, Азия, Антарктические и субантарктические острова	Lee, Kang, 2001; Brodie et al., 2007; Н. Клочкова и др., 2009; Kozhenkova, 2009; Bae et al., 2010	Thuret, 1854
<i>Monostroma hariotii</i>	Южная Америка	Южная Америка, Антарктические и субантарктические острова	Quartino et al., 2005; Runcie, Riddle, 2006	Gain, 1911
<i>Monostroma lactuca</i>	Западное побережье Швеции	Швеция	Kylin, 1907	Linnaeus, 1753
<i>Monostroma latissimum</i>	Европа	Европа, Южная Америка, Юго-восточная Азия, Австралия, Новая Зеландия	Lee, Kang, 2001; Broady et al., 2012	Wittrock, 1866

## Продолжение приложения 2

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Monostroma lindaueri</i>	Австралия, Новая Зеландия	Австралия, Новая Зеландия	Chapman, 1956; Adams, 1994; Broady et al., 2012	Chapman, 1940
<i>Monostroma lubricum</i>	Шпицберген	Шпицберген	Vinogradova, 1995	Kjellman, 1877
<i>Monostroma membranaceum</i>	Европа	Европа, Австралия, Новая Зеландия	Cambra Sánchez et al., 1998; Broady et al., 2012	West, West, 1903
<i>Monostroma moorei</i>	Новая Зеландия	Австралия, Новая Зеландия	Adams, 1994	Chapman, 1956
<i>Monostroma mundum</i>	Швеция	Швеция	Kylin, 1907	Kjellman in Wittrock et Nordstedt, 1893
<i>Monostroma nitidum</i>	Европа	Европа, Азия, Австралия, Новая Зеландия, Тихоокеанские острова	Okamura, 1936; Lee, 2008; Huang, 2000; Broady et al., 2012	Wittrock, 1866
<i>Monostroma pacificum</i>	Новая Зеландия	Азия, Австралия, Новая Зеландия	Adams, 1994; Lee, Kang, 2001; Broady et al., 2012	Chapman, 1956
<i>Monostroma parvum</i>	Новая Зеландия	Австралия, Новая Зеландия	Adams, 1994; Broady et al., 2012	Chapman, 1956
<i>Monostroma quaternarium</i>	Европа	Европа	Newton, 1931	Kützing, 1856
<i>Monostroma saccodeum</i>	Швеция	Швеция, Атлантические острова	Munda, 1979	Kjellman, 1883
<i>Monostroma sandei</i>	Юго-восточная Азия	Юго-восточная Азия	Silva et al., 1996	Weber-van Bosse, 1913

## Приложение 3 (обязательное)

Информация о некоторых морских представителях рода *Ulva*  
во флоре Мирового океана

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Ulva australis</i>	Южная Австралия	Европа, Австралия, Новая Зеландия, Северная Америка, Африка, Азия (Китай, Япония, Корея, Тайвань)	Couceiro et al., 2011; Kraft et al., 2010	Areschoug, 1854
<i>Ulva californica</i>	Калифорния	Ирландия, Северная и Южная Америка, Африка, Азия, Австралия, Новая Зеландия, Антарктические и субантарктические острова	Loughnane et al., 2008; Yoshida, Yoshinaga, 2010; Miller, 2012	Wille in Collins, Holden et Setchell, 1899
<i>Ulva chaetomor- phoides</i>	Виргинские острова	Европа, Северная и Южная Америка, Карибские острова, Юго-восточная Азия, Атлантические острова (Бермуды), Западная Атлантика	Fricke et al., 2011; Titlyanov et al., 2011; Wynne, 2011	Børghesen, 1911
<i>Ulva clathrata</i>	Балтийское море	Африка, Азия, Австралия, Новая Зеландия, Ирландия, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Карибские острова, Западная Атлантика, Арктика, Индийский океан, Азия, Антарктические и субантарктические острова	Brodie et al., 2007; Н. Клочкова и др., 2009; Kozhenkova, 2009; Wynne, 2011	Roth, 1806
<i>Ulva curvata</i>	Европа	Европа, Северная Америка, Западная Атлантика, Африка, Юго-западная Азия	Stegenga et al., 2007; Wynne, 2011	Kützing, 1945
<i>Ulva flexuosa</i>	Адриатическое море	Европа, Карибские острова (Куба), Канарские острова, Северная и Южная Америка, Арктика (Канада), Азия, Австралия, Новая Зеландия, Африка, Западная Атлантика	Kozhenkova, 2009; Hernández et al., 2010; Berov et al., 2012	Wulfen, 1803

## Продолжение приложения 3

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Ulva intestinalis</i>	Англия	Ирландия, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Западная Атлантика, Африка, Азия, Арктика (Канада), Австралия, Новая Зеландия, Карибские острова, Индийский океан	Lindeberg, Lindstrom, 2010; Miller, 2012	Linnaeus, 1753
<i>Ulva kylinii</i>	Швеция	Европа, Африка, Индийский Океан, Австралия, Новая Зеландия, Западная Атлантика, Азия	Fernández-García et al., 2011; Tsutsui et al., 2012	Bliding, 1948
<i>Ulva lactuca</i>	Атлантический океан	Ирландия, Англия, Шотландия, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Западная Атлантика, Африка, Азия, Арктика (Канада), Австралия, Новая Зеландия, Карибские острова, Индийский океан	Н. Ключкова и др., 2009; Wynn, 2009, 2011	Linnaeus, 1753
<i>Ulva linza</i>	Англия	Европа, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Карибские острова, Африка, Азия, Австралия, Новая Зеландия, Арктика (Канада), Индийский Океан	Lindeberg, Lindstrom, 2010; Broady et al., 2012	Linnaeus, 1753
<i>Ulva prolifera</i>	Дания	Ирландия, Европа, Северная и Южная Америка, Африка, Азия, Арктика (Канада), Австралия, Новая Зеландия, Карибские острова, Индийский океан	Lee, Kang, 2001; Titlyanov et al., 2011; Berov et al., 2012	Müller, 1778
<i>Ulva ralfsii</i>	Австралия	Ирландия, Африка, Индийский Океан, Австралия, Новая Зеландия, Азия	Morton, 2003; Oliveira et al., 2005; Titlyanov et al., 2011	Harvey, 1851

## Продолжение приложения 3

Название вида	Типовое местообитание	Распространение вида в Мировом океане	Основные литературные источники	Первоописание
<i>Ulva reticulata</i>	Саудовская Аравия, Йемен	Западная Атлантика, Южная Америка, Африка, Индийский океан, Азия, Австралия, Новая Зеландия	Huisman et. al., 2007; Bostock, Holland, 2010; Wynne, 2011	Forsskål, 1775
<i>Ulva rigida</i>	Испания	Арктика (Канада), Европа, Атлантические острова, Северная и Южная Америка, Карибские острова, Западная Атлантика, Африка, Индийский океан, Азия, Австралия, Новая Зеландия	Yoshida, Yoshinaga, 2010	C. Agardh, 1823
<i>Ulva spinulosa</i>	Япония	Центральная Америка, Япония, Вьетнам	Yoshida, 1998; Pedroche et al., 2005	Okamura et Segawa in Segawa, 1936
<i>Ulva taeniata</i>	Северная Америка (Калифорния)	Северная и Южная Америка, Азия, Австралия, Новая Зеландия, Европа	Pedroche et al., 2005; Fernández-García et al., 2011; Miller, 2012	Setchell, Gardner, 1920
<i>Ulva tanneri</i>	Северная Америка	Африка, Азия, Северная Америка, Австралия, Новая Зеландия	Huisman et al., 2007; Kraft et al., 2010; Fernández-García et al., 2011; Miller, 2012	Hayden et Waaland in Hayden et al., 2003
<i>Ulva torta</i>	Германия	Европа, Канарские острова, Западная Атлантика, Азия, Ирландия, Северная и Южная Америка, Африка	Brodie et al., 2007; Dizerbo, Herpe, 2007; Wynne, 2011	Mertens in Jürgens, 1822