

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ УНИТАРНОЕ ПРЕДПРИЯТИЕ
«Магаданский научно–исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии»



М.Н. БЕЛЫЙ

**ВОДОРОСЛИ-МАКРОФИТЫ
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ
И ИХ ЗНАЧЕНИЕ КАК НЕРЕСТОВОГО
СУБСТРАТА СЕЛЬДИ**

Магадан – 2013

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ УНИТАРНОЕ ПРЕДПРИЯТИЕ
«Магаданский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии»

Federal Agency of Fishery of Russian Federation
Magadan Scientific-Research Institute of Fishery and Oceanography (MagadanNIRO)



М.Н. БЕЛЫЙ

ВОДОРОСЛИ-МАКРОФИТЫ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ
ОХОТСКОГО МОРЯ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ КАК НЕРЕСТОВОГО
СУБСТРАТА СЕЛЬДИ

(M.N. BELIJ. SEAWEEDS OF THE NORTHERN PART
OF THE SEA OF OKHOTSK AND THEIR ROLE
AS A SUBSTRATE FOR THE HERRING SPAWNING)

УДК 582.272:591.13:597.541(265.53-17)

ББК 28.591

Б 43

Ответственный редактор: *к.б.н. В.В. Волобуев*

Научный рецензент: *д.б.н. Н.Г. Клочкова*

Утверждено к печати Ученым советом ФГУП «МагаданНИРО»

Белый, М.Н.

Б 43 Водоросли-макрофиты северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата сельди / М.Н. Белый ; Отв. ред. В.В. Волобуев ; ФГУП «МагаданНИРО». – Магадан : Новая полиграфия, 2013, – 194 с., ил.

ISBN 978-5-90553-016-6

В книге приводятся результаты изучения видового состава, распределения и биологии развития массовых представителей макрофитобентоса северных районов Охотского моря. Дано описание и цветные иллюстрации 171 вида водорослей-макрофитов (Chlorophyta – 25 видов, Ochrophyta – 53 вида, Rhodophyta – 93 вида), входящих в состав альгофлоры этого района. Рассмотрена роль водорослей в размножении охотской популяции сельди. Показано, что емкость и качество ее нерестилищ напрямую связаны с плотностью произрастания водорослей, их видовым составом и особенностями морфологии и текстуры.

Издание предназначено для морских биологов, аспирантов, студентов и преподавателей вузов и других учебных заведений, для специалистов, занимающихся промыслом и охраной морских биологических ресурсов, а также для всех любителей природы.

Belij M.N. 2013. / Seaweeds of the northern part of the Sea of Okhotsk and their role as a substrate for the herring spawning (Ed.: Volobuev V.V. Scientific consultant: Klochkova N.G.). Federal Agency of Fishery of Russian Federation, Magadan Scientific-Research Institute of Fishery and Oceanography (MagadanNIRO).

This book describes results of the investigation of seaweed species composition and also distribution and biology of development of the most abundant macroalgae in the northern part of the Sea of Okhotsk. It includes descriptions and color illustrations of 171 algal species from this area (Chlorophyta – 25, Ochrophyta – 53, and Rhodophyta – 93). The role of seaweeds in the reproduction of Okhotsk herring population is observed. As demonstrated in this book, the capacity and quality of the herring's spawning grounds is directly related to the density of seaweeds, their species composition and peculiarities of their morphology and texture.

The first seaweed field guide on the northern part of the Sea of Okhotsk is recommended for marine biologists, teachers, students, naturalists, and specialists engaged in commercial fishing and protection of the marine resources.

УДК 582.272:591.13:597.541(265.53-17)

ББК 28.591

ISBN 978-5-90553-016-6

© Copyright: FGUP «MagadanNIRO», authors

© Права на публикацию принадлежат ФГУП «МагаданНИРО» и авторам

СОДЕРЖАНИЕ

Информация об авторе книги	5
Введение	6
Глава 1. Физико-географический очерк района работ	8
Геоморфология	8
Климат	9
Гидрология	11
Глава 2. Материалы и методы исследований	16
Глава 3. Водоросли-макрофиты Охотского моря (Т.А. Клочкова, М.Н. Белый, Н.Г. Клочкова)	21
Степень изученности водорослей-макрофитов Охотского моря	21
Видовой состав водорослей-макрофитов северной части Охотского моря	25
Отдел Chlorophyta – Зеленые водоросли	29
Отдел Ochrophyta – Бурые водоросли	45
Отдел Rhodophyta – Красные водоросли	79
Глава 4. Особенности распределения и запасы массовых видов макрофитов	141
Типы прибрежного комплекса	141
Типы зарослей, формируемых макрофитами	148
Оценка запасов основных групп макрофитов	152
Особенности промысла водорослей-макрофитов	155
Глава 5. Водоросли-макрофиты как нерестовый субстрат северо-охотоморских сельдей	160
Особенности нереста сельди	160
Нерестовые субстраты и особенности их использования сельдью	162
Фитоценозы нерестилищ северо-охотоморских сельдей	167
Морфологические особенности видов макрофитов, используемых сельдью в качестве суб- страта для кладки икры	171
Оценка качества водорослевых нерестовых субстратов	178
Заключение	181
Список литературы	183
Приложение	192

CONTENTS

Information about the Author	5
Introduction	6
Chapter 1. Physical and geographical characteristic of the study area	8
Geomorphology	8
Climate	9
Hydrology	11
Chapter 2. Materials and Methods	16
Chapter 3. Seaweeds of the Sea of Okhotsk (T.A. Klochkova, M.N. Belij, N.G. Klochkova)	21
Current knowledge about seaweeds of the Sea of Okhotsk	21
Seaweed species composition in the northern part of the Sea of Okhotsk	25
Division Chlorophyta – Green algae	29
Division Ochrophyta – Brown algae	45
Division Rhodophyta – Red algae	79
Chapter 4. Peculiarities of distribution and natural resources of the massive seaweeds	141
Types of coastal complexes	141
Types of vegetation, formed by seaweeds	148
Assessment of resources of the major seaweed groups	152
Peculiarities of commercial collection of seaweeds	155
Chapter 5. Seaweeds as a substrate for the spawning of North Okhotsk herring	160
Peculiarities of the herring spawning	160
Substrates for spawning and peculiarities of their usage by herring	162
Phytocenosis in the herring spawning sites	167
Morphological peculiarities of the seaweeds, used by herring as substrates for spawning	171
Evaluation of the quality of seaweed substrates for the spawning of herring	178
Remarks	181
References	183
Appendix	192

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ КНИГИ



*М.Н. Белый (Mihail N. Belij)
Кандидат биологических наук
Заведующий лабораторией прибрежных биоресурсов
Магаданского научно-исследовательского
института рыбного хозяйства и океанографии*

Лаборатория прибрежных биоресурсов Магаданского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии проводит ресурсные исследования и мониторинг ресурсной базы гидробионтов прибрежной зоны северной части Охотского моря. В настоящее время лаборатория осуществляет прогнозирование и мониторинг 21 единицы запаса, в том числе таких промысловых объектов как морские млекопитающие (настоящие тюлени), бурые водоросли, морской еж, двустворчатые моллюски, навага, мойва в двух промысловых районах Охотского моря (Северо-Охотоморской и Западно-Камчатской промысловых подзонах).

Основными направлениями исследований лаборатории являются (1) оценка запасов прибрежных гидробионтов, разработка рекомендаций по их рациональному использованию, определение величин допустимых уловов и возможного вылова; (2) проведение комплексных научно-исследовательских работ и контрольного лова объектов прибрежного комплекса; (3) разработка годовых и перспективных прогнозов вылова прибрежных гидробионтов в районах, закрепленных за институтом, для текущего и долгосрочного планирования развития рыбохозяйственной отрасли.

ВВЕДЕНИЕ

Уникальные свойства и химический состав многих видов морских водорослей делают их ценным сырьем для разных отраслей промышленности и, в первую очередь, для производства пищевой и кормовой продукции, получения широкого спектра веществ, обладающих фармакологическими и биостимулирующими свойствами. Этим определяется преимущественно ресурсная направленность современных альгологических исследований, проводимых в морях России.

Как биологический объект, макрофиты являются важнейшим компонентом морских экосистем, обеспечивающим высокую продуктивность, биологическое разнообразие и нормальное экологическое состояние не только в районах своего произрастания – достаточно узкой прибрежной полосе, но и в пределах всей шельфовой зоны. В связи с этим разноплановые альгологические исследования являются важной составной частью комплексных гидробиологических и экологических научных исследований. Они являются основой для разработки стратегии хозяйственной эксплуатации ресурсов гидробионтов как отдельных промысловых объектов – элементов лабильной, сложной системы, имеющей многочисленные структурно-функциональные взаимосвязи. В связи с этим при прогнозировании объемов их допустимого вылова необходимо предусматривать не только эффект прямого влияния на водоросли промысла, но и, учитывая их прямые и опосредованные биотические связи с другими организмами, прогнозировать всевозможные последствия, связанные с их промысловым изъятием, на все элементы экосистемы.

Такой подход особенно актуален для морей Дальнего Востока, которые, с одной стороны, являются одними из самых богатых на планете по запасам ценных гидробионтов, а с другой – остаются одними из наименее изученных. Это диктует необходимость соблюдения особой осторожности при выборе стратегии и тактики освоения их биологических ресурсов. В первую очередь, это относится к северным районам Охотского моря, где сосредоточены богатейшие рыбные запасы, значительные ресурсы ценных видов беспозвоночных и водорослей, к которым с каждым годом проявляется все больший интерес рыбохозяйственных организаций.

Особое внимание к изучению биоразнообразия и взаимоотношений гидробионтов обусловлено, кроме того, высокой вероятностью организации на шельфе Охотского моря добычи нефти и газа. Даже при условии безаварийной эксплуатации их подводных месторождений, она будет оказывать негативное воздействие на морские экосистемы, особенно прибрежные, с которыми прямо или опосредованно связаны почти все обитатели моря.

В настоящей монографии представлены итоги изучения альгофлористического разнообразия и структуры растительных сообществ, описаны особенности распределения подводной растительности в зависимости от биоэкономических типов побережья. Кроме этого, в работе представлены данные изучения запасов промысловых водорослей в северных прибрежных акваториях Охотского моря, описаны особенности морфогенеза и сезонной вегетации промысловых видов. Особое внимание в работе уделено обсуждению роли водорослей в процессе воспроизводства северо-охотоморской сельди. Так, на основании изучения особенностей нереста северо-охотоморских популяций сельди были выделены разные типы нерестовых субстратов и определено их значение в процессе ее воспроизводства. Для этого были выявлены видоспецифические свойства растительных субстратов, определяющие условия развития икры сельди и связь между характером подводной растительности и размножением сельди. Данные этих исследований послужили основой для разработки методов оценки эффективности воспроизводства сельди и рекомендаций по использованию водорослевых ресурсов в северной части Охотского моря. В ходе этой работы автором были предложены новые методические подходы к определению качества и емкости нерестового субстрата сельди.

В ходе проведения исследований автор монографии проанализировал особенности бе-

регового и подводного рельефа, гидрологического режима северных районов Охотского моря, составил структуру макрофитобентоса и на этой основе выявил закономерности формирования альгоценозов в Охотско-Тауйском и Гижигинском районах, выделил и описал типы прибрежных зарослей, установил пространственные границы фитальной зоны.

Изучение макрофитобентоса в северной части Охотского моря началось еще в позапрошлом веке. Оно имело ярко выраженную флористическую направленность. Особенности распределения макрофитов на севере Охотского моря вдоль разных по условиям существования участков побережья, называемых автором «типы прибрежного комплекса», описываются впервые. При этом, с использованием предложенного автором монографии критерия «площадь пояса пригодных глубин», дана оценка пригодности прибрежной зоны обследованных районов для произрастания макрофитов и формирования промысловых зарослей.

По результатам изучения кладок икры сельди на водорослевых субстратах выявлены виды макрофитов, играющие ключевую роль в воспроизводстве и поддержании численности сельди. Впервые были проанализированы морфологические особенности макрофитов и с помощью математических расчетов определена их ценность с точки зрения качества нерестового субстрата. Также была разработана методологическая основа для проведения альгопромысловых исследований и экспертной оценки запасов водорослей в северных районах Охотского моря. Ее использование позволяет с большой долей вероятности определять районы концентрации водорослей. Кроме этого автором разработаны новые методы обработки данных учетных икорных съемок на нерестилищах северо-охотоморских популяций сельди. Их применение делает возможным проведение бонитировки нерестилищ, оценку эффективности нереста и прогнозирование урожайности поколений сельди, повышая точность определения ее общего допустимого улова (ОДУ). Данные по размещению запасов ламинариевых водорослей и их значению в воспроизводстве сельди дают основу для разработки рекомендаций по промыслу макрофитов, в том числе в районах нереста сельди.

В сборе и обработке альгологического материала, использованных для подготовки главы 3 «Водоросли-макрофиты Охотского моря», наряду с автором монографии приняли участие Т.А. Клочкова и Н.Г. Клочкова. Частично результаты таксономической ревизии охотоморского материала были представлены в совместных публикациях авторов указанной главы (Клочкова, Белый, 2006, 2010; Клочкова и др., 2008; Cho et al., 2006; T. Klochkova et al., 2010, 2012a,b, 2013). Исследования, проведенные авторами флористического обзора на севере Охотского моря, позволили расширить список его альгофлоры за счет нахождения здесь видов, новых для района исследования и новых для науки.

Приведенные в настоящей книге сведения по видовому составу, распределению и запасам водорослей в северных районах Охотского моря, как и данные по размножению здесь сельди, могут служить основой для постановки биомониторинга с целью определения экологического состояния морских акваторий, рационального использования и охраны встречающихся там биологических ресурсов. Автор надеется, что материалы монографии будут интересны не только альгологам, гидробиологам и ихтиологам, студентам, аспирантам и преподавателям, а также всем любителям природы, интересующимся вопросами морской биологии и ботаники.

Глава 1.

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК РАЙОНА РАБОТ

Геоморфология

Прибрежные акватории, на которых проводились исследования, послужившие основой для настоящей работы, расположены в северной части Охотского моря (рис. 1.1). Охотское море по своему географическому положению относится к типу окраинных морей и находится в северо-западной части Тихого океана. Оно далеко вдается в сушу, омывая берега Азии на севере, и отделено от океана на юго-востоке грядой Курильских о-вов и п-овом Камчатка. Длина береговой линии моря составляет 10 460 км (Удинцев, 1981).



Рис. 1.1. Районы исследований: 1 – Охотско-Тауйский; 2 – Гижигинский

Побережье Северного Приохотья располагается преимущественно вдоль Чукотско-Катазиатского вулканогенного пояса и характеризуется преобладанием гористого высокогорного берега и его глубоким расчленением. В.П. Зенкевич (1962) относит побережье Северного Приохотья к сбросово-бухтовому типу глыбового расчленения. Далеко выдвинутые в море мысы п-вов Лисянского, Кони и Пьягина обусловлены выходами крупных интрузий твердых пород (лава, гранит) и чередуются с глубоко вдающимися в сушу бухтами (Лукина, Нагаева) и заливами (Кекурный, Тауйская губа и др.), в кутовых частях которых залегают рыхлые кайнозойские отложения (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993). В значительной части побережья исследованных районов ориентированы в широтном направлении и представляют собой активные абразионные клифы (обрывы), прерываемые узкими долинами рек и отделенные от моря узкой полосой крупноглыбовых и валунных пляжей, преодолеваемых морем во время штормов. На абразионных побережьях в той или иной мере развиты аккумулятивные формы: косы, двойные косы, пересыпи, образование которых связано с потоками наносов от скалистых полуостровов (Васьковский, 1970).

Рельеф дна. По сравнению с южной частью моря северная является более мелководной и ширина шельфа составляет 60–220 миль. Наиболее резкий уклон дна характерен для прибрежной зоны. У скалистых обрывистых берегов (открытые морские мысы, скалистые острова и т.п.) наблюдается резкий, до 70–90° свал дна до глубины 40–80 м. Дальнейшее понижение дна становится гораздо более пологим и 100-метровая изобата находится на

расстоянии 10–40 км от береговой черты. Переход берегов в дно на других участках побережья более плавный и на изобатах от 0 до 10–25 м угол падения составляет от 1° до 40°. Ниже этого горизонта уклон дна становится очень пологим и даже 50-метровая изобата отстоит от береговой черты на расстоянии около 30 км у отлогих открытых побережий, удаляясь на 50–100 км на траверзе крупных заливов (Тауйская, Ямская и Гижигинская губы).

Грунт. Характер грунтов в зоне обитания водорослей является одним из наиболее значимых факторов, определяющих их распределение. Качество субстрата определяется как с позиции надежности прикрепления ризоидной части макрофита, так и с позиции обеспечения его относительно стабильного существования на дне при существующих гидродинамических условиях. Наилучшим образом этим требованиям отвечают каменистые грунты.

Источниками вещества для формирования донных отложений Охотского моря являются твердая фракция речного стока, размыв берегов и биогенный материал, образующийся в водной толще и на дне (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993). Для распределения донных осадков характерна вертикальная зональность. Вдоль берегов моря располагается зона песчаных грунтов, которая, с увеличением глубины, сменяется поясом алевролитов, а еще ниже – илистыми и илисто-глинистыми грунтами. Общая картина их распределения усложняется наличием аседиментационных зон с выходами коренных обнажений различного возраста и состава, а также существованием подвижных наносов, постоянно или эпизодически перемещающихся по поверхности более грубых отложений.

На характер распределения донных отложений в прибрежной зоне оказывают влияние изрезанность береговой линии, особенности речного стока, воздействие прибрежных и приливо-отливных течений. Выполненные нами подводные исследования показывают, что в прибрежной зоне районов исследования на глубинах до 50 м преобладают песчаные грунты. При этом каменистые грунты, как правило, представлены узкой прерывистой полосой шириной до 50 м и приурочены к абразионным участкам побережья.

По мере продвижения в глубь заливов и бухт полоса каменистых грунтов постепенно сужается и полностью исчезает в кутовых частях. Граница смены жестких грунтов на подвижные обычно приходится на глубины 10–20 м. У пологих аккумулятивных побережий (пос. Охотск, северо-западная часть Тауйской губы, Гижигинская губа) прибрежный пояс каменистых грунтов практически полностью отсутствует. Отдельные незначительные по площади участки с мелко-валунным или галечным дном приурочены к подводным косам, продолжениям мысов, подводным плато, образовавшимся в процессе погружения речных долин.

Климат

Предваряя описание климато-гидрологических условий района исследований, необходимо отметить следующее. Местом обитания макрофитов является крайне узкая, можно сказать пограничная между сушей и морем, полоса, условия которой, безусловно, формируются под влиянием глобальных процессов, определяющих специфику климато-гидрологического режима всего Охотского моря. В то же время в меньшей степени они зависят от комплекса частных факторов и процессов, определяющих различия абиотической среды в пределах отдельных бухт, заливов и других локальностях. В приведенной ниже таблице 1.1, представлены климатические характеристики прибрежных территорий по данным ГМС Магадана и ГМС-поста о. Завьялова, расположенного на одноименном острове. Их сравнение показывает: при том, что расстояние между станциями не превышает 30 миль, разница климатических характеристик этих районов весьма очевидна.

Охотское море полностью располагается в умеренной зоне, но является самым холодным на Дальнем Востоке, и его климату свойственны многие особенности арктических морей. В первую очередь, это связано с его физико-географическими особенностями. Море в своей значительной части глубоко вдается в материк и поэтому располагается близко от полюса холода северного полушария. Таким образом, его климат определяется взаимодействием воздушных масс, формируемых над Азиатским континентом и Тихим океаном.

Значительная протяженность Охотского моря с северо-востока на юго-запад (около

2500 км) определяет существенные различия в климате, океанологическом режиме и биоте его северной и южной частей. При этом северная часть моря, удаленная от Курильских проливов и ограниченная с востока относительно высокими горными хребтами Камчатки, затрудняющими воздухообмен, в значительно меньшей степени испытывает отепляющее воздействие Тихого океана.

С октября по апрель регион находится под воздействием азиатского антициклона и нередко объединяющегося с ним ленско-колымского ядра, взаимодействующих с алеутским барическим минимумом. Это обуславливает сильное выхолаживание моря (особенно в мелководных, глубоко вдающихся в сушу заливах) и вызывает интенсивное льдообразование. Летом над Охотским морем формируется охотский антициклон, определяющий преобладание прохладной погоды с типичными конденсационными формами устойчивой воздушной массы – слоистой облачностью, моросью и густыми туманами, что не способствует прогреву сильно охлажденных за зиму вод моря.

Температура воздуха. Среднегодовая температура воздуха в северной части Охотского моря отрицательная. Нулевая изотерма проходит через центральную часть моря от южного Сахалина к середине западного побережья п-ова Камчатка. Это определяет значительную продолжительность зимнего периода в пределах исследуемых районов – 210–220 суток и весьма короткие сроки летнего прогрева вод.

Ветровой режим, шторма. Характер атмосферных процессов определяет наличие муссонной тенденции в ориентации основных воздушных потоков. Зимние потоки имеют значительную интенсивность и направлены с суши на море. С ноября по февраль наиболее часты ветры скоростью от 5 до 10 м/с (37–46%), вторые по повторяемости – ветры со скоростью до 5 м/с, третьи – от 10 до 15 м/с (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993). Максимальные скорости ветров в зимний период достигают значений 25–30 м/с.

Летом преобладает южная составляющая движения, воздушные потоки перемещаются с моря на сушу. С мая по сентябрь преобладают ветры со скоростью до 5 м/с, причем в мае и сентябре на них приходится до 49–55% случаев, а в июне-августе – 73–76% (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993). Повторяемость сильных ветров в летние месяцы составляет около 2%, их скорость обычно не превышает 20–25 м/с. Изрезанность береговой линии и сложный рельеф побережья северной части Охотского моря являются причинами местных особенностей ветрового режима, в отдельных случаях скорость местных ветров может достигать 40 м/с. Наблюдения с береговых гидрометеорологических станций (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993) показывают, что максимальная продолжительность ветра скоростью более 10 м/с составляет в Наяханской губе – 486 ч., в Ямской губе – 216 ч., в Тауйской губе – 204 ч.

Муссонный характер ветров весьма существенно нарушается выходом континентальных и морских циклонов. Первые более характерны для теплого полугодия, вторые – для холодного. Среди морей нашей страны Охотское море занимает четвертое место по своей бурности (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993). Процессы циклогенеза, которые определяют и штормовую активность, наиболее интенсивны в период с октября по март, достигая максимума в декабре. Средняя продолжительность штормов возрастает от лета к зиме и достигает своих максимальных значений в декабре (1,8 сут.). При этом штормы продолжительностью 3–4 суток, практически полностью отсутствующие в период с мая по август, имеют повторяемость с сентября по апрель от 3 до 10%. Штормы большей продолжительности отмечаются в основном только в декабре-январе.

Осадки. Циклоническая деятельность и адвекция влажного воздуха с Тихого океана – основные осадкообразующие факторы над Охотским морем. В северной части моря среднегодовое количество осадков изменяется от 400 до 800 мм в зависимости от района. При этом наибольшее количество осадков выпадает в летне-осенний период в виде дождя – до 50–60% от годовой нормы. Для прибрежных районов роль осадков, прежде всего, проявляется в прямом и опосредованном (через усиление материкового стока) воздействии на структуру прибрежных вод.

Облачность и туманы являются активными регуляторами поступления солнечной радиации к подстилающей поверхности и передачи тепла в атмосферу. Наибольшей изменчивостью облачности характеризуются северные районы моря. Как видно из таблицы 1.1, в этом районе наибольшее количество пасмурных дней приходится на теплый период года с максимумом в июне-июле. При этом интенсивность облачности достигает 7–8 баллов.

**Некоторые климатические характеристики прибрежной зоны северной части
Охотского моря по данным береговых гидрометеорологических станций
(Климатические параметры Восточно-Сибирского..., 1979;
Витвицкий, 1980; Авиационно-климатическая характеристика..., 1983;
Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993; Научно-прикладной справочник..., 1999)**

Месяц	Средняя температура воздуха, °С				Среднее число дней по общей облачности				Среднее количество осадков, мм				Среднее число дней с туманами			
	Наяхан	Магадан	Завьялова	Охотск	Наяхан	Магадан	Завьялова	Охотск	Наяхан	Магадан	Завьялова	Охотск	Наяхан	Магадан	Завьялова	Охотск
I	-17,7	-17,0	-14,9	-23,0	13	13	10	6	31	17	28	7	0,07	0,05	0,7	0,03
IV	-7,6	-5,7	-6,1	-5,8	10	15	14	12	20	25	37	14	5	3	10	3
VII	11,4	11,2	9,7	11,8	18	22	19	18	63	65	79	70	5	16	20	9
X	-4,1	-2,4	-0,9	-2,3	13	15	13	9	51	71	57	31	0,02	1	4	0,3
Год	-4,4	-3,5	-2,9	-5,0	163	189	163	140	447	526	647	362	29	69	103	40

Туманы над Охотским морем могут наблюдаться в течение всего года. Для северной части моря число дней с туманами достигает 40–70. Наиболее благоприятные условия для их образования создаются в теплое время года – в период активизации антициклонической деятельности. Летние туманы в среднем имеют продолжительность не менее 5 часов в сутки.

Радиация и тепловой баланс. Муссонный характер климата севера Охотского моря определяет уменьшение поступления прямой солнечной радиации, что в некоторой степени компенсируется повышенным притоком рассеянной радиации. Однако повышенная пасмурность все же снижает уровень суммарной радиации. Годовое количество приходящей радиации в г. Магадане составляет около 80 ккал/см² земной поверхности с максимумом в июне, когда ее величина достигает более 12 ккал/см². Минимум приходится на декабрь-январь и составляет около 1 ккал/см² в месяц. Доля поглощенной радиации в летний период составляет 70–80% от суммарной.

В зимний период, в связи с наличием снежного покрова на суше и ледового на море, доля поглощенной радиации снижается до 20–30%. Для всего Охотского моря в целом средний годовой результирующий теплообмен на поверхности отрицателен, но воздействие преобладающих атмосферных процессов и особенности циркуляции поверхностных вод определяют разную продолжительность периодов поступления и потерь тепла по районам. Для его северной части характерна наибольшая продолжительность периода охлаждения – 7-8 месяцев. Районы Шантарских о-вов, Охотска и зал. Шелихова, которые непосредственно входят (или граничат) с изучаемой нами акваторией, являются наиболее энергоактивными прибрежными участками Охотского моря. Для них характерны наиболее ранние сроки интенсивного выхолаживания поверхности и совпадающие с таковыми в районах активного начального льдообразования (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993).

Гидрология

На мелководье северной части Охотского моря выделяются только две категории водных масс: поверхностная, наблюдаемая с момента исчезновения ледового покрова и до

образования нового, и подповерхностная (холодный промежуточный слой), формирующаяся в результате осенне-зимнего охлаждения моря, при котором температура воды понижается до точки замерзания (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993). Последующее льдообразование приводит к некоторому увеличению солености воды за счет стекания рассола и незначительному снижению температуры. С началом летнего прогрева холодный промежуточный слой становится подповерхностным в результате формирования более теплого и легкого поверхностного слоя, который образуется в результате радиационного прогрева воды, речного распреснения и атмосферных осадков.

Гидрологические наблюдения, выполненные автором в 2006 г., позволяют продемонстрировать формирование летней структуры вод в прибрежной зоне. Весенние процессы вдоль северной части материкового побережья начали развиваться уже в апреле после появления полыньи, свободной ото льда. Поэтому в начале июня распресняющее влияние в основном оказывал речной сток. Таким образом, распреснение поверхностного слоя препятствовало тепло- и солеобмену через термо-галоклин, то есть способствовало прогреву и большему распреснению поверхностных вод и сдерживало прогрев подповерхностного слоя (рис. 1.2).

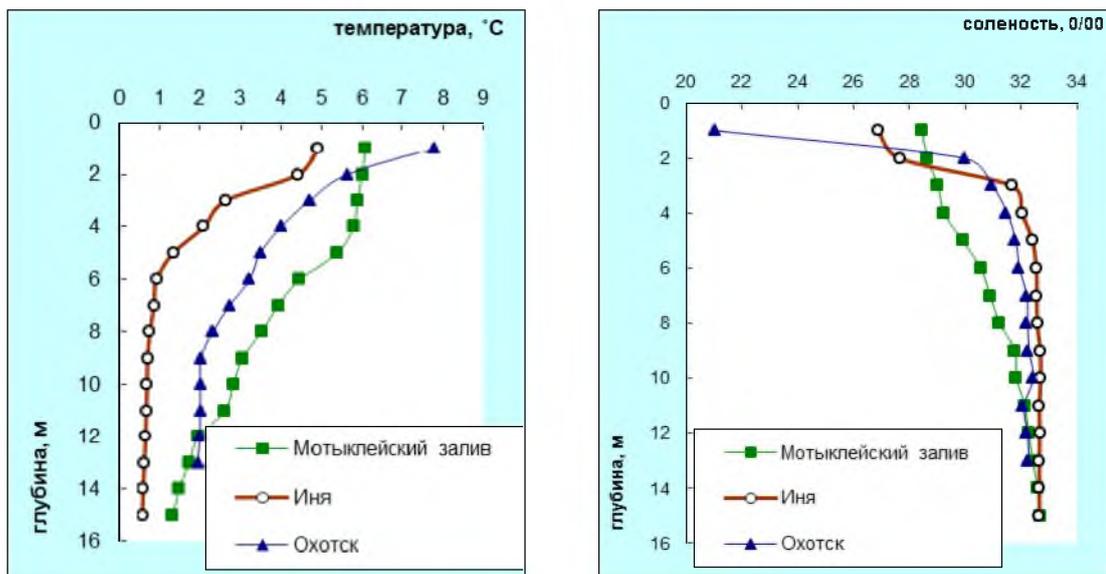


Рис. 1.2. Кривые вертикального распределения температуры и солености воды в районах с развитым речным стоком (июнь 2006 г.)

Поверхностные воды меньшей плотности быстрее нагревались и имели, в зависимости от района работ, максимальную температуру на поверхности 6,1–7,8°C, соленость – 21,07–28,45‰. Ниже этого слоя лежали шельфовые морские воды с соленостью 32,55–32,70‰, температурой – 1,0–2,5°C. Эти два слоя разделялись резко выраженным слоем скачка, расположенным в слое 1–4 м. Вертикальные градиенты температуры в слое скачка изменялись от 0,9 до 2,2°C/м, градиенты солености – от 0,5 до 8,9‰/м (в среднем 3,5‰/м).

В районах, где материковый сток отсутствует или слабо выражен, от поверхности поступательно в глубину развивается верхний квазиоднородный прогретый слой (от 4 до 9 м толщиной), образующийся под влиянием инсоляции и ветрового перемешивания (рис. 1.3).

На небольших глубинах происходит смыкание верхнего перемешанного слоя и перемешанного придонного слоя, который образуется под влиянием приливо-отливной деятельности. В результате здесь в течение всего теплого периода слой скачка не формируется или слабо выражен.

Соленость поверхностного слоя по районам колебалась в незначительных пределах – 32,1–32,4‰ и практически не отличалась от таковой в придонном слое – 32,42–32,81‰. Температура воды составляла 4,7–7,1°C в поверхностном слое, снижаясь до уровня 0,9–1,1°C на глубине 18 м. В бух. Светлая (п-ов Кони) температура придонного слоя воды в диапазоне глубин 20–28 м находилась в пределах -0,084–+0,078°C. Интрузии солености (ее

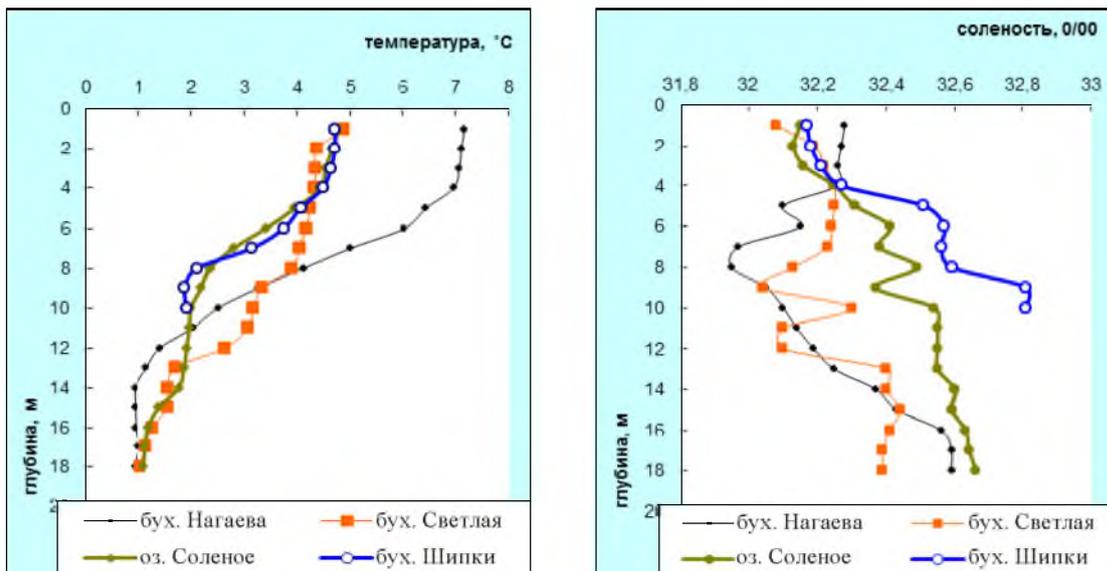


Рис. 1.3. Кривые вертикального распределения температуры и солёности воды в районах с отсутствием материкового стока (июнь 2006 г.)

понижения в слое небольшой толщины), наблюдаемые на станциях с глубинами более 8 м, скорее всего, связаны с приливным перемешиванием.

Течения. Крупномасштабное циклоническое движение вод Охотского моря определяется господством сильных и устойчивых ветров северных направлений (рис. 1.4).



Рис. 1.4. Принципиальная схема общей циркуляции вод деятельного слоя северной части Охотского моря (по В.И. Чернявскому, 1981). 1 – Пенжинское течение. 2 – Ямское течение. 3 – Северо-Охотоморское течение. 4 – Северо-Охотоморское противотечение

В пределах макросистемы, применительно к прибрежной зоне, важными являются следующие эффекты гидрологического режима:

- конвергенция течения с берегом, результатом которой является заглубление прогретых поверхностных вод и образование отепленной прибрежной полосы шириной до 10–60 миль, достигающей глубин 40–150 м;

- образование локальных антициклонических круговоротов за полуостровами и мысами, которые характеризуются слабым движением вод и представляют собой своего рода затишные зоны, благоприятные для выживания молоди гидробионтов и развития макрофитов (Чернявский, 1981).

В узкой прибрежной полосе, которая служит местом обитания макрофитов, воздействие основных морских течений носит ослабленный характер и корректируется особенностями рельефа прибрежно-берегового комплекса, приливо-отливной деятельностью и речным выносом.

Так, по нашим наблюдениям, на западном побережье Гижигинской губы участки с

каменистым грунтом, наиболее предпочтительные для произрастания макрофитов, располагаются с запада на восток, преимущественно в северной и северо-восточной частях бухт, а на восточном – в южной и юго-восточной частях. Это, на наш взгляд, определяется особенностями формирования берегового рельефа, характера осадконакопления и образования затишных зон в условиях воздействия циклонического течения.

Приливные явления. На формирование океанологических условий в северной части Охотского моря большое влияние оказывают приливо-отливные течения, которые, перемешивая водные массы, выравнивают океанологические характеристики от поверхности до дна, обуславливая высокое содержание биогенных элементов и повышенную соленость вод (Жигалов, Матвеев, 1992). От Шантарских о-вов до п-ова Камчатка характерными являются неправильные полусуточные приливы (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993). При этом наибольшие возможные величины приливных колебаний увеличиваются и находятся в пределах от 4 до 10 м. Наибольшие скорости приливных течений достигают 80 см/с в Тауйской губе, 40–100 см/с в западной части зал. Шелихова и 200–220 см/с при входе в Гижигинскую губу.

Для прибрежной зоны приливные явления крайне важны. Они в значительной степени влияют на условия формирования прибрежных биоценозов, определяя структуру и динамику прибрежной водной массы, вызывая периодические осушения значительных площадей дна, резко меняя на них условия обитания гидробионтов, оказывая воздействие на ледовый покров и т.п.

Взаимосвязь приливо-отливной деятельности и температуры воды хорошо демонстрируют данные, полученные в ходе гидрологических наблюдений на РС «Лима» в июне 2005 г. и предоставленные сотрудником ФГУП «МагаданНИРО» А.Д. Абаевым. Одна из станций располагалась в кутовой части Ейринейской губы. На этом хорошо защищенном и прогреваемом участке, испытывающем влияние речного стока, за трехдневный период наблюдений в июне температура воды колебалась от +0,875 до +1,875°С, не проявляя зависимости от приливных явлений (рис. 1.5А).

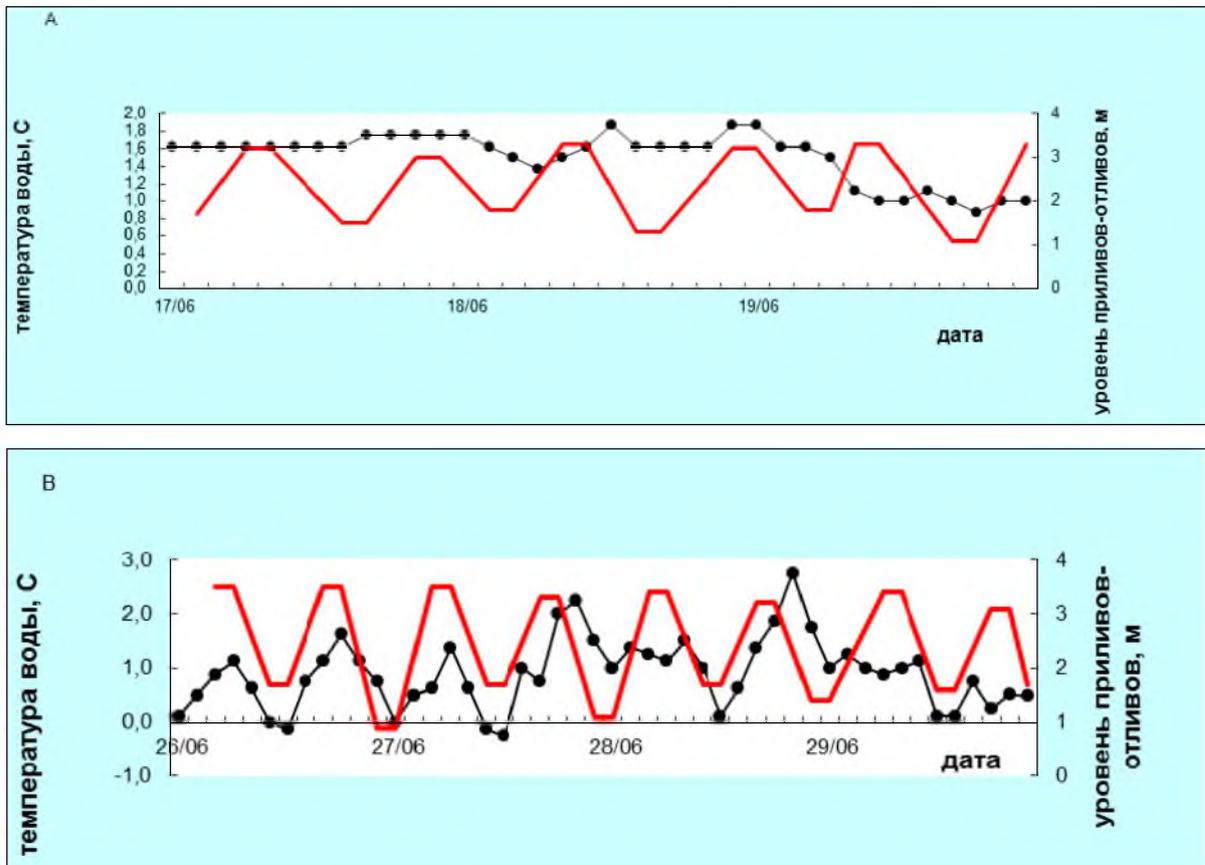


Рис. 1.5. Кривая изменения температуры придонного слоя в сопоставлении с уровнем приливов и отливов. А – кутовая часть Ейринейской губы. В – м. Ушакова (по сообщению А.Д. Абаева)

На более глубоководной станции (35–40 м), выполненной у м. Ушакова, температура придонного слоя воды колебалась в значительно больших пределах – от $-0,25$ до $+2,75^{\circ}\text{C}$. При этом прослеживалась ее зависимость от приливо-отливных колебаний уровня воды. Наиболее высокие значения температуры, как правило, соответствовали максимальной фазе прилива, минимальные – фазе отлива (рис. 1.5В).

Ледовая обстановка. Физико-географические и климатические особенности определяют суровость ледовых условий Охотского моря, особенно его северной части, и приближают его к арктическим морям. В зависимости от условий зимы льдом покрывается от 57% до 97% поверхности моря (Гидрометеорология и гидрохимия..., 1993). Первый лед появляется во второй половине октября в закрытых бухтах северной части моря. Максимум распространения ледового покрова наступает в первой половине марта. При этом северная часть моря занята льдом сплоченностью 10 баллов. Окончательное очищение моря от льда происходит в июле.

В зависимости от условий года толщина льда на исследуемой акватории может достигать от 20–30 см в западной части до 30–90 см в районе Ямской губы. В мелководных полузакрытых бухтах толщина льда может достигать и более 1 м. В отдельные годы, в период освобождения прибрежных акваторий от ледового покрова, под влиянием ветра и течений возможен занос битого льда с более мористых и северных акваторий. Имея значительную толщину и достигая высокой степени сплоченности, этот лед затрудняет прогрев прибрежных вод и может оказывать значительное истирающее воздействие на литораль и прибрежное мелководье.

Гидрохимия. Гидрохимические исследования на акватории Охотского моря в большей части проводились и проводятся на его открытых участках и значительном удалении от прибрежной полосы – основных районов обитания водорослей. В связи с этим описанные в научной литературе особенности гидрохимического режима охотоморских вод не в полной мере отражают состояние прибрежных водных масс, испытывающих активное воздействие атмосферы и терригенного стока.

Общая концентрация элементов основного солевого состава вод и концентрация почти всех основных ионов в водах Охотского моря меньше, чем в водах соседних морей. При этом, с увеличением глубины, их содержание в воде увеличивается. Вероятнее всего, эти особенности обусловлены большим объемом поступления речных вод. Очевидно, что пониженная концентрация солевых элементов будет наиболее характерна для прибрежной зоны, где воздействие речного стока наиболее выражено.

Вертикальное распределение насыщенности вод кислородом имеет обратную картину. Наибольшим его содержанием отличается поверхностный слой (до 14,5 мг/л), особенно в летний период, когда интенсивно развивается фитопланктон. Годовой размах колебаний содержания кислорода достигает 1,0–1,4 мг/л. Периоды суточных колебаний кислорода близки к ритму приливо-отливных колебаний и составляют от 0,3–0,6 до 4,3–5,7 мг/л.

Содержание растворенного кислорода определяет и уровень кислотности: в местах с его высоким содержанием уровень рН возрастает до 8,4–8,5. В тех же районах, где кислорода меньше вследствие его расхода на окисление органических веществ, рН уменьшается до 8,0–8,2 (Север Дальнего Востока, 1970).

Содержание нитратов на всей акватории моря увеличивается с глубиной. Наименьшая их концентрация (3–15 мг/м³) наблюдается в поверхностном слое и только в районах активного перемешивания и подъема глубинных вод может возрасти до 140 мг/м³ (зал. Шелихова) и более.

Содержание фосфатов в верхнем 25–50 м слое колеблется в пределах 20–30 мг/м³, увеличивается с глубиной и по мере удаления от берега. Оценивая климато-гидрологические условия прибрежной зоны северной части Охотского моря в целом, можно констатировать, что преобладание низких температур, низкий уровень поступающей солнечной радиации, наличие ледового покрова в течение большей части года в условиях относительной мелководности, преобладание песчаных грунтов, слабая изрезанность береговой линии и пониженное содержание биогенов вследствие развитого берегового стока определяют достаточно сложные условия для существования макрофитов и формирования ими прибрежных зарослей на акватории исследованных нами районов.

Глава 2.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Настоящая работа основана на результатах обработки материалов, собранных в ходе плановых экспедиций ФГУП «МагаданНИРО», проводившихся в 1997–2009 гг., в которых автор принимал непосредственное участие. Сведения по видовому составу водорослей, особенностям их распределения и величине запасов основных промысловых видов получены в ходе проведения учетных альгологических и икорных съемок на нерестилищах северо-охотоморских популяций сельди. Альгологические материалы собирались также в ходе проведения бентосных съемок в прибрежной зоне северных районов Охотского моря, оценки эффективности разных орудий добычи водорослей и экспериментальных работ по искусственному разведению ламинарии в Тауйской губе.

Основными объектами изучения являлись массовые виды макрофитов, представляющие интерес для прибрежного рыболовства – *Laminaria gurjanovae* (далее по тексту: ламинария Гурьяновой), *Laminaria* sp. 1 (далее по тексту: ламинария ланцетовидная), *Tauya basicrassa*, *Pseudolessonia laminarioides* (далее по тексту: ложнолессония ламинариевидная). Участие автора в учетных икорных съемках на нерестилищах северо-охотоморских популяций сельди позволило получить сведения о роли прибрежных макрофитов в процессе их воспроизводства.

Всего в ходе проведенного исследования были собраны и обработаны материалы с 1 021 учетной водолазной станции, измерено и взвешено 6 605 образцов водорослей, а также обработано 956 проб, полученных в ходе икорных учетных съемок, и проанализировано 2 519 образцов обикренных водорослей.

Дополнительно были использованы материалы с 364 учетных станций и 12 разрезов, выполненных на исследуемой акватории в ходе экспедиций ФГУП «МагаданНИРО» и иных научно-исследовательских организаций, в которых автор участия не принимал.

Полный список экспедиций, материалы которых использованы в настоящей работе, приводится в таблице 1 Приложения.

В ходе экспедиционных исследований материалы собирались непосредственно самим автором, в основном с помощью легководолазного оборудования по методу пробных площадок.

Этот метод является одним из наиболее распространенных в практике полевых альгологических и гидробиологических исследований. Однако в литературе, как правило, дается самое общее описание этого метода, при этом важные методические аспекты не конкретизируются. Это приводит к некоторой путанице в терминах, ошибкам разного рода, возникающим в ходе сопоставления данных разных исследователей и последующей оценке запаса. Первопричиной этого, на наш взгляд, является слабое разграничение двух различных подходов в применении метода: классического и упрощенного.

При «классическом» подходе обследование акватории проводится по намеченной сетке станций, которые равномерно распределены по всей ее площади. На каждой станции производится отбор проб при помощи учетных рамок, которые размещаются на дне без учета неравномерности распределения водорослей. Биомасса водорослей на каждой учетной станции определяется как отношение веса пробы к площади учетной рамки. Средняя биомасса водорослей на участке (B_{cp}) определяется по формуле:

$$B_{cp} = \frac{B_1 + B_2 + \dots + B_n}{n}, \text{ где}$$

$B_1; B_2; \dots; B_n$ – биомасса объекта на учетных станциях,
 n – количество станций.

В этом случае неоднородность распределения водорослей по участку полигона учитывается в расчетах через значения их биомасс на каждой учетной станции. Таким образом, точность расчета B_{cp} зависит от количества и равномерности распределения станций, а общий запас водорослей ($ЗП$) на участке рассчитывается по формуле:

$$ЗП = B_{cp} \times ПЛ, \quad \text{где (I)}$$

$ПЛ$ – площадь участка.

А для показателя средней биомассы является справедливым равенство:

$$B_{cp} = \frac{ЗП}{ПЛ}$$

При проведении альгологических съемок чаще используется второй, «упрощенный» подход. Его особенность состоит в том, что учетные площадки закладываются в пределах участка только в местах со 100% проективным покрытием водорослями. А для учета неоднородности зарослей и неравномерности их распределения вводится поправочный коэффициент $ОПП$ – *общее проективное покрытие*, определяемый визуально как площадь дна, занятая водорослями (горизонтальной проекцией их талломов) к общей площади дна обследуемого участка. Соответственно, запас водорослей на нем будет рассчитываться по следующей формуле:

$$ЗП = M_{cp} \times \frac{ОПП}{100} \times ПЛ, \quad \text{где (II)}$$

M_{cp} – средняя биомасса водорослей на 1 м² при 100% проективном покрытии;

$ОПП$ – коэффициент общего проективного покрытия дна водорослями, %;

$ПЛ$ – площадь зарослей макрофитов на участке побережья.

Показатель M_{cp} определяется по формуле:

$$M_{cp} = \frac{M_1 + M_2 + \dots + M_n}{n}, \quad \text{где}$$

$M_1; M_2; \dots; M_n$ – биомасса водорослей на учетных станциях (при 100% $ОПП$);

n – количество станций.

При этом необходимо четко разграничивать понятия «средняя биомасса водорослей» (B_{cp}) и «средняя биомасса водорослей при 100% проективном покрытии» (M_{cp}). Из сопоставления формул (I) и (II) следует:

$$B_{cp} = M_{cp} \times \frac{ОПП}{100} \quad \text{(III)}$$

Однако в научной литературе четкого разграничения этих понятий не существует. В публикациях, как правило, приводятся некоторые значения величин биомассы – максимальной, средней, но не раскрывается их смысл или метод определения (Возжинская, 1965; Блинова, 1968а,б, 1969; Возжинская, Селицкая (Вишневская), 1970а,б; Блинова, Возжинская, 1974; Суховеева, 1976). В результате приводимые данные становятся мало пригодными для анализа и сравнения.

В наших исследованиях использовались оба подхода. При выявлении общих закономерностей распределения макрофитов и типов их зарослей на акватории исследуемых районов применялся упрощенный метод пробных площадок. Это позволяло проводить обследование обширных площадей дна в достаточно сжатые сроки. При более детальном изучении особенностей распределения водорослей в пределах каждого типа зарослей и типа прибрежного комплекса, уточнении пространственно-видовой структуры водорослевых сообществ и определении средних значений биомассы макрофитов применялся метод пробных площадок в классическом варианте.

В дальнейшем изложении нами принято, что «средняя биомасса водорослей» определяется как масса водорослей, приходящаяся на единицу площади с учетом особенностей их распределения (показатель B). В отношении показателя M , который определяется только для зарослей со 100% проективным покрытием, то есть отображает максимально возможную при данных условиях биомассу водорослей, нами используется термин «максимальная биомасса». В дополнение к водолазной учетной съемке использовались следующие методы сбора первичной информации:

1. Осмотр осушной полосы производился во время отливов и позволял получить представление о видовом составе и особенностях распределения фитоценозов вдоль этой труднодоступной для водолазных исследований зоны. Принципиально схема работ на литорали практически не отличается от таковой при проведении водолазных учетных станций.

2. Эхолотная съемка. Из-за концентрации водорослей преимущественно в прибрежной прибойной зоне, экстремальной для судоходства, эхолотная съемка использовалась достаточно ограниченно. Тем не менее, с ее помощью были получены некоторые данные о распределении ламинарии в зал. Амахтонский и уточнена площадь мозаичного поля ламинарии в районе о. Недоразумения. При проведении эхолокации судно, двигаясь зигзагообразно или параллельными разрезами по участку исследований, сканировало эхолотом придонный слой. Изображения на мониторе дешифровались по данным водолазных погружений.

3. В 2008 и 2009 гг. одновременно со сбором на сублиторали альгологического материала велась подводная фотосъемка участков морского дна и разных видов водорослей. Полученные материалы позволили повысить информативность данных, собранных в ходе полевых исследований, создать электронную базу фотоизображений макрофитов, собранных в разных экологических условиях, в разные сезоны года, находящихся в разных фазах развития. Фотографии образцов хорошо дополняют гербарный материал, отображая облик живых образцов и позволяя рассмотреть детали их строения, натуральный цвет, которые часто теряются при высушивании. Фотоизображения использовались нами при определении видового состава и описании распределения растительности на участках с разными типами подводного ландшафта.

Полученные в ходе экспедиционных научно-исследовательских работ пробы макрофитобентоса обрабатывались, как правило, непосредственно на борту судна. В отдельных случаях для решения специальных задач (изучения кладок икры сельди, морфометрического анализа и т.п.) пробы обрабатывались в камеральных условиях.

Количественные пробы водорослей разбирались по видам, далее для каждого из них определялись количество экземпляров и общий вес.

Как отдельный случай количественной альгологической пробы можно рассматривать обработку обыкновенных проб макрофитов. Они также разбирались по видам с определением массовой (вместе с икрой) доли каждого. Для дальнейшей камеральной обработки составлялась «мини»-проба с характерными для основной пробы показателями по соотношению видов водорослей, плотности кладок. Ее обработка производилась по следующей схеме:

- проба разбиралась по видам и каждый образец вида взвешивался;
- с образца счищалась вся икра и взвешивалась с точностью до 0,1 г;
- от икры отбиралась навеска и определялись ее вес (с точностью до 1 мг) и количество икринок;
- отношением веса икры к весу образца определялся коэффициент обыкрения (КО) каждого вида водорослей в каждой пробе;
- для каждой станции определялся вес икры, отложенной на отдельные виды водорослей в пересчете на 1 м² по формуле:

$$B = M \times 4 \times КО \times \frac{ОПП}{100} \times ДПП, \quad \text{где}$$

B – вес икры, отложенной на данный вид водоросли на данной станции;

M – вес данного вида водоросли с икрой в пробе;

$КО$ – коэффициент обыкрения данного вида водоросли на данной станции;

$ОПП$ – общее проективное покрытие дна водорослями на данной станции, %;

$ДПП$ – доля данного вида водоросли в структуре общего проективного покрытия.

Вычлениением веса икры из веса обыкновенной пробы для каждого из видов определяли биомассу макрофитов «в мини»-пробе, а по ней – биомассу водорослей на каждой станции. Выполненные исследования, связанные со сбором и обработкой проб обыкновенных водорослей, позволили значительно модифицировать стандартную методику обследования нерестилищ северо-охотоморских популяций сельди.

Качественные пробы ламинариевых водорослей собирались в количестве, достаточном для получения статистически достоверных данных по размерно-массовым показателям у каждой возрастной группы. У цельнолистных водорослей, в случае использования расширенной схемы измерений, определялись следующие параметры:

- $M1$ – масса ризоидной части, г;
- $M2$ – масса черешковой части, г;
- $M3$ – масса пластины, г;
- $Lч$ – длина черешка, см;
- L – общая длина пластины, см;
- $d1$ – диаметр черешка в основании, мм;
- $d2$ – диаметр черешка в средней (самой утолщенной) части;
- $d3$ – диаметр черешка в верхней части.

Для изучения особенностей морфологии пластинчатой части слоевища определяли изменения ее размерных характеристик через каждые 10 см длины, начиная от основания пластины. Точки, в которых производились измерения, обозначили как L_0 (у основания), $L_1, L_2, L_3 \dots L_n$ (рис. 2.1). При этом в каждой точке измерялись:

- Π – ширина пластины;
- $Tс$ – толщина средней части пластины (на стерильных участках);
- $Tф$ – толщина средней части пластины на участках, имеющих спороносную ткань.

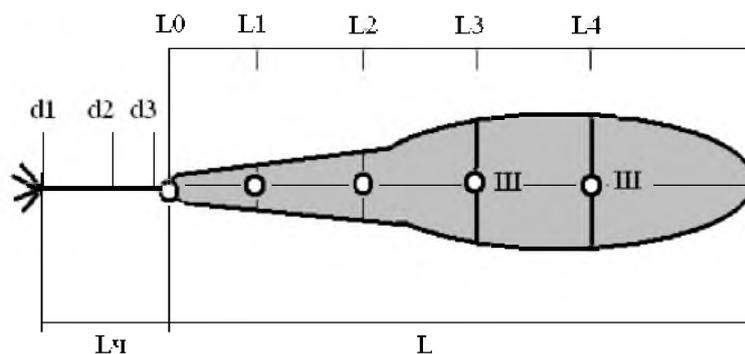


Рис. 2.1. Схема измерений цельнолистных ламинариевых водорослей

В более упрощенном случае у растений определялись длина, ширина и масса пластины, длина, толщина и масса стволика, степень развития спороносной ткани. Для определения возраста подсчитывалось количество мутовок ризоидов и изготавливались срезы базальной части черешка.

У пальчато-рассеченных (дигитатных) ламинарий определялись общий вес, длина и толщина стволика, ширина и высота пластины, количество и ширина лопастей. У ложнолессонии ламинариевидной определялись вес куста, количество пластин, их максимальная длина и ширина, количество ветвлений стволика, степень развития спороносной ткани. У вида *Stephanocystis crassipes* (далее по тексту: цистозира) определялись вес и высота куста.

Результаты, полученные в ходе обработки проб, заносились в электронную базу данных. Статистическая обработка материалов проводилась с помощью стандартного пакета средств статистического анализа компьютерной программы «Excel».

В ходе наших исследований была определена величина запаса водорослей и выявлены особенности их распределения, что позволило оценить степень развитости водорослевого пояса, особенности формирования и существования фитоценозов, а также возможность, объемы и стратегию их промышленной эксплуатации.

Данные учетных альгологических съемок позволяют определить величину запаса во-

дорослей только на конкретном обследованном участке. Оценка величины запаса на более обширных акваториях может быть сделана на основе экстраполяции полученных результатов на всю площадь распространения зарослей водорослей.

Оценивая запасы водорослей на акватории Охотско-Тауйского и Гижигинского районов, мы основывались на материалах, полученных в ходе выполненных нами учетных съемок, и при этом учитывались установленные нами зависимости между биологическими характеристиками макрофитов, пространственно-видовой структурой зарослей и условиями среды. Алгоритм действий был следующим:

1. По картографическому материалу, лоциям и данным предварительных обследований производилось выделение биономических типов исследуемого участка побережья. При проведении полевых работ уточнялись критерии выделения биономических типов, их распределение по побережью и протяженность по береговой линии.

2. В ходе дальнейших исследований определялись общие особенности распределения водорослей по типам побережья и тип формируемых ими зарослей, величина площадей, занимаемых макрофитами, и показатели биомассы основных видов (групп) макрофитов.

3. На основании данных полевых исследований производился расчет средней биомассы для основных видов (групп) макрофитов по каждому типу зарослей и биономическому типу участка побережья.

4. С использованием данных по средней биомассе и площади водорослевых зарослей определяли запас основных видов (групп) макрофитов для каждого типа побережья и в целом для района.

Одновременно с определением величины запаса макрофитов оценивалась степень благоприятности условий прибрежной зоны исследуемых районов для обитания водорослей. Для этого нами был введен такой критерий, как «степень использования водорослями площади дна на пригодных для их развития глубинах», представляющий собой отношение величины площади, фактически заселенной макрофитами, к величине площади, потенциально пригодной для их произрастания. Целесообразность введения в практику альгологических исследований этого критерия обусловлена, на наш взгляд, следующим.

Водоросли формируют вдоль побережья пояс, простирающийся от верхней литорали до некой глубины, определяемой комплексом факторов внешней среды. Следовательно, если установить изобату, являющуюся предельной для произрастания макрофитов в данных условиях, и рассчитать площадь акватории, заключенной между ней и береговой линией, то с учетом протяженности последней можно определить площадь акватории, на которой потенциально могут произрастать водоросли, то есть потенциально полезную площадь дна. В идеальном случае макрофиты могут занимать ее всю. Однако в пределах этой площади лимитирующие факторы среды (тип грунта, прибойность, химизм воды и т.д.) могут быть выражены в разной степени, что обуславливает неравномерность ее заселения макрофитами. Таким образом, чем менее благоприятны условия среды, тем больше разница между площадью, фактически занятой водорослями, и площадью, потенциально пригодной для их произрастания.

В своих исследованиях определение потенциально полезной площади дна для северных районов Охотского моря мы производили по крупномасштабным морским картам. В качестве нижней границы фитальной зоны была выбрана 10-метровая изобата. Ее выбор основывался на следующем:

- максимальные глубины, на которых в ходе водолазных обследований отмечались водоросли – около 20 м (практически такая же нижняя батиметрическая граница фитали – 18–20 м – указывается В.С. Огородниковым (2007) для прибрежных вод Северных Курил);
- на картах глубины приведены к минимальному теоретическому уровню и изобаты, как правило, проведены через 10 м;
- уровень приливов в исследуемых районах составляет 6–9 м.

Таким образом, на крупномасштабных картах именно 10-метровая изобата, с учетом приливо-отливных колебаний уровня воды, наиболее близка к нижней границе распространения водорослей. Отметим, что выбор этой изобаты справедлив только для исследованных нами районов. В иных дальневосточных районах распределение водорослей по глубинам и колебания уровня моря могут иметь свои особенности. Другие, более частные методические аспекты приводятся при рассмотрении тех или иных результатов исследования по мере дальнейшего изложения материала.

Глава 3.

ВОДОРΟΣЛИ-МАКРОФИТЫ ОХОТСКОГО МОРЯ

(CHAPTER 3 – SEAWEEDS OF THE SEA OF OKHOTSK)

(Т.А. Клочкова, М.Н. Белый, Н.Г. Клочкова)



Т.А. Клочкова (Tatyana A. Klochkova)
Кандидат биологических наук, Ph.D.
Научный сотрудник отдела науки и инноваций (ОНИ)
Камчатского Государственного Технического Университета,
Профессор-исследователь Национального Университета Конджу



М.Н. Белый (Mihail N. Belij)
Кандидат биологических наук
Заведующий лабораторией прибрежных биоресурсов
Магаданского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии



Н.Г. Клочкова (Nina G. Klochkova)
Доктор биологических наук, проректор по науке Камчатского
Государственного Технического Университета

Степень изученности водорослей-макрофитов Охотского моря

Охотское море – один из интереснейших бассейнов Тихого океана, который в силу своего географического положения и труднодоступности, особенно прибрежной зоны его северной части, оставался до относительно недавнего времени практически закрытой акваторией для исследователей. Неудивительно, что первые и основные последующие исследования подводной растительности Охотского моря были связаны с его южными районами. Самые первые данные о морской флоре северо-восточной части Охотского моря приводятся в работе Ф.И. Рупрехта (Ruprecht, 1850), в которой на основании обработки коллекций, собранных в ходе экспедиции академика А. Миддендорфа (1842–1845 гг.), даются описания 57 видов водорослей: 11 зеленых, 20 бурых и 26 красных. Последующие исследовательские работы относятся уже к 20-м годам 20-го века и появились благодаря интенсивному хозяйственному освоению Дальнего Востока.

В 1927 г. экспедицией Тихоокеанского института рыбного хозяйства (ТИРХ) под руководством И.Г. Закса были проведены первые исследования биогеоценозов литорали и сублиторали в районе Шантарских островов (Закс, 1929). По материалам водорослевых сборов этой экспедиции Е.С. Зиновой (1928, 1930) были определены видовой состав и характер распределения флоры этого района Охотского моря. В 1930 г. вдоль всего северного

побережья Охотского моря также под руководством И.Г. Закса работала экспедиция на шхуне «Сосунов», установившая наличие промысловых полей ламинариевых водорослей на участках побережья в районе Аяна, Алдомы (площадью 7 000 га) и Шантарских о-вов (площадью 8 000 га), а также достаточно плотных зарослей ламинарии на глубинах 12–14 м в бух. Нагаева и в районе о. Недоразумения. Обобщив данные этой экспедиции, Г.И. Гайл (1931) дал общую характеристику морской растительности и ее запасов в Охотском море.

В 1928, 1930 и 1932 гг. изучение распределения водных биоресурсов литоральной и сублиторальной зон охотоморского побережья было продолжено П.В. Ушаковым (1951, 1953), который осуществил также водорослевые сборы, в том числе и на акватории Тауйской губы. Материалы этих сборов были обработаны Е.С. Зиновой (1954), которая в составе альгофлоры Тауйской губы указала 11 видов зеленых, 24 вида бурых и 32 вида красных водорослей.

В 1930–1934 гг. изучением запасов промысловых водорослей Тауйской и Гижигинской губ, зал. Шелихова занималась водорослевая экспедиция ТИРХ. Некоторые результаты этих исследований приведены в работе Г.И. Гайла (1935). В указанной работе, в частности, дана оценка площадей промысловых зарослей ламинарии для северной части Охотского моря (30 000 га) и района Шантарских островов (30 000 га), почти на 70% приуроченным к подвижным галечным грунтам. Исходя из установленных особенностей обитания ламинариевых, Г.И. Гайлом предлагались рекомендации по ведению их промысла и отмечалась необходимость учета взаимоотношений растительных и животных сообществ моря, поскольку «истощение подводных зарослей повлечет за собой оскудение животного мира на данном участке (с. 109)». В качестве одного из аспектов таких взаимоотношений указывается использование рыбами подводной растительности как субстрата для икрометания. При этом Г.И. Гайл отмечал особую роль морских трав для нереста сельди на юге охотоморского побережья, а на севере – ламинарии и фукусов, и предостерегал, что необдуманная эксплуатация этих зарослей может привести к уничтожению нерестилищ сельди.

В 1957 г. достаточно масштабные работы по изучению водорослей от Тауйской до Гижигинской губы были выполнены Дальневосточной комплексной прибрежной экспедицией Института океанологии АН СССР. Сбор водорослей осуществляла Н.М. Селицкая (Вишневская), по материалам которой В.Б. Возжинская (1966, 1967) опубликовала ряд работ, в том числе о распределении и экологии макрофитов этого района. Для некоторых доминирующих видов были определены биомассы. В 1968 г. была опубликована совместная статья этих исследователей по уточнению видового разнообразия водорослей северо-западного побережья Охотского моря, в которой приведены сведения о 6 зеленых, 9 бурых и 5 красных видах водорослей, не отмечавшихся ранее на этой акватории.

Довольно значительный объем исследований по изучению водорослевого пояса материкового побережья Охотского моря был выполнен В.Б. Возжинской (1963–1964 гг.) и Е.И. Блиновой (1964–1965 гг.) в ходе совместной экспедиции ВНИРО и ТИНРО, проводившейся под руководством профессора Л.Г. Виноградова. По результатам обработки альгологических материалов этой экспедиции был опубликован целый ряд работ (Возжинская, 1965, 1966, 1967; Блинова, 1968а,б, 1969, 1971, 1977; Блинова, Возжинская, 1974). Отличительной особенностью этих исследований было применение легководолазной техники, использование которой позволило значительно повысить уровень обследования прибрежных акваторий и сбора альгологического материала. В ходе изучения собранных экспедицией материалов было обнаружено 135 видов макрофитов: 17 зеленых, 45 бурых и 72 красных вида водорослей и один вид цветковых растений (Блинова, Возжинская, 1974). При описании их распределения было отмечено, что на разных участках обследованных акваторий они формируют хорошо выраженный водорослевой пояс с четкой вертикальной зональностью, преимущественным доминированием ламинариевых и богатым разнообразием сопутствующих багрянок. В процитированной выше работе обсуждаются также некоторые закономерности распространения макрофитов и влияния на их развитие и распределение абиотических факторов среды: типа грунта, приливов, степени прибойности побережья, мощности ледового припая и т.п.

Для основных видов водорослей северо-восточной части Охотского моря приведены средние значения биомасс, которые для ламинарий, алярий, фукуса и цистозиры толстоногой (*Stephanocystis crassipes*) составляют несколько килограммов на 1 м². Для агаросодер-

жащих водорослей (*Ahnfeltia plicata*, *Chondrus crispus*, *Mastocarpus pacificus*, *Tichocarpus crinitus* и др.) средние значения биомассы измерялись сотнями граммов на 1 м², при максимуме 2,6–2,8 кг/м².

В 1970 г. вышла работа В.Б. Возжинской и Н.М. Селицкой, в которой на основе обобщения материалов собственных исследований и литературных данных были описаны особенности распределения в Охотском море цистозир, фукусов и саргассумов и приведены сведения по их биологии, экологии и средней биомассе по районам. Также была дана предварительная оценка общей величины запаса фукоидов для осушенной зоны Охотского моря, которая, по мнению авторов, составляет не менее 1 млн т сырого веса.

Последующие альгологические исследования в северной части Охотского моря относятся к району Шантарских островов (Рыбаков, 1971; Потехина, 1972, 1973; Потехина, Паймеева, 1972). В этих работах приводится описание водорослевых сообществ прибрежной зоны островов, уточняется состав их альгофлоры, дается промыслово-хозяйственная оценка фитоценозов. Также определяется роль ламинарии Гурьяновой как основного промыслового вида, запас которого ориентировочно составляет около 1,2–3,2 млн т, или 90% от общего запаса всех промысловых макрофитов района. В 1980-х гг. изучение альгоценозов Шантарских островов проводилось А.Ф. Жмакиным (1987, 1988), рассматривавшим особенности распределения ламинариевых с точки зрения их промыслового использования.

Среди альгологических работ, вышедших в конце прошлого века, следует упомянуть публикации М.В. Суховеевой (1975а,б, 1976), посвященные изучению видового состава, распределению и оценке запасов водорослей Охотского моря, в том числе и у его северо-западных побережий. Особо необходимо выделить ее работу «Видовой состав и распределение макрофитов в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря», вышедшую в 1976 г. В ней впервые отечественным специалистом-альгологом была дана оценка значения макрофитов как нерестового субстрата охотской сельди. В работе указано 69 видов водорослей, произрастающих в местах ее нереста от зал. Аян до Эйриной губы, приведены данные о частоте встречаемости икры сельди на различных видах растений и оценены запасы основных групп макрофитов. В результате исследований М.В. Суховеева пришла к выводу о том, что «большинство макрофитов, растущих в северо-западной части Охотского моря, играют решающую роль в воспроизводстве охотской сельди, поэтому организация промысла тех или иных видов водорослей может отрицательно сказаться на ее запасах (с. 148)».

Из исследований, выполненных в 1980–1990 гг. на акватории Тауйской губы и отраженных в публикациях, следует отметить работу С.Р. Михайлова и И.А. Кашина (1981), явившуюся продолжением исследований И.А. Кашина (1975) по изучению водорослеобразователей антропогенных субстратов Тауйской губы. В ней приводятся уникальные сведения об особенностях протекания ранних стадий развития ряда видов макрофитов и этапах формирования альгоценозов, указаны частота встречаемости проростков на экспериментальных пластинах, динамика их численности в зависимости от временных, температурных и батиметрических условий.

В 1997 г. была опубликована работа Д.А. Галанина, в которой приводятся биомическое описание побережий Тауйской губы и данные по распределению водорослей в этой акватории, их химическому составу и возможностям промышленного использования. К этому же периоду относится и краткое сообщение Н.В. Семиряковой (1992) о видовом составе водорослей, произрастающих у берегов о. Талан (западная часть Тауйской губы). В нем указаны 25 видов макрофитов и приведены описания особенностей их произрастания.

В целом же можно отметить, что альгологические исследования на прибрежных акваториях северной части Охотского моря в большей степени были направлены на изучение видового состава, распределения запасов водорослей и перспектив их промышленного освоения. Полученные результаты нашли свое отражение в публикациях, рассматривающих общие вопросы состояния водорослевых ресурсов и их эксплуатации в Охотском море и всем Дальневосточном бассейне (Гайл, 1931, 1936; Суховеева, 1975а; Блинова, 1979; Шунтов, 1985; Суховеева, Подкорытова, 2006).

В 1990-х гг. структурные изменения в социально-политической и экономической жизни Российской Федерации резко сократили объем альгологических исследований, а на

труднодоступных северных акваториях Охотского моря в последнее десятилетие 20-го века они не проводились вообще.

Возобновление исследований прибрежных макрофитов в начале текущего века было связано с активизацией развития отечественного прибрежного рыболовства и, как следствие этого, с необходимостью обновления и уточнения данных о состоянии прибрежных биоресурсов. Первые работы в этом направлении были начаты в Тауйской губе, на берегах которой сосредоточены основные рыбоперерабатывающие базы Магаданской области, и проводились с участием одного из авторов данной главы, М.Н. Белого. В ходе этих исследований были выявлены наиболее массовые виды макрофитов и участки их скоплений, пригодные для промышленного использования. Заросли макрофитов были разделены на два типа, различающиеся по своим биологическим и промышленным характеристикам (Белый, 2001а,б).

По мере развития альгологических исследований, их география постепенно расширялась. В 2002–2003 гг. было проведено альгологическое обследование акватории Гижигинской губы (Белый, 2004), в ходе которого были получены сведения об особенностях распределения и величине запаса основных промысловых видов водорослей и использованию макрофитов сельдью в качестве нерестового субстрата (Смирнов, Белый, 2004). Обобщение предварительных итогов исследований (Белый, 2004) позволило установить, что величина запасов бурых водорослей на акваториях, прилегающих к побережью Магаданской области, позволяет рассматривать их как потенциальный ресурс развития прибрежной добычи морепродуктов региона. При этом особо отмечалось, что крупномасштабная эксплуатация макрофитов недопустима без предварительного изучения их биологии, особенно динамики возрастного развития и воспроизводства, а также учета их ценологических связей с другими гидробионтами, в частности сельдью.

Выполненные в эти же годы исследования на прибрежных акваториях Хабаровского края (Беляев и др., 2002) показали, что в районах, расположенных севернее Татарского пролива, запасы основного промыслового вида – ламинарии Гурьяновой – позволяют в настоящее время рекомендовать к добыче около 20 тыс. тонн ежегодно.

По мере развития гидробиологических исследований в Охотском море расширялось представление о его альгофлористическом разнообразии. Во многих литературных источниках в той или иной форме приводятся дополняющие и уточняющие друг друга списки видового состава альгофлоры северных акваторий Охотского моря. Их пополнение происходило в основном за счет обнаружения известных для дальневосточных морей видов, но ранее не отмеченных в пределах этого района. Последней работой, обобщившей альгофлористические исследования в северной части Охотского моря, является диссертационное исследование А.А. Емельяновой (2005).

Оценивая уровень изученности альгофлоры Охотского моря и описывая историю альгологических исследований, следует упомянуть, что целый ряд таксонов видового и родового уровней был описан по материалам, собранным в его северных районах: *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza* (Петров, Возжинская, 1970), *L. multiplicata* (Петров, Суховеева, 1976), *Phyllariella ochotensis* (Петров, Возжинская, 1966), *Rhodymenia moniliformis* (Блинова, Зинова, 1967) и др.

Нахождение новых видов продолжается и в настоящее время. Так, в 2004 г. было опубликовано описание нового для науки монотипического рода ламинариевых водорослей *Tauya*, обнаруженного в Тауйской губе (Клочкова, Крупнова, 2004). Позже было опубликовано дополнение к описанию единственного вида этого рода, *T. basicrassa* (Клочкова, Белый, 2006). В 2012 г. был описан новый вид бурой водоросли *Chordaria okhotskensis* (Т. Klochkova et al., 2012b).

В таксономических исследованиях последних десятилетий широко применяются молекулярно-генетические методы для установления объема и родственных филогенетических связей таксонов. Молекулярно-генетический анализ охотоморских образцов *Lessonia laminarioides* показал, что, несмотря на морфологическое сходство с другими представителями рода *Lessonia*, они не составляют единой с ними группы. На этом основании охотоморский вид *L. laminarioides* был выделен в новый для науки эндемичный род *Pseudolessonia* (Cho et al., 2006).

Оценивая уровень изученности водорослей-макрофитов северной части Охотского моря, следует отметить, что, несмотря на большое количество посвященных им публи-

каций, многие вопросы, касающиеся видового состава флоры, структуры альгоценозов, распространения, распределения и биологии развития водорослей, остаются еще слабо изученными.

В данной монографии большое внимание уделено обсуждению результатов исследований биоценологических взаимоотношений водорослей и охотоморской сельди. Среди работ, посвященных изучению этого вопроса, следует упомянуть публикации ихтиологов И.А. Пискунова (1954), Л.А. Галкиной (1959, 1960), Л.А. Душкиной (1988), Е.П. Правоторовой (1965), Б.В. Тюрнина (1965, 1969, 1973). В них приводятся данные по видовому составу и поясности фитоценозов на участках нереста сельди, особенностям кладок икры и их выживаемости на различных видах водорослей и т.п.

В работах Р.А. Ковалевской и Ю.К. Бенко (Бенко, 1981; Бенко и др., 1987; Ковалевская, 1985, 1988; Ковалевская, Бенко, 1986), долгое время изучавших вопросы развития кладок икры сельди на различных субстратах, рассматриваются вопросы выживаемости икры на различных видах охотоморских макрофитов. Этими авторами показано, что наилучшим образом кладки икры развиваются на *S. crassipes* (цистозира толстоногая) и *Pseudolessonia laminarioides* (ложнолессония ламинариевидная). В статье В.А. Вышегородцева (1994), написанной по материалам обследования нерестилищ Гижигинской губы, приведены данные об основных видах водорослей с указанием средних биомасс и особенностей их распределения в районах нереста гижигинско-камчатской сельди. Некоторые данные об использовании водорослей гижигинско-камчатской сельдью в качестве нерестовых субстратов приводятся в кратких сообщениях, основанных на результатах учетных икорных съемок нерестилищ, выполненных в 1999–2002 гг. (Смирнов, Васильева, 2001; Смирнов, Белый, 2004).

Однако в свете стоявших перед ихтиологами практических задач приводимые в литературе результаты этих работ достаточно ограничены и сводятся преимущественно к оценке количественных показателей нереста сельди. Причины, определяющие успех ее воспроизводства и особенности организации и строения водорослей, наиболее предпочтительных в качестве нерестового субстрата, в этих работах не анализируются.

Таким образом, подводя итог историческому обзору альгологических исследований северных акваторий Охотского моря, можно отметить, что альгофлора этого района изучена еще далеко не полностью. Представления о величине и распределении запаса даже в отношении промысловых видов имеют достаточно общий характер и требуют уточнения. Практически неизученными остаются вопросы биологии развития и размножения макрофитов. Исследования в области ценологических взаимосвязей водорослей с другими гидробионтами также находятся на самой начальной стадии. В связи с этим рассматриваемые в рамках настоящей монографии вопросы представляются достаточно актуальными, особенно в условиях интенсификации хозяйственного освоения северных районов материкового побережья Охотского моря и прилегающих к ним акваторий и все возрастающего пресса антропогенного воздействия на экосистему северной части Охотского моря.

Видовой состав водорослей-макрофитов северной части Охотского моря

Предваряя обзор водорослей-макрофитов, обитающих в северной части Охотского моря и отмеченных в ходе наших исследований, необходимо отметить, что полная инвентаризация альгофлоры этих акваторий еще не завершена и решение этой задачи вряд ли возможно в рамках одного отдельного исследования. Наиболее полный список макрофитов северных районов Охотского моря приводится в работе А.А. Емельяновой (2005), в которой на основании материалов собственных исследований и критического анализа работ предыдущих исследователей, приведены результаты ревизии флоры северных районов Охотского моря, юго-восточной Камчатки и северных Курильских островов. Согласно приведенным ею данным, в северных акваториях Охотского моря обитает 142 вида водорослей: Chlorophyta – 18 видов (5 семейств), Ochrophyta – 48 видов (19 семейств), Rhodophyta – 76 видов (24 семейства).

При таксономической обработке материала, собранного в ходе наших исследований, были использованы определители и сводки региональных флор (Е. Зинова, 1954; Виноградова, 1974, 1979; Перестенко, 1980, 1996[1994]; Ключкова и др., 2009а,б), а также публикации, представляющие собой таксономические ревизии и описания новых видов (Ви-

ноградова, 1969; Перестенко, 1967, 1975, 1976, 1977, 1978, 1982, 1983а,б,в, 1986; Петров, 1966, 1972, 1973а,б, 1974, 1975; Петров, Возжинская, 1966, 1970; Клочкова, 1978, 1980, 1993, 1995; Клочкова, Березовская, 1997, 2001; Клочкова, Демешкина, 1985; Клочкова, Крупнова, 2004). В ряде случаев большую помощь в определении материалов оказало знакомство с публикациями, содержащими сведения по альгофлоре северных районов Охотского моря (Блинова, 1969, 1977; Кашин, 1975; Суховеева, 1975а,б, 1976).

Для ряда видов охотоморской флоры авторами настоящей главы были выполнены таксономические ревизии на основе морфологического, анатомического и молекулярно-генетического анализов в соавторстве с корейскими коллегами (Cho *et al.*, 2006; Т. Klochkova *et al.*, 2010, 2012а,б, 2013). Так, изучение охотоморских представителей рода *Chordaria* показало, что в Охотском море встречается вид со своеобразной морфолого-анатомической организацией. Ранее он фигурировал в списках охотоморской флоры как *C. flagelliformis*. Однако в молекулярно-генетическом отношении он хорошо отличается от всех известных в Мировом океане представителей этого рода, что в комплексе с отличными морфолого-анатомическими характеристиками позволило описать его как новый для науки вид *C. okhotskensis* (Т. Klochkova *et al.*, 2012б).

Изучение багрянки *Ionia cornu-cervi*, описанной Л.П. Перестенко с о-ва Ионы по материалам экспедиции 1978 г., и сравнение наших сборов с хранящимися в БИНе типовыми образцами показало, что по своему морфологическому и анатомическому строению этот вид близок к роду *Callophyllis*, а молекулярно-генетический анализ участка *rbcL* показал его наибольшую генетическую близость с видом *C. variegata*, являющимся типовым видом рода *Callophyllis*. На этом основании мы перевели вид *I. cornu-cervi* в род *Callophyllis* (Т. Klochkova *et al.*, 2013).

В ходе изучения собранного материала нами также была проведена ревизия рода *Laminaria*, изучены разные формы изменчивости, особенности возрастного развития и установлена продолжительность жизни некоторых его представителей. Особое внимание было уделено изучению одного из важнейших промысловых видов рода *Laminaria*, известного ранее во флоре Охотского моря под названием *L. gurjanovae*.

В 2007 г. этот охотоморский вид, включая обе его формы, предложенные Ю.Е. Петровым (типовая – *f. gurjanovae*, ланцеформная – *f. lanciformis*), был безосновательно переведен в род *Saccharina* (Селиванова и др., 2007). Последний был выделен канадскими альгологами на основании комплексного молекулярного анализа, включавшего участки ITS, LSU rDNA, RUBISCO operon и *nad6* в геномах представителей различных родов ламинариевых водорослей (Lane *et al.*, 2006). Однако следует отметить, что эндемики ламинариевой флоры российского Дальнего Востока в это исследование не входили. Отнесение общеизвестных видов ламинариевых к родам *Laminaria* и *Saccharina* может быть осуществлено только по данным молекулярно-генетического анализа, и доказательством в данном случае будет являться регистрация нуклеотидных последовательностей участков генов, использованных для построения молекулярно-филогенетических деревьев, в общедоступной базе данных (GenBank, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), что и сделали К. Лейн с соавторами (Lane *et al.*, 2006). Поскольку, в отличие от канадских альгологов, О.Н. Селиванова с соавторами (2007) вплоть до настоящего времени не зарегистрировали свои данные в GenBank, их номенклатурные комбинации, основанные на данных молекулярно-генетического анализа, являются невалидными (Т. Klochkova *et al.*, 2010). Кроме этого, следует отметить, что изначально авторы допустили ошибку при выборе материала для исследований, поскольку исследовали не охотоморские образцы *L. gurjanovae* из типового местообитания с присущей виду типовой морфологией, а морфологически отличные от них растения из удаленной Камчатской популяции (Селиванова и др., 2007), что недопустимо при проведении таксономической ревизии, ведущей к изменению названия таксонов. Поэтому мы в своей работе используем старое названия вида – *L. gurjanovae*. Судить о его родовой принадлежности можно будет только по результатам молекулярного анализа образцов типовой формы вида из Охотского моря.

Далее следует отметить, что мы не разделяем точку зрения Ю.Е. Петрова о существовании двух устойчивых в морфологическом отношении форм у вида *L. gurjanovae* – типовой и ланцеформной. Собственные изучения особенностей морфогенеза, сезонной и возрастной изменчивости у растений, относимых к двум формам *L. gurjanovae* в научной альгофлористической литературе по Охотскому и Берингову морям, показало, что

они должны быть отнесены к самостоятельным видам. Ниже в своей работе мы называем их как *L. gurjanovae* и *Laminaria* sp. 1 (ламинария ланцетовидная, bullate lancet-like large kelp).

Изучение североохотоморских ламинариевых дало основание утверждать, что здесь не встречается ранее указывавшийся для флоры района вид *Laminaria (Saccharina) cichorioides* (Белый, 2001а,б). Еще один известный для флоры материкового побережья эндемный вид *L. multiplicata* был признан нами недействительным (Т. Klochkova *et al.*, 2010).

Кроме того, в наших материалах было обнаружено три образца интересной ламинариевой водоросли, признаки которой не укладываются в рамки ни одного из известных для этого порядка родов. Мы сочли необходимым сообщить о своей находке в открытой печати (Клочкова, Белый, 2010) и привели в этой статье фотографии собранных растений. Сравнительный морфологический анализ ламинариевых дает основание предполагать, что изученные нами образцы не могут быть с уверенностью отнесены ни к одному из известных родов порядка Laminariales. От таксономического оформления своей находки мы пока воздерживаемся в связи с необходимостью изучения дополнительного материала, включающего фертильные растения. Ниже в своей работе мы называем этот вид как *Laminaria* sp. 2 (ламинария булированная, bullate small kelp).

Таким образом, наши результаты (с учетом ревизии рода *Laminaria*) позволили значительно уточнить и расширить представления о видовом разнообразии альгофлоры северной части Охотского моря. С учетом новых данных, полученных нами, альгофлора района исследования включает 171 вид: Chlorophyta – 25 видов, Ochrophyta – 53 вида, Rhodophyta – 93 вида. Сравнение полученных нами данных с ранее известными показывает, что 30 из определенных нами видов являются новыми для района исследования: 7 видов зеленых, 7 бурых и 16 красных.

В настоящей главе дается описание только тех видов макрофитов, которые были отмечены в ходе наших собственных исследований. Также, в связи с выполненной ревизией рода *Laminaria* в северной части Охотского моря, выделением новых видов и уточнением диагнозов некоторых таксонов, мы посчитали необходимым привести более подробные и развернутые описания массовых представителей порядка Laminariales, изучению которых в наших исследованиях было уделено особое внимание с учетом ценности их ресурсного потенциала для промышленности.

Оценивая в целом ценотическую структуру водорослевых сообществ северной части Охотского моря, обследованных в ходе выполненных нами научно-исследовательских работ, следует отметить справедливость выводов предыдущих исследователей (Возжинская, 1966; Блинова, Возжинская, 1971) о том, что при богатом видовом разнообразии багряных водорослей основную роль в формировании макрофитобентоса северных акваторий Охотского моря играют ламинариевые, выступающие доминантами и кодоминантами сублиторальных (а в Гижигинской губе и литоральных) растительных сообществ. Особенно велика ценотическая роль цельнолистных форм ламинариевых, занимающих господствующее положение в структуре прибрежных фитоценозов: *Laminaria* sp. 1 (ламинария ланцетовидная), *Tauya basicrassa* и др. Дигитатные формы ламинариевых (*Laminaria appressirhiza* и *L. inclinatorhiza*) доминируют преимущественно в нижних горизонтах фитали, на глубинах 10–18 м, где наблюдается постоянная низкая температура придонной водной массы.

Красные водоросли в ценотической структуре альгоценозов большей частью играют роль субдоминантов и сопутствующих видов, наиболее часто составляя основу подлеска ламинариевого келпа. Из всего многообразия багрянок, значительно превосходящих по своему разнообразию бурые водоросли, массовыми можно признать только виды родов *Odonthalia*, *Ptilota* и *Neoptilota*, которые широко распространены в районах исследования, встречаясь практически во всех сублиторальных сообществах красных водорослей, или формируя самостоятельные заросли. Подавляющее большинство других представителей Rhodophyta являются столь же распространенными, часто встречающимися видами, но они при этом не образуют скоплений. К редким видам можно отнести только *Ahnfeltia fastigiata* и *Beringia castanea*, которые в ходе наших исследований отмечались только в виде единичных экземпляров или даже фрагментов. Однако не исключено, что это является следствием недостаточной изученности прибрежных акваторий и альгофлоры северной части Охотского моря.

Зеленые водоросли, заселяя литораль и верхнюю сублитораль, не формируют сколько-либо плотных, заметных зарослей. Они выступают в основном в роли сопутствующих видов или образуют небольшие по площади мозаично расположенные скопления. Вероятнее всего, это связано со специфическими условиями их произрастания на акватории обследованных районов, обусловленными высокими приливно-отливными колебаниями уровня воды (а соответственно, достаточно длительной экспозицией осушной зоны на воздухе и солнце) и развитием припайного льда, оказывающего сильное истирающее воздействие. Согласно нашим наблюдениям, наиболее часто в верхних отделах шельфа встречаются *Acrosiphonia* spp., *Ulva* spp., *Blidingia minima*, *Rhizoclonium tortuosum*. В наиболее пригодных для развития местах эти виды могут формировать небольшие куртины.

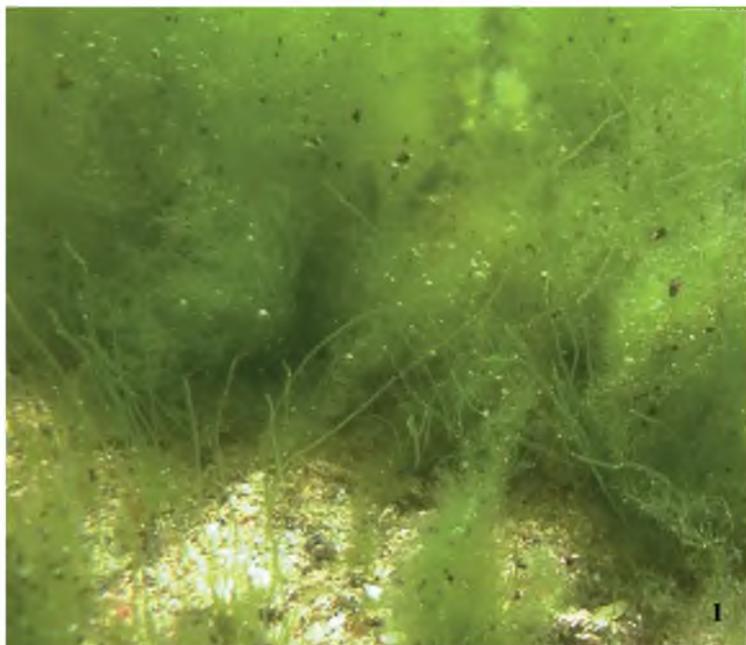
Поскольку в иностранной печати имеются неоднократные ссылки на то, что многие водоросли-макрофиты Охотского моря малоизвестны или практически неизвестны альгологам за пределами Российской Федерации, в настоящей главе мы приводим краткое описание видов на английском языке.

Отдел Chlorophyta – Зеленые водоросли

Порядок Cladophorales Haeckel
Семейство Cladophoraceae Wille

Cladophora speciosa Sakai

Sakai, 1964: 35.



Подписи к рисункам

1. Заросли *Cladophora speciosa* в литоральной зоне во время отлива. 2. Внешний вид гербарного образца *C. speciosa*.

Блеклые, светло-зеленые или белесые, поникающие, вялые, однорядные, слабо разветвленные нитчатые кустики 15–20 см высоты. Толщина нитей 25–40 мкм. Ветвление псевдодихотомическое, в исключительных случаях – трихотомическое. Клеточные сегменты длинно-цилиндрические, не раздутые, соотношение их длины к ширине составляет 1:5–15. Верхушки конечных ветвей прямые. Прикрепляется к грунту ризоидальными выростами, развивающимися в базальной части слоевища. Ризоиды более или менее длинные, образуются от базальных сегментов осевой оси и отходящих от них нитей первого порядка. Размножается зооспорами и гаметами.

Эфемер. Предпочитает мелководные, хорошо прогреваемые во время отлива песчано-галечные, галечно-каменистые и галечно-щебенчатые участки морского дна, защищенные от прямого воздействия волн. В местах со слабым движением воды, опреснением и хорошим прогревом может образовывать обильную тину.

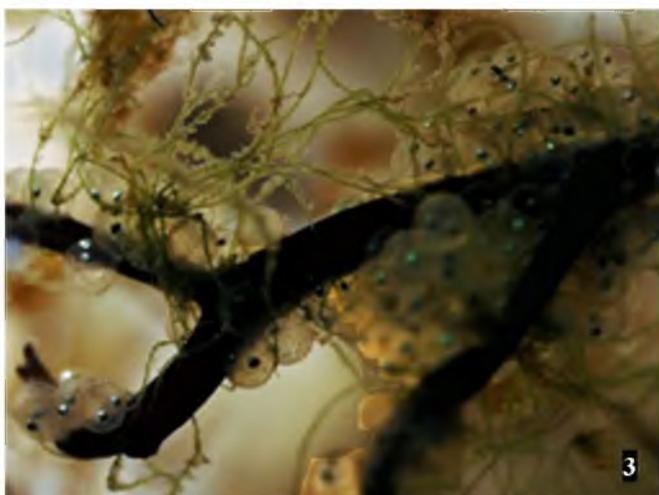
Description: Thalli are pale, light-green or whitish, soft, flaccid, up to 15–20 cm long, sparsely pseudodichotomously (very occasionally trichotomously) branched, attached by rhizoidal outgrowths. The multinucleate cells are long-cylindrical, 25–40 μm in width, 1:5–15 L/W ratio. Propagation is by zoospores and gametes.

Habitat: This ephemeral species grows abundantly on sand, cobbles and pebbles in the shallow, well-warmed areas protected from direct water movement.

Rhizoclonium tortuosum (Dillwyn) Kützing

Kützing, 1845: 205.

Базионим: *Conferva tortuosa* Dillwyn, 1805: pl. 46.



Нити до 5–7 см длины, во взрослом состоянии не прикрепленные к грунту, жесткие, упругие, спутанные, скрученные друг с другом в пряди, серовато-зеленые или грязно-зеленые. Толщина нитей от основания к вершине изменяется незначительно. Клеточные сегменты цилиндрические, не превышающие 170 мкм в длину, со слабо выраженными перетяжками в местах соединений.

Растет на глыбово-валунной, каменной или каменисто-песчаной литорали в условиях пониженной или

умеренной прибойности. Встречается в виде неприкрепленных нитей, опутывающих слоевища других макрофитов, часто в условиях опреснения. Эфемер.

Подписи к рисункам

1. Заросли *Rhizoclonium tortuosum* в литоральной ванне. 2. Нити, плотно опутывающие кустик *Rhodomela larix* во время отлива. 3. Спутанные нити *R. tortuosum* и икра сельди на веточке *Stephanocystis crassipes* под водой.

Description: Thallus is rigid, epilithic or epiphytic, grayish-green or dirty green, without basal rhizoids, up to 5–7 cm long, forming mats of entangled, uniseriate unbranched filaments. The cells are cylindrical, multinucleate, not exceeding 170 µm in length, without constrictions at the cross walls.

Habitat: This ephemeral species occurs on sand, cobbles and pebbles in the intertidal areas exposed to lower or moderate surf. It is found unattached and entangling other macrophytes, often in desalinated areas.

Monostroma crassidermum Tokida

Tokida, 1954: 63.



Подписи к рисункам

1. Растения *Monostroma crassidermum* под водой. 2. Свежесобранная расправленная пластина с характерной складчатостью.

Тонкие, пленчатые однослойные мешочки, цельные, чаще разорванные до основания и образующие иежные, слизистые, светло-зеленые пластины до 20 см и более в поперечнике. Толщина стенки 60 мкм в среднем. Основание воронковидное с небольшим базальным диском. Клетки с поверхности у основания слоевища слабо удлинённые, до 35 мкм длиной, с длинными ризоидальными отростками, в верхней и средней частях округлые, 10–15 мкм в поперечнике, расположены беспорядочно. Клеточные оболочки, обращенные к поверхности слоевища, сильно утолщенные, слизистые.

Предпочитает каменистые полуприбойные и защищенные участки литорали, может образовывать заметные скопления, особенно в литоральных ваннах. В сублиторали встречается до глубины 3–4 м. Часто встречается как эпифит.

Description: Thalli are thin, membranous, monostromatic sacs, entire or torn up to the basal portion, thus forming soft, slimy, light green blades up to 20 cm in diameter and 60 μm thick on average. The plants have funnel-shaped base and are attached by a small disc. In the basal portion, the cells are slightly elongated in surface view, up to 35 μm long, with long rhizoidal outgrowths. In central and upper portions, cells are spherical, 10–15 μm in diameter and positioned disorderly. Cell walls facing the surface of the thallus are very thick and mucilaginous.

Habitat: This species preferentially occurs on stony substrates in protected intertidal areas exposed to moderate surf, where it can make visible aggregations, especially in rockpools. It also occurs in the subtidal areas at depths of 3–4 m and can be found epiphytically.

Monostroma grevillei (Thuret) Wittrock

Wittrock, 1866: 57.

Базионим: *Enteromorpha grevillei* Thuret, 1854: 25.



Слоевиде в молодом состоянии в виде тонкостенной, широкоцилиндрической трубки или широкоовального мешка, в более зрелом разрывается почти по всей длине, в результате чего приобретает вид пластин до 20 см в поперечнике. Остатки полости в этом случае присутствуют лишь в самом основании пластины и придают нижней части слоевища вид воронки. Прикрепляется небольшим базальным диском. Толщина пластин в среднем составляет 25 мкм. Клетки с поверхности в центральной

части пластины до 17–28 мкм в поперечнике, округлые или четырех-шестиугольные, собраны в группы. Клеточные оболочки, обращенные к поверхности слоевища, тонкие или слабо утолщенные.

Широко встречающийся на защищенной каменисто-песчаной литорали вид. Произрастает как одиночными растениями, так и небольшими группами. Часто встречается как эпифит.

Подписи к рисункам

1. Растения *Monostroma grevillei* в стадии полого мешка под водой в литоральной зоне. 2. Свежесобранные пластины *M. grevillei*, эпифитирующие на *Neorhodomela larix*. 3. Разрывающееся мешкообразное слоевище.

Description: Young thalli are thin, wide-cylindrical tubes or wide-oval sacs. Mature thalli are torn almost on the entire length, thus forming monostromatic blades up to 20 cm in size and 25 µm thick on average. The plants have funnel-shaped base and are attached by a small disc. In the central portion of the blade, the cells are 17–28 µm in diameter, spherical or four-hexagonal in the surface view, grouped. Cell walls facing the surface of the thallus are thin or slightly thickened.

Habitat: This species is widely distributed on the stony-sandy substrates in protected intertidal areas. It grows as single plants or in aggregations and is often found epiphytically.

Acrosiphonia duriuscula (Ruprecht) Yendo

Yendo, 1916: 246.

Базионим: *Conferva duriuscula* Ruprecht, 1850: 212.



Подписи к рисункам

1. Заросли *Acrosiphonia duriuscula* на скалистом прибойном участке литорали. 2. Внешний вид кустика, распадающегося на отдельные пучочки. 3. Куртина *A. duriuscula* с плотным основанием.

Жесткие, грубые, темно-зеленые, распадающиеся на отдельные пучочки кустики 3–10 см высоты, густо сплетенные в нижней части ризоидальными нитями и адвентивными ветвями, вследствие чего в основании образуется дерновина. Ветвление поочередное или одностороннее. Боковые ветви прямые, с округлой верхушкой, отходят под острым углом, 120–130 мкм ширины у основания и 150–170 мкм в средней части. Клетки нитей крупные, длинно-цилиндрические, с очень толстыми слоистыми оболочками и пластинчатыми хлоропластами. У основания слоевища клетки особенно крупные, их длина превышает ширину в 1,5–3,5 раза, на верхушке она равна ширине или вдвое меньше.

Растет на каменистом грунте в прибойной и полуприбойной нижней литорали и в сублиторали до глубины 1–4 м. Самостоятельных зарослей не образует, может создавать небольшие агрегации. Эфемер. Развивается в теплый период.

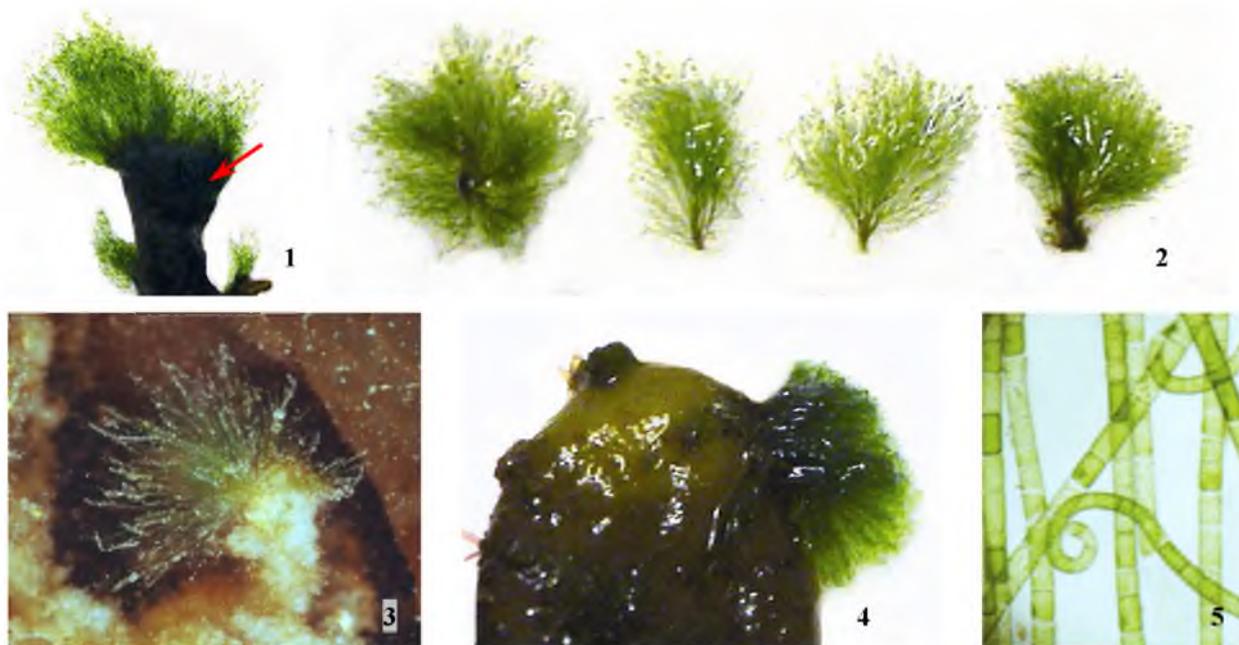
Description: Thalli are robust, dark-green, up to 3–10 cm tall, forming dense tufts with filaments tightly interwoven in the lower portion by rhizoidal outgrowths and adventitious branches. Branching is alternate or unilateral. Lateral branches are straight, with rounded apices, arising at an acute angle, 120–130 μm wide in the basal portion of the thallus and 150–170 μm wide in its central portion. Cells are large, long-cylindrical, with very thick and layered walls and plate-like chloroplasts. In the basal portion of thalli, cells are especially large, 1.5–3.5 times longer than they are wide. In the upper portion of thalli, the cell length is equal to the width or two times smaller.

Habitat: This ephemeral species occurs in warm seasons, on rocky substrates in the lower intertidal areas exposed to strong and moderate surf and in the subtidal areas at depths of 1–4 m. It does not form dense cover on the substrate, but can grow in small aggregations.

Acrosiphonia ochotensis (Tokida) Vinogradova

Виноградова, 1979: 93.

Базионим: *Spongomorpha ochotensis* Tokida, 1932: 4.



Подписи к рисункам

1. Растения *Acrosiphonia ochotensis*, эпифитирующие на веточке *Fucus evanesceus* (стрелка).
2. Свежесобранные растения, произрастающие на каменистом грунте.
3. *A. ochotensis* под водой.
4. Растения, развивающиеся на *Halosaccion hydrophorum*.
5. Микрофотография терминальных ветвей, закрученных на вершине.

Нитевидные, мягкие, спутанные кустики до 2 см высоты. Основные ветви до 100 мкм шириной, боковые – 40–60 мкм, с плетевидными прямыми или изогнутыми верхушками. Многочисленные ризоидальные нити тонкие, до 26–30 мкм шириной, с длинно-цилиндрическими, прямыми, чаще слегка извилистыми клетками. Клетки основных и боковых нитей коротко-цилиндрические, с тонкими оболочками.

Встречается в нижнем горизонте литорали и в сублиторали до глубины 4 м в местах с каменистым дном и умеренной прибойностью. Часто развивается как эпифит красных и бурых водорослей.

Description: Thalli are small (up to 2 cm tall), soft, uniseriate, forming dense tufts with tightly interwoven filaments, attached by numerous thin rhizoids, composed of long-cylindrical cells up to 26–30 μm wide. The main branches are 100 μm wide, lateral branches are 40–60 μm wide, with straight or curved apices. Cells are short-cylindrical, with thin walls.

Habitat: This species occurs on stony substrate in the lower intertidal and subtidal areas up to 4 m deep, in places with moderate surf. It is often found epiphytically on the red and brown algae.

Acrosiphonia saxatilis (Ruprecht) Vinogradova

Виноградова, 1979: 89.

Базионим: *Conferva saxatilis* Ruprecht, 1850: 208, 211–212.



Подписи к рисункам

1. Заросли *Acrosiphonia saxatilis* на скалистом прибойном участке литорали. 2. Внешний вид одиночного кустика. 3. Куртина *A. saxatilis*.

Небольшие, мягкие, слегка слизистые, светло-зеленые кустики до 2–3 см высоты, состоящие из однорядных, поочередно или супротивно разветвленных нитей. Ширина нитей у основания слоевища 100–120 мкм, в верхней и средней частях – 50–90 мкм. Ризоидальные нити развиваются необильно только в основании слоевища. Клетки нитей длинно-цилиндрические. Их длина в отдельных случаях превышает ширину в 6–8 раз, в апикальных клетках веточек второго порядка – в 10–12 раз.

Произрастает в нижних горизонтах умеренно прибойной литорали и в сублиторали на глубинах до 1,5 м, реже глубже. Эфемер. Обильно развивается в середине лета, но одиночные обтрепанные куртины можно встретить в течение всего вегетационного сезона.

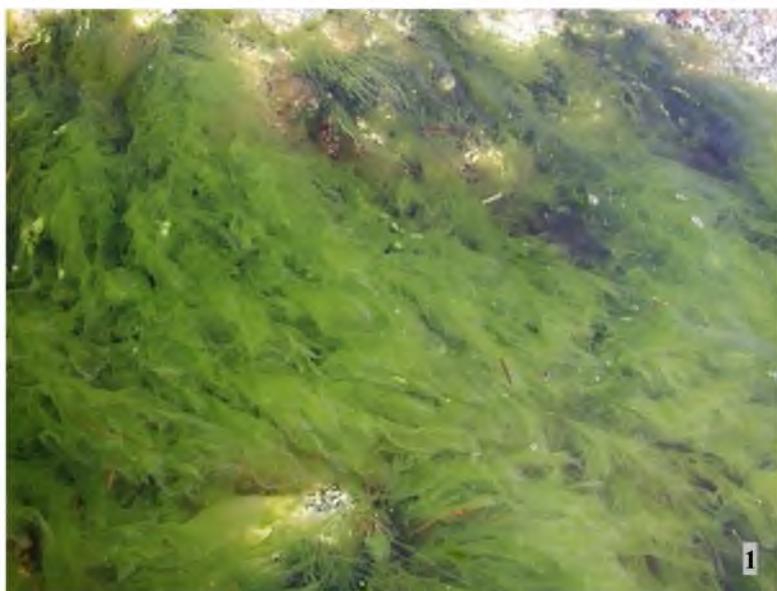
Description: Thallus is small (up to 2–3 cm tall), soft, slightly mucilaginous, light-green, bushy, composed of uniseriate, alternately or oppositely branched filaments, attached by rhizoidal outgrowths. In the lower portion of thallus, filaments are 100–120 μm wide, whereas in the upper and central portions they are 50–90 μm wide. Cells are long-cylindrical, 6–8 times longer than they are wide in some cases. In branches of the second order, the apical cells are 10–12 times longer than they are wide.

Habitat: This ephemeral species occurs in the lower intertidal and subtidal areas up to 1.5 m deep and sometimes deeper. It grows most abundantly in summer.

Protomonostroma undulatum (Wittrock) Vinogradova

Виноградова, 1969: 1354.

Базионим: *Monostroma undulatum* Wittrock, 1866: 46.



Подписи к рисункам

1. Растения *Protomonostroma undulatum* в проточной литоральной ванне. 2. Свежесобранное расправленное растение с характерной складчатостью иластин.

Однослойные, очень тонкие, нежные пластинки ярко- или бледно-зеленого цвета. Иногда не имеют остатков внутренней полости, поскольку формируются не как трубка или мешок, а вначале как нить, позднее как пластина. Форма взрослых растений изменяется от округло-овальной до неправильной, максимальный поперечник – от 5 до 20 см. Края пластин волнистые, складчатые, реже ровные, основание клиновидное. Характерной особенностью анатомической организации слоевища является различие размеров клеток, расположенных по центру и краям пластины. У края, особенно в базальной части, они много мельче, чем вдоль центральной оси. Клетки с поверхности расположены рыхло, иногда сближенно по 2–4. Их размеры, в зависимости от участка пластины, колеблются от 10 до 90 мкм в поперечнике.

Встречается достаточно часто на каменисто-валунной и галечно-валунной литорали и в самой верхней части sublиторали в условиях разной прибойности, как свободноживущий вид и часто как эпифит. Эфемер.

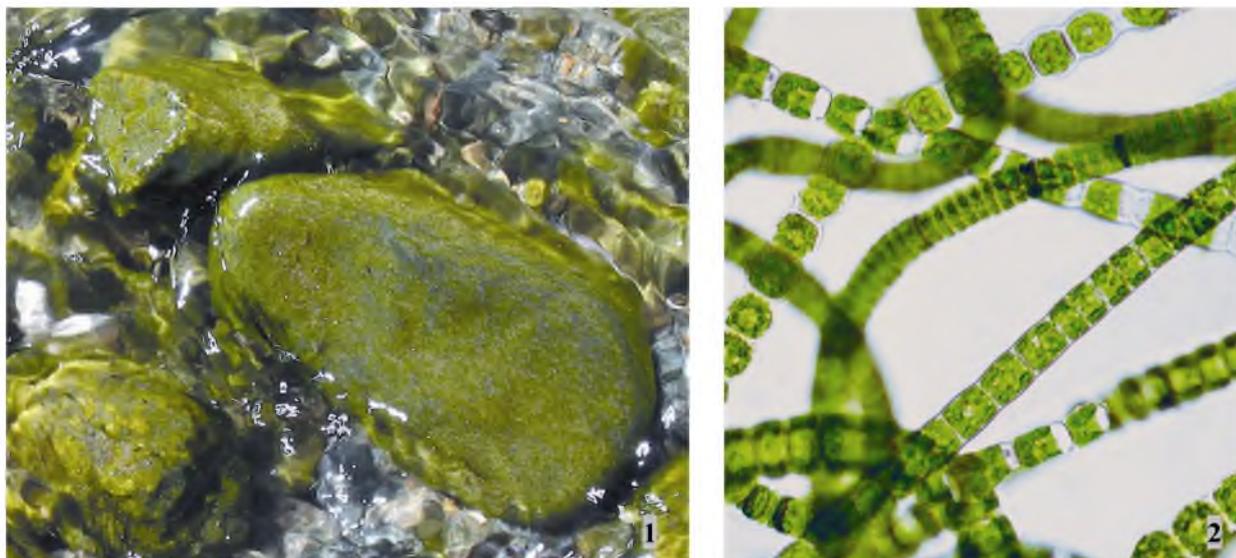
Description: Thallus is bright green or pale green, monostromatic, very thin, delicate blade up to 5–20 cm in size, with cuneate base and wavy, folded rarely flat margins. It never has the remains of the inner cavity, since it does not develop as a tube or a sac at early developmental stage, but develops as a filament first and later as a blade. The shape of mature plants varies from spherical-oval to irregular. The cells located in the center of the blade and on its margins are different in size. At the margins, especially in the basal part of the blade, the cells are much smaller than those along the central axis. In surface view, cells are loosely arranged, grouped as 2–4. Their size ranges from 10 to 90 μm in diameter, depending on the area of the blade.

Habitat: This ephemeral species occurs frequently on different stony substrates in the intertidal and uppermost part of subtidal areas. It grows epilithically or epiphytically.

Ulothrix flacca (Dillwyn) Thuret

In: Le Jolis, 1863: 56.

Базионим: *Conferva flacca* Dillwyn, 1805: pl. 49.



Подписи к рисункам

1. Камни, покрытые *Ulothrix flacca*. 2. Микрофотография нитей *U. flacca* (по: Н. Клочкова и др., 2009а, как *Ulothrix pseudoflacca*).

Однорядные, неразветвленные, слизистые светло-зеленые нити до 3 см длины. В эвтрофных местах длиннее, до 5 см. Клетки нитей округло-цилиндрические, короткие. Их ширина от основания к вершине слоевища увеличивается незначительно, от 8–15 до 30 мкм. Хлоропласт пристенный, пластинчатый, в виде широкого незамкнутого пояса, занимающего почти всю длину клетки. Прикрепляется с помощью базальной клетки. Часто встречается в свободно плавающем состоянии вместе с другими нитчатыми зелеными видами.

Массовый, широко распространенный вид альгофлоры. Характеризуется чрезвычайной эвритопностью, хорошо переносит иссушение, солнечную радиацию, опреснение. Встречается в прикрепленном и неприкрепленном состояниях в верхних горизонтах скалистой, валунно-глыбовой и каменисто-валунной с наносами песка прибойной литорали, редко – в верхней сублиторали. Очень часто включается в обрастания антропогенных субстратов. Эфемер с коротким периодом вегетации.

Description: Thallus is uniseriate, unbranched, mucilaginous, light green, up to 3 cm long filament. In eutrophic areas, filaments grow up to 5 cm long. Cells are spherical-cylindrical, short, with parietal plate-like chloroplast that occupies almost the entire length of the cell. Cell width increases from 8–15 μm to 30 μm from the basal portion towards the upper portion of the filament. The plants are attached by a basal cell or are commonly found in free-floating state, along with other types of filamentous green algae.

Habitat: This ephemeral species is very abundant and is characterized by extreme habitat versatility and very short period of vegetation. It is well adapted to desiccation, intensive sunlight and desalination, occurring on sand, cobbles and pebbles in the upper intertidal and occasionally in upper subtidal areas.

Urospora penicilliformis (Roth) Areschoug

Areschoug, 1866: 16.

Базионим: *Conferva penicilliformis* Roth, 1806: 271.



Подписи к рисункам

1. Камни, покрытые *Urospora penicilliformis* во время отлива. 2. Микрофотография нитей *U. penicilliformis*. 3, 4. Морфология четырехжгутиковых зооспор *U. penicilliformis*. Стрелками показаны пиреноид (3) и жгутики (4) зооспоры (микрофотографии, предоставленные С.О. Очеретяной).

Неразветвленные, нежные, слизистые на ощупь нити до 10 см длины, темно-зеленого или в конце вегетации оливково-зеленого цвета. Клетки утолщаются от основания к вершине слоевища от 20–25 мкм до 100 мкм, покрыты общим слизистым чехлом. В средней части и у вершины слоевища клетки раздутые, бочонкообразные. В стерильной части слоевища перетяжки между клетками слабо заметны, в фертильной – отчетливо выражены. Прикрепляется к грунту ризоидальными выростами, отходящими от базальной клетки и 2–3-х расположенных выше нее клеток. Хлоропласт грубый, занимает всю клетку. Размножается четырехжгутиковыми зооспорами.

Растет в верхнем и среднем горизонтах литорали на глыбово-валунном, крупно- и мелковалунном грунтах. Хорошо переносит сильное гидродинамическое воздействие, опреснение, сильное иссушение. Эфемер с коротким периодом вегетации.

Description: Thallus is filamentous, uniseriate, unbranched, soft, mucilaginous, dark green or olive-green at the end of vegetation period, up to 10 cm long, attached by rhizoidal outgrowths that develop from the basal cell and 2–3 upper cells. Cell width increases from 20–25 μm to 100 μm from the basal portion towards the upper portion of the filament. In the central and upper portions of the filament, cells are swollen and dolioform. Chloroplast occupies almost the entire cell. In sterile portion of the filament, constrictions between the cells are slightly visible, whereas they are clearly visible in the fertile zone. Propagation is by quadriflagellated zoospores.

Habitat: This ephemeral species occurs in the upper and middle intertidal areas on stones and rocks. It is characterized by a short period of vegetation and is well-adapted to a strong hydrodynamic impact, desiccation and desalination.

Blidingia minima (Nägeli *ex* Kützing) Kylin

Kylin, 1947: 181.

Базионим: *Enteromorpha minima* Nägeli *ex* Kützing, 1849: 482.



Подписи к рисункам

1. *Blidingia minima* на валунном грунте в среднем горизонте литорали. 2. Зрелые фертильные растения из той же куртины.

Слоевище в виде полых трубок 1–5 см высоты, 0,1–0,5 см в поперечнике, неразветвленных или с редкими ветвями первого порядка. Трубки часто разорваны у вершины и сужены у основания. Прикрепление к субстрату осуществляется с помощью небольшого базального диска. Цвет растений светло-зеленый. В конце вегетации в местах с сильным освещением растения приобретают характерный белесый цвет. Стенка слоевища из-за неравномерного разрастания обычно смятая, состоит из одного слоя клеток. Они с поверхности слоевища очень мелкие, не более 10 мкм в поперечнике. Клеточные оболочки по всему периметру и со стороны клетки, обращенной к внутренней полости трубки, не имеют хорошо выраженных утолщений.

Широко распространенный вид. Произрастает во всех горизонтах литорали в местах с разным уровнем прибоя, хорошо переносит опреснение. В верхних горизонтах литорали на валунном, глыбовом и глыбово-скальном грунтах формирует самостоятельные или смешанные с разными видами зеленых водорослей пояса. Эфемер с коротким циклом вегетации. Обычен в обрастании антропогенных субстратов.

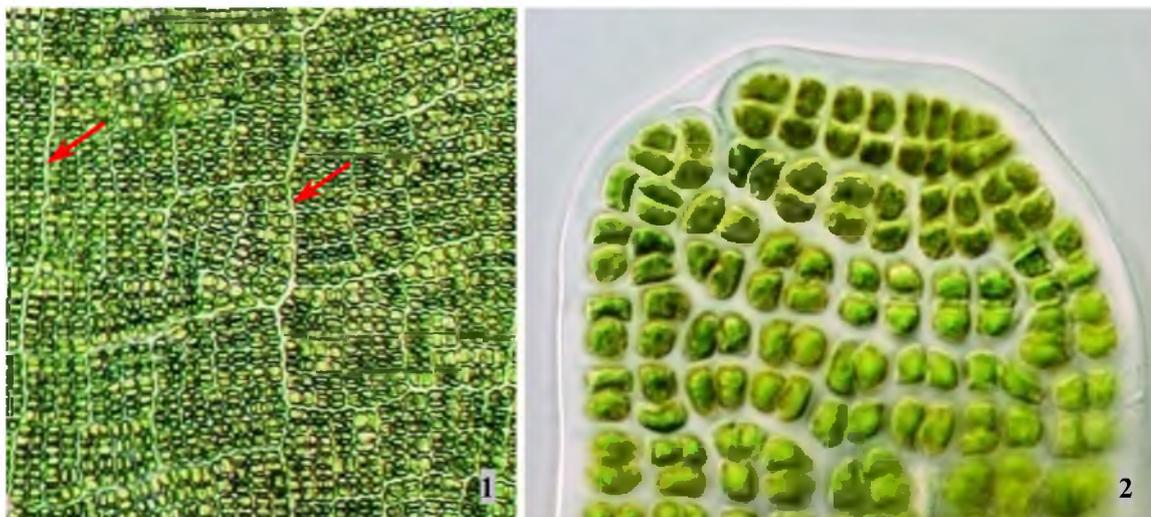
Description: Thallus is a hollow monostromatic light green tube up to 1–5 cm tall and 0.1–0.5 cm wide, branched or not in base, attached by a small basal disc. Tubes are often opened at the top and tapered at the base and their surface is usually wrinkled. The plants become whitish at the end of the growing season in areas exposed to strong sunlight. Cells are very small, up to 10 µm in diameter in surface view.

Habitat: This seasonal ephemeral species occurs in all littoral zones on natural stony and rocky and man-made substrates. It is characterized by a short period of vegetation and is well-adapted to desalination.

Kornmannia zostericola (Tilden) Bliding

Bliding, 1969[1968]: 620.

Базионим: *Monostroma zostericolum* Tilden, 1900: № 388.



Тонкие пластины ланцетовидной формы 2–5 см длины, 0,5–1,6 см ширины и до 18 мкм толщины, состоят из одного слоя клеток, очень нежные на ощупь, слегка слизистые. Края пластин волнистые или густо складчатые, цвет светло-зеленый. Основание пластин трубчатое, заканчивается небольшим базальным диском. Клетки с поверхности пластин мелкие, субквадратные, 5–12 × 5–10 мкм, заметно изменяются на разных участках длины и ширины пластин, имеют утолщенные оболочки, расположены отчетливыми группами по 2–10 штук. Пространство, разделяющее эти группы, заполнено межклеточной слизью.

Распространен в сублитеральной кайме до глубин 2–4 м. Встречается чаще всего как эпифит, реже произрастает на каменисто-валунном грунте или на антропогенных субстратах. Сезонный эфемер.

Подписи к рисункам

1, 2 Микрофотографии поверхности пластины *Kornmannia zostericola* на разном увеличении. Видно расположение клеток в группах, разделенных широкими межклеточными пространствами (стрелки). 3. Свежесобранные растения *K. zostericola*, растущие на листе морской травы *Zostera*.

Description: Thallus is a thin, lanceolate, light-green, slightly mucilaginous monostromatic blade, reaching 2–5 cm long, 0.5–1.6 cm wide and 18 μm thick, with wavy or densely folded margins, attached by a prostrate base. Cells are small, thick-walled, subquadratic in surface view, 5–12 μm long and 5–10 μm wide, grouped as 2–10. The space between the cell groups is filled with mucilage. Cell size visibly differs in different parts of the blade.

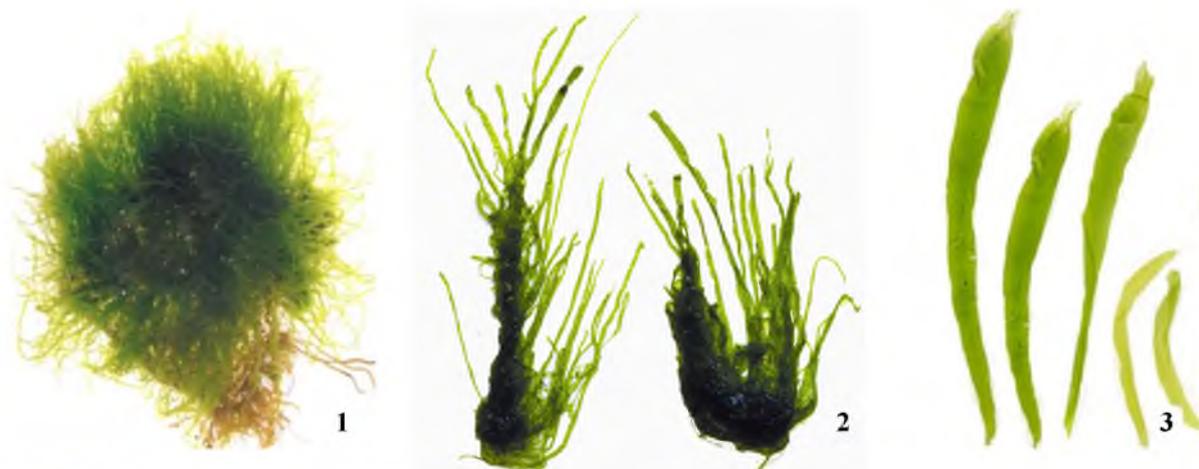
Habitat: This seasonal ephemeral species occurs in the subtidal fringe at depths of up to 2–4 m. It is most often found epiphytically, but can also grow on natural stony and rocky and man-made substrates.

Ulva clathrata (Roth) C. Agardh

C. Agardh, 1811: 23.

Базионим: *Conferva clathrata* Roth, 1806: 175.

Синоним: *Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville, 1830: lxxvi, 181.



Слоевище в виде многократно разветвленных трубчатых кустиков 3–30 см высоты и 0,2–0,5 см ширины, ярко-зеленого цвета. Иногда оно бывает простым, неразветвленным. Толщина трубок может сильно изменяться от 0,2 до 2,5 мм, самые тонкие ветви нитевидные, однорядные. Боковые стенки даже самых широких трубок не смыкаются. Клетки в нижней трети слоевища крупные, округло-прямоугольные, 30–50 мкм, расположены беспорядочно. Хлоропласт одиночный, с 2–3 пиреноидами. Данный вид имеет высокий размах морфологической изменчивости.

Один из наиболее массовых видов зеленых водорослей. Развивается на каменистых грунтах в литорали и верхней сублиторали с умеренной и сниженной прибойностью.

Подписи к рисункам

1. Обрастания вида *Ulva clathrata* на небольшом камне.
2. Куртинки из перекрученных трубочек.
3. Широкие трубки, свойственные виду в эвтрофных условиях обитания.
4. Заросли вида в литоральной зоне во время отлива.

Description: Thallus is tubular, bright green, multiply branched or sometimes simple and unbranched, up to 3–30 cm long, 0.2–0.5 cm wide and 0.3–2.5 mm thick. Cells are spherical-rectangular in shape, with a single chloroplast and 2–3 pyrenoids, 30–50 µm in size, located disorderly.

Habitat: This species has a wide range of morphological variability. It is one of the most common species of the green algae in the Sea of Okhotsk, developing on rocky substrates in the upper intertidal and subtidal areas.

Ulva fenestrata Postels et Ruprecht

Postels & Ruprecht, 1840: 21.



Подписи к рисункам

1. Литоральные заросли вида *Ulva fenestrata*. 2. Свежесобранная расправленная стерильная пластина *U. fenestrata*, имеющая характерный изумрудный цвет.

Плотные, двухслойные, округлые или овально-удлиненные, цельные или разорванные на лопасти, перфорированные, ярко- или темно-зеленые пластины до 25–35 см в поперечнике, с короткой цилиндрической ножкой и базальным диском. Толщина пластины у основания 100–200 мкм, в верхней части – 40–110 мкм. Клетки с поверхности неправильной формы, округлые или четырех-шестиугольные, 8–30 × 8–25 мкм, на поперечном срезе они обычно до 50 мкм высоты и 25 мкм ширины. Размножается зооспорами и гаметами, после их выхода фертильная краевая часть пластины белеет и разрушается.

Повсеместно встречающийся вид, заселяющий среднюю и нижнюю литораль. В сублиторали встречается на глубинах до 3–4 м. Наиболее массового развития достигает в защищенных и полузащищенных участках побережья.

Description: Thallus is a dense, bright or dark green, distromatic, spherical or oval-elongated, entire or cleft into lobes perforated blade 25–35 cm in diameter, with a short cylindrical holdfast and basal disc. The blade is 100–200 μm thick in the basal part and 40–110 μm thick in the upper portion. Cells are irregular, spherical or four-hexagonal, 8–30 × 8–25 μm in size in surface view. In cross-section, cells are up to 50 μm long and 25 μm wide. Propagation is by zoospores and gametes; after their release the fertile marginal part of the blade becomes whitish and disintegrates.

Habitat: This species occurs in the middle and lower intertidal areas and in the subtidal up to 3–4 m deep. It develops most abundantly in protected and semi-protected coastal areas.

Ulva linza Linnaeus

Linnaeus, 1753: 1163.

Синоним: *Enteromorpha linza* (Linnaeus) J. Agardh, 1883: 134.



Подписи к рисункам

1. Плотные подводные заросли *Ulva linza* в литоральной зоне во время прилива. 2, 3 Свежесобранные растения *U. linza*.

Ярко-зеленые, узколанцетовидные или ланцетовидные, двухслойные пластины, 13–25 см длины и до 8–9 см ширины. Основание клиновидное, с небольшим базальным диском. Края волнистые или гладкие. Полость обычно только в стебельке и по краям пластины. Клетки с поверхности в центральной части слоевища располагаются более или менее отчетливыми рядами, характеризуются неправильно-округлой, изодиаметрической формой. В нижней части слоевища клетки изодиаметрические, $12\text{--}30 \times 10\text{--}20$ мкм, в верхней – более угловатые и расположены чаще беспорядочно. Хлоропласт одиночный, с 1 или очень редко 2 пиреноидами.

Широко распространенный вид. Растет в литоральной и сублиторальной зонах до глубин 2–4 м. Заселяет разные грунты, может формировать чистые или смешанные заросли. Охотно селится в местах, подверженных опреснению. Относится к числу короткоцикло-вых асезонных эфемеров, при этом заметную вспышку вегетации дает в июле-августе.

Description: Thallus is a narrow-elongated or lanceolate distromatic blade 13–25 cm long and 8–9 cm wide, with cuneate base, attached by a small disc. The margins of blade are straight or wavy. The hollow cavity is usually located only in the stipe and on the blade's margins. Cells are $12\text{--}30 \times 10\text{--}20$ μm in size, isodiametric in surface view, with a single chloroplast and 1 or rarely 2 pyrenoids. In central part of the blade, cells are located as more or less distinct rows, whereas in the lower part they are more angular and often located disorderly.

Habitat: This widely distributed ephemeral species occurs in the intertidal and subtidal areas (up to 2–4 m deep). It is characterized by a short period of vegetation and is most abundant in July–August. It is well-adapted to desalination.

Ulvaria splendens (Ruprecht) Vinogradova

Виноградова, 1979: 109.

Базионим: *Ulva splendens* Ruprecht, 1850: 218.



Подписи к рисункам

1. Обсохшее, распростертое на песчано-гравийном грунте фертильное растение *Ulvaria splendens* во время отлива. 2. Свежесобранное расправленное растение *U. splendens* характерной для вида буровато-зеленой окраски.

Слоевидное пластинчатое, тонкое, с жесткой текстурой, широкоовальное или иных очертаний, обычно цельное, с ровным или складчатым краем, до 30 см длины, 15–20 см ширины. В районах с высоким содержанием в воде растворенных органических веществ оно может достигать 40–60 см в поперечнике. В основании пластины развита короткая ножка с небольшой подошвой. Цвет живых растений – светло- или темно-зеленый, высушенных – грязно-зеленый, с бурными пятнами и штрихами. Пластина образована одним слоем клеток, до 50–60 мкм толщины. Клетки с поверхности слоевища угловатые, до 13–23 мкм в поперечнике.

Широко распространенный вид. Встречается на защищенных и полужащищенных участках нижней литорали и в сублиторали до глубины 2–3 м, обычно среди красных и ламинариевых водорослей.

Description: Thallus is a thin, wide-oval or differently shaped, usually entire monostromatic (50–60 µm thick) blade, up to 30 cm long and 15–20 cm wide, with rigid texture and folded or straight margins. In areas with a high concentration of water-soluble organic substances, the blades can reach 40–60 cm wide. The blade is tapering to a short stipe and is attached by a small disc. Living plants are light or dark green in color, whereas dried plants are dirty-green, with brown spots and stripes. Cells are angular from the surface view, up to 13–23 µm in diameter.

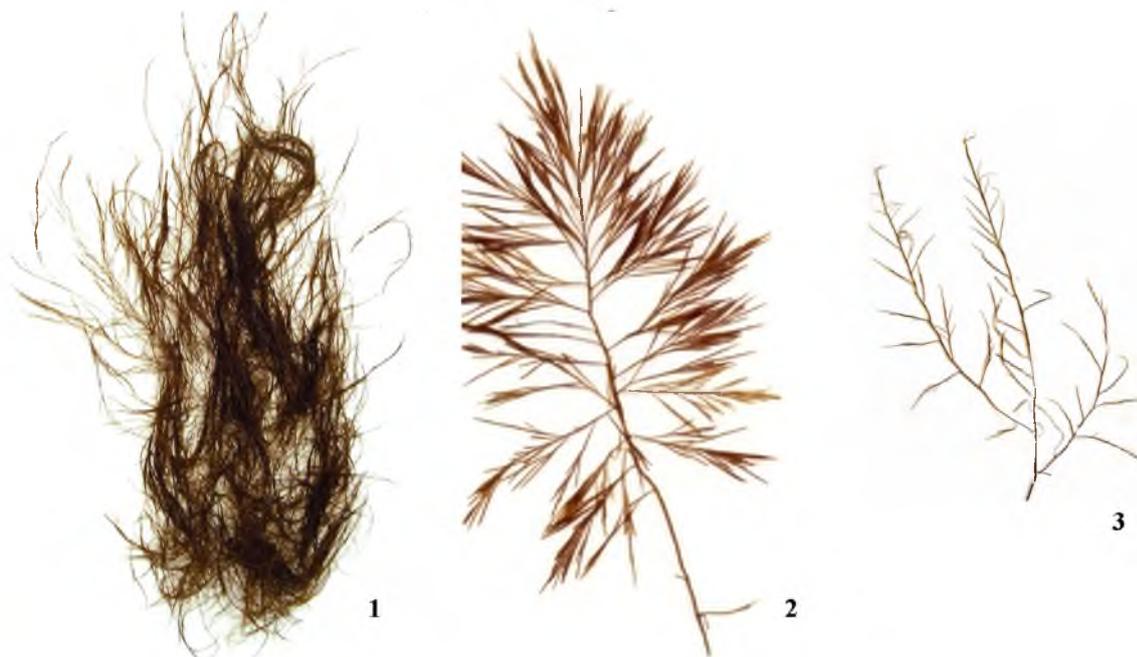
Habitat: This widely distributed species occurs in protected and semi-protected areas of the lower intertidal and in the subtidal areas up to 2–3 m deep. It usually grows among the red and laminarian algae.

Отдел Ochrophyta – Бурые водоросли

Порядок Desmarestiales Setchell *et* Gardner
Семейство Desmarestiaceae (Thuret) Kjellman

Desmarestia intermedia Postels *et* Ruprecht

Postels & Ruprecht, 1840: 13.



Подписи к рисункам

1. Фрагмент куста *Desmarestia intermedia*. 2. Расправленная ветвь зрелого растения. 3. Молодая растущая ветвь с адвентивными ветвями.

Бурые, жесткие, разветвленные кусты до 1 м длины, часто образующие спутанные клубки. К субстрату прикрепляются конусовидной подошвой. Главная ось короткая, от нее отходят многочисленные, длинные, многократно попеременно разветвленные боковые ветви. Основной и боковые побеги у основания вальковатые, до 2 мм толщиной. Ветви последних порядков длинные, уплощенные с острой верхушкой. Они бывают одиночными или в пучках по 2–3, когда дают дополнительные пазушные ветви. При этом дополнительные ветви в пучке всегда короче основной веточки. Веточки последнего, а иногда и предпоследнего порядков, могут нести редкие, одно- или двусторонние, короткие шиловидные или зубчатые отростки до 2 мм длины, прямые или слегка загиуты в сторону ветви. Размножение осуществляется с помощью одногнездных спорангиев, которые развиваются по всему слоевищу среди клеток коры и погружены под их поверхность.

Широко распространен в сублиторали на глубинах 1–15 м на полуприбойных участках побережья. Самостоятельных зарослей не образует, встречается единичными кустами на галечно-валунном и скалистом грунтах.

Description: Thalli are brown, coarse, up to 1 m tall, multiply alternately branched, attached by a conical holdfast. The main axis is short, up to 2 mm wide. Lateral branches are up to 2 mm wide, cylindrical to slightly flattened. Reproduction is by unilocular sporangia that develop on the whole thallus between the cortical cells and underlie beneath them.

Habitat: This perennial species is found in semi-protected subtidal areas (1–15 m), occurring as single bushy plants on stones, pebbles and rocks. It does not form dense cover on the substrate.

Pylaiella littoralis (Linnaeus) Kjellman

Kjellman, 1872: 99.

Базионим: *Conferva littoralis* Linnaeus, 1753: 1165.



Мягкие, слизистые оливково-бурые или рыжеватые кустики до 10 см высоты, часто образующие скрученные пряди. Ветвление двустороннее, попеременное или супротивное. Боковые ветви отходят под острым углом. Толщина последующих ветвей изменяется слабо. Конечные веточки короткие, густые. Клетки, несущие ветви, слегка деформированы. У основания слоевища они 27×31 мкм и более, у боковых ветвей – $13-27 \times 18-23$ мкм, у терминальных – $9-14 \times 12-14$ мкм.

Апикальные клетки терминальных ветвей иногда

сильно вытянуты, обычно их длина равна или меньше ширины. Хроматофоры дисковидные. Одногнездные спорангии $18-36$ мкм в поперечнике, с толстыми оболочками, собраны в длинные интеркалярные цепочки по 2–25 штук и более в каждом из серии. В период массового размножения длинные цепочки одногнездных спорангиев часто включают по 2–4 вегетативные клетки, которые позже становятся генеративными. Иногда цепочки целиком или частично становятся двурядными. Многогнездные спорангии и гаметангии имеют вид терминальных или интеркалярных, простых, реже разветвленных длинно-цилиндрических стручков $63-205 \times 18-31$ мкм с очень мелкими гнездами.

Встречается часто, растет на жестких грунтах в литоральной и сублиторальной зонах шельфа. Предпочитает полузащищенные места обитания. Эфемер.

Подписи к рисункам

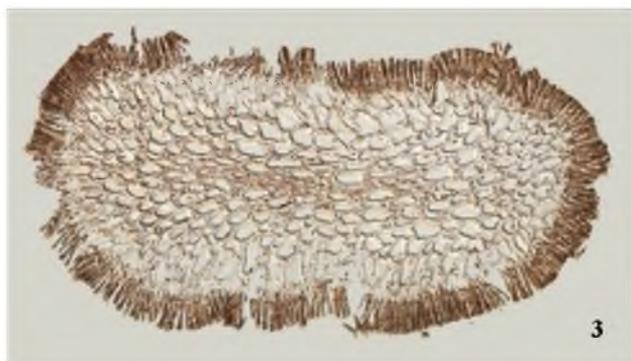
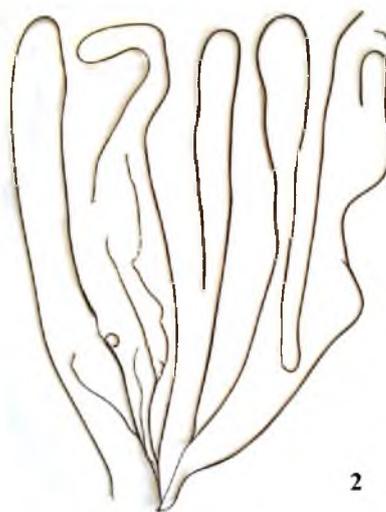
1. Растение *Pylaiella littoralis* из естественной среды. 2. Внешний вид гербарного образца.

Description: Thalli are densely tufted, soft, feeble, mucilaginous, olive-brown or reddish-brown, up to 10 cm high, with interlaced filaments. Laterals arise at an acute angle, branching is bilateral, orderly or disorderly opposite. Terminal laterals are short and dense. The supporting cells of the branches are slightly deformed, 27×31 μm or larger in basal portion of the thallus, $13-27 \times 18-23$ μm in the lateral branches and $9-14 \times 12-14$ μm in the terminal branches. Occasionally, apical cells of the terminal branches are much extended. Phaeoplasts are discoidal. Unilocular sporangia are $18-36$ μm in diameter, with thick walls, aggregated as long intercalary chains bearing 2-25 sporangia. Plurilocular sporangia and gametangia are long ($63-205 \times 18-31$ μm), awl-shaped.

Habitat: This ephemeral species is widely distributed, occurring in the low intertidal and subtidal areas, preferentially growing on hard substrate in semi-protected habitats.

Chordaria okhotskensis N. Klochkova et Kim

In: T. Klochkova et al., 2012b: 8.



Разветвленные, плотные, слизистые на ощупь, уплощенные шнуровидные растения 9–30 см высоты, темно-коричневого цвета, с блестящей поверхностью. Ветвление слоевища очень редкое, при этом ветви второго порядка или очень короткие, зачаточные или же отсутствуют. Боковые ветви отходят под острым углом. В образующейся дихотомии главная ось и боковые ветви становятся неразличимыми. Прикрепляется небольшой дисковидной подошвой. Центральная часть пучка

ложнотканевая, состоит из крупных, вытянутых толстостенных клеток 10–26 мкм ширины и 35–70 мкм длины. Длина клеток в среднем больше их ширины в 3–3,5 раза. Ассимиляционные нити коры состоят из 4–5 клеток, терминальные клетки крупнее остальных. Одногнездные спорангии яйцевидной формы, 35–61 мкм длины, расположены на удалении друг от друга, по 20–25 спорангиев на одном поперечном срезе.

Встречается часто, в сублиторальной зоне шельфа на каменистых и глыбово-валунных грунтах. Образует отдельные густые куртины.

Подписи к рисункам

1. Заросли *Chordaria okhotskensis* под водой. 2. Расправленное свежее растение. 3. Поперечный срез уплощенного слоевища, являющегося характерной особенностью данного вида.

Description: Thalli are up to 9–30 cm tall, flattened overall, elastic, slightly slimy, medium to dark brown in color, with shiny surface, attached by a small discoidal holdfast. Erect axes are simple, unbranched or with very few branches, generally issued as long dichotomies of the main axis and borne at acute angle. Axes are composed of medullar filaments and pigmented cortical assimilatory filaments. Medullar cells are large (10–26 µm wide and 35–70 µm long), elongate (3–3.5 times longer than wide), with relatively thick cell wall. Assimilatory filaments are 4-5 celled, terminating in a slightly enlarged cell. Unilocular sporangia are 35-61 µm in length, distributed sparsely (20–25 sporangia in one cross-section).

Habitat: This species is common in the subtidal areas on stony substrates, forming dense tufts.

Coilodesme bulligera Strömfelt

Strömfelt, 1886: 47.



Тонкостенные мешочки светло-бурого или оливкового цвета до 8–15 см длины и 2,4–4 см ширины в самой широкой средней части. Основание слоевища вытянуто-клиновидное или округло-клиновидное, переходящее в от-

четливо выраженный почти нитевидный стебелек. Поверхность неровная, неравномерно вздутая. Верхушка цельная или разделенная надвое, часто надорванная. Прикрепляется небольшой, едва оформленной подошвой. После формирования сорусов спорангиев у них появляются небольшие, хорошо заметные пятна, до 2–3 мм в поперечнике. Стенки слоевища образованы несколькими слоями сердцевинных клеток, покрытых снаружи слоем коры. Ее формируют короткие антиклинальные нити, состоящие из 3–4 клеток. Спорангии яйцевидные или широкоовальные, окружающие их коровые ассимиляционные нити короче спорангиев, поэтому последние выступают наружу.

Произрастает в полуприбойных и защищенных от волнения участках литорали, обычно в кутовых частях бухт, на каменистых и скалистых грунтах. Скоплений не образует. Обычно представлен одиночными растениями.

Подписи к рисункам

1. Гербарный образец *Coilodesme bulligera* (по: Н. Клочкова и др., 2009а). 2. Свежесобранные растения из Тауйской губы. 3. *C. bulligera* под водой среди зеленых водорослей.

Description: Thallus is a thin-walled, light brown or olive sac, up to 8–15 cm tall and 2.4–4 cm wide in the broadest central part, with extended sphenoid or spherical-sphenoid base tapering to a short and almost hair-like stipe and inconspicuous discoidal holdfast. The surface of blade is unequally inflated and not smooth. The tip of blade is entire or cleaved into two parts, often lacerated. Medulla is formed by several layers of colorless cells. Pigmented cortices are composed of short (3–4 cells long) anticlinal filaments. Sporangial sori develop as small visible spots up to 2–3 mm in diameter. Egg-shaped or broad oval sporangia are surrounded by short assimilative filaments and, therefore, visible in surface view of the blade.

Habitat: This species is found in protected or semi-protected intertidal habitats, occurring on stony and rocky substrates. It does not form dense cover on the substrate and is usually found as single plants.

Coilodesme cystoseirae (Ruprecht) Setchell et Gardner

Setchell & Gardner, 1903: 241.

Базионим: *Asperococcus cystoseirae* Ruprecht, 1850.



Подписи к рисункам

1–3. Разновозрастные растения *Coilodesme cystoseirae*, эпифитирующие на *Stephanocystis crassipes*.

Нежные, тонкостенные мешочки, светло-бурого или оливкового цвета, до 12–20 см длины и 1–2 см ширины, с небольшой дисковидной подошвой. Стенки слоевища состоят из крупных, овальных, бесцветных клеток 95×40 мкм в среднем. Клетки коры мелкие, до 10 мкм в поперечнике, пигментированные. Одногнездные спорангии 23–33 мкм, овальные, развиваются среди клеток коры.

Встречается преимущественно как эпифит *Stephanocystis crassipes*, густо покрывая ее боковые ветви, в особенности ветви первого порядка. В период массового развития вида биомасса эпифитной синузидии намного превосходит массу несущей их ветви. Может встречаться и на других макрофитах. Иногда этот вид встречается с другим эпифитом, *Colpomenia peregrina*.

Description: Thallus is a soft, thin-walled, light brown or olive sac, up to 12–20 cm tall and 1–2 cm wide, attached by a small discoidal holdfast. Medulla is formed by large, oval, colorless cells up to 95×40 μm in size on average. Cortical cells are small, up to 10 μm in size, pigmented. Unilocular sporangia are oval, 23–33 μm in length, developing between the cortical cells.

Habitat: This annual species is most often found epiphytically on *Stephanocystis crassipes*, densely covering its lateral branches, especially branches of the first order. It can be epiphytic on other macrophytes. Occasionally, it can be found epiphytically together with another epiphyte, *Colpomenia peregrina*.

Dictyosiphon foeniculaceus (Hudson) Greville

Greville, 1830: 56.

Базионим: *Conferva foeniculacea* Hudson, 1762: 479.



Подписи к рисункам

1. Растения *Dictyosiphon foeniculaceus* в литоральной ванне под водой. 2. Фрагмент ветви растения. 3. Фотография гербарного образца.

Нежные, светло-оливковые или темно-бурые, густо разветвленные кустики до 25 см и более длины, в нижней части с ветвями 1–4, иногда 5 порядков, до 1,5 мм ширины. Прикрепляется небольшой подошвой. Ветви первого порядка в нижней части слоевища длиннее, чем в верхней. Клетки центральной части слоевища длинно-цилиндрические, их длина в 17 и более раз превышает ширину, достигающую 50 и более мкм. К периферии клетки становятся изодиаметрическими, их размеры уменьшаются до 36×17 мкм. Кора образована плотным слоем мелких клеток неправильной формы, до 10 мкм в размере. Одногнездные спорангии округлые, 60 мкм в поперечнике в среднем, развиваются среди клеток коры.

Растет в полузащищенных участках нижнего горизонта литорали и в sublittoralной кайме на валунных, скалистых, каменистых с заилением грунтах, часто как эпифит.

Description: Thalli are tender, light-olive or dark-brown, heavily branched, up to 25 cm tall or larger, attached by a small holdfast. In the lower portion of thallus, the lateral branches are longer than in its upper portion. The medullar cells are long-cylindrical (up to 50 μm long) and their length is 17 times bigger than their width. The medullar cells become isodiametric towards the periphery of thallus and their dimensions decrease to $36 \times 17 \mu\text{m}$ in size. The cortex is formed by a dense layer of small shapeless cells up to 10 μm in size. Unilocular sporangia are spherical, 60 μm in diameter on average, develop between the cortical cells.

Habitat: This species occurs in semi-protected habitats of the lower intertidal areas and in the subtidal fringe, on stones and rocks covered with silt. It often occurs epiphytically.

Elachista fucicola (Velley) Areschoug

Areschoug, 1842: 235.

Базионим: *Conferva fucicola* Velley, 1795: pl. 4.



Подписи к рисункам

1, 3. Свежесобранные растения *Elachista fucicola*, растущие на листе морской травы *Zostera* при разном увеличении. 2. Внешний вид гербарного образца.

Плотные, слизистые, полусферические пучки тесно сомкнутых, не срастающихся разветвленных нитей 0,5–0,8 см высоты с плотной центральной частью, около 1,2 мм в поперечнике, зеленовато-бурого или светло-коричневого цвета. В их центральной части радиально расходящиеся нити плотно сближены, дихотомически разветвлены, образованы крупными бесцветными овальными клетками. К периферии они становятся более рыхлыми, обильно ветвятся и распадаются на пучочки, состоящие из двух типов нитей. Одни из них короткие, имеют ограниченный рост и выполняют функцию парафиз, другие – длинные с неограниченным ростом и ассимиляционной функцией. Клетки ассимиляционных нитей 11–15 мкм ширины, равномерно или односторонне раздутые, заметно уменьшаются от основания к периферии пучка, часто заканчиваются настоящим волоском. Одногнездные спорангии овально-клиновидные, многогнездные – цилиндрические, с мелкими, расположенными в один ряд гнездами.

Пронзрастает в сублиторали в условиях разной прибойности в качестве эпифита на различных видах водорослей. Эфемер.

Description: Thalli are filamentous, densely tufted, dichotomously branched, mucilaginous, 0.5–0.8 cm tall, greenish-brown or light brown. Unilocular and plurilocular sporangia are oval-sphenoid and cylindrical in shape, respectively.

Habitat: This ephemeral species is found epiphytically in the subtidal areas.

Melanosiphon intestinalis (De Saunders) Wynne

Wynne, 1969: 45.

Базионим: *Myelophycus intestinalis* De Saunders, 1901: 420.



Слоевище в виде полых оливковых или бурых трубок, 2–5 см высоты и 1,5–2,5 мм толщины в наиболее толстой средней части. Вершина зауженная, основание суживается почти до волосовидной толщины. Прикрепляется маленькой дисковидной подошвой. Обычно растет пучками, по несколько десятков слоевищ. Клетки, окружающие внутреннюю полость, собраны в нити, которые располагаются рыхло, образуя 3–5 слоев и по направлению к периферии становятся более мелкоячеистыми. От сердцевинных нитей антиклинально отходят ассимиляционные нити, образующие коровую обертку. Они располагаются

достаточно рыхло и состоят из 6–7 клеток. Размножение осуществляется с помощью одногнездных спорангиев.

Растет в литоральной зоне, предпочитая верхние горизонты и участки со скалистым грунтом. Является короткоживущим эфемером с постоянным обновлением генераций в течение лета.

Подписи к рисункам

1, 3. Растения *Melanosiphon intestinalis*, растущие в литоральной зоне во время отлива. 2. Пучок свежесобранных фертильных растений.

Description: Thalli are olive or brown in color hollow tubular fronds up to 2–5 cm tall and 1.5–2.5 mm wide in the thickest middle part, attached by a small disc, growing in clusters. The apical portion of fronds is narrowed and the basal portion is almost hair-like. Reproduction is by unilocular sporangia.

Habitat: This ephemeral species has short life-cycle with repeated renewal of generations during summer season. It grows in the upper intertidal areas on rocky substrate.

Семейство Ectocarpaceae C. Agardh

Ectocarpus siliculosus (Dillwyn) Lyngbye

Lyngbye, 1819: 131.

Базионим: *Conferva siliculosa* Dillwyn, 1809: 69.



Подписи к рисункам

1. Заросли *Ectocarpus siliculosus* на листе морской травы *Zostera*. 2. Внешний вид гербарного образца.

Мягкие, спутанные или скрученные у основания бурые кустики до 10 см высоты, образованы однорядными, разветвленными нитями. Прикрепляются короткими ризоидами. Ветвление боковое, поочередное или неправильно дихотомическое. Ветви длинные, плетевидные, постепенно меняют свою толщину у каждого следующего порядка ветвления. Апикальные клетки ветвей вытянутые, слегка раздутые на внешнем конце, или имеющие вид ложного волоска. Иногда они заканчиваются многогнездными стручковидными спорангиями или гаметангиями веретеновидной формы. Клетки нитей цилиндрические или слабо раздутые, их длина превышает ширину в 1,5–2,5 раза или равна ей. Толщина главной оси 45–50 мкм, боковых ветвей – 18–40 мкм, терминальных – 7–9 мкм. Хроматофоры в виде лент или перфорированных пластин. Зооидангии и спорангии стручковидные. Молодые стручки 50–120 × 13–27 мкм, сидячие или с короткой одно- или двухклеточной ножкой, состоят из 1–3 рядов гнезд. Зрелые стручки более крупные и раздутые, образуются 4–5 рядами гнезд, развиваются на верхушках боковых ветвей или на их боковой поверхности.

Произрастает в средней и нижней литорали, сублиторали до глубины 1–2 м на жестких грунтах и водорослях. Предпочитает полузащищенные участки.

Description: Thalli are densely tufted, soft, up to 10 cm high, brown, attached by short rhizoids. Laterals are uniseriate, long, orderly or disorderly dichotomous, tapering to long pseudo-hairs. Cells are cylindrical or slightly swollen, 1.5–2.5 times in L/W. Central axis is 45–50 μm thick, laterals are 18–40 μm thick and terminal cells are 7–9 μm thick. Phaeoplasts are ribbon-like or perforated blade-like. Sporangia and zooidangia are awl-shaped, 50–120 × 13–27 μm or larger, sessile or pedicellate.

Habitat: This species occurs in the middle and low intertidal and subtidal (1–2 m) areas, epilithically or epiphytically, preferentially growing on hard substrate in semi-protected habitats.

Семейство Scytosiphonaceae Farlow

Petalonia fascia (Müller) Kuntze

Kuntze, 1898: 419.

Базионим: *Fucus fascia* Müller, 1778: 7.



Пленчатые, оливковые или бурые, слегка волнистые по краям, клиновидно-суженные у основания, шероховатые на ощупь пластины, 3–12 см длины, 0,5–3 см ширины, 120–200 мкм толщины, прикрепляются маленькой дисковидной подошвой. Внутренняя часть слоевища образована 2–3 слоями крупных тонкостенных клеток, которые образуют псевдоаренхиму. Кора однослойная, образована густо пигментированными клетками 7–10 мкм в поперечнике. Многогнездные спорангии длинно-цилиндрические, 30×7 мкм в среднем, собраны в обширные сорусы, развиваются на коровых клетках, среди редких парафиз и волосков, образуя обширные сорусы на поверхности пластины.

Широко распространенный в средней и нижней литорали вид. В сублиторали встречается до глубины 1–1,5 м. Предпочитает защищенные места с каменисто-песчаным грунтом.

Подписи к рисункам

1, 3. Куртинки зрелых растений *Petalonia fascia* в природной среде во время отлива. 2. Гербарные образцы.

Description: Thallus is membranous, olive or brown, reaching 3–12 cm long, 0.5–3 cm wide and 120–200 µm thick, attached by a small disc. The basal part of blade is narrow-sphenoid; margins are slightly wavy and surface is rough. The medullar part of blade is pseudoparenchymatous, composed of 2–3 layers of large thick-walled cells. Cortex is mono-layered, composed of densely pigmented cells up to 4–10 µm in diameter. Plurilocular sporangia are long-cylindrical, 30 × 7 µm in size on average, developing on the cortex cells between occasional paraphyses and hairs and forming large sori.

Habitat: This species is widely distributed in the middle and lower intertidal and subtidal areas at depths of 1–1.5 m, preferentially growing in protected habitats on a substrate made with rocks and sand.

Petalonia zosterifolia (Reinke) Kuntze

Kuntze, 1898: 419.

Базионим: *Phyllitis zosterifolia* Reinke, 1889: 61.



Подписи к рисункам

1. Куртинки зрелых растений *Petalonia zosterifolia* в природной среде во время отлива. 2. Гербарные образцы (по: Н. Клочкова и др., 2009а).

Нежные, оливковые или буро-оливковые пластины 5–15 см длины, 0,5–1,5 см ширины, 80–150 мкм толщины, клиновидно суженные у основания, прикрепляются маленькой дисковидной подошвой. Узкие пластинки бывают слегка скрученные и изогнутые из-за неравномерного маргинального роста. Внутренняя часть пластины дифференцирована на кору и псевдопаренхимную сердцевину, состоящую из 5–7 слоев удлиненных клеток, постепенно уменьшающихся к периферии слоевища. Среди клеток коры встречаются очень тонкие ризоидообразные нити. На поверхности слоевища могут встречаться волоски. Кора однорядная, образована густо пигментированными клетками 6–8 мкм в поперечнике. Многогнездные спорангии образуются от клеток коры.

Растет небольшими куртинками в нижнем горизонте литорали и до глубины 2 м на скальном или валунном грунте в местах умеренной и повышенной прибойности.

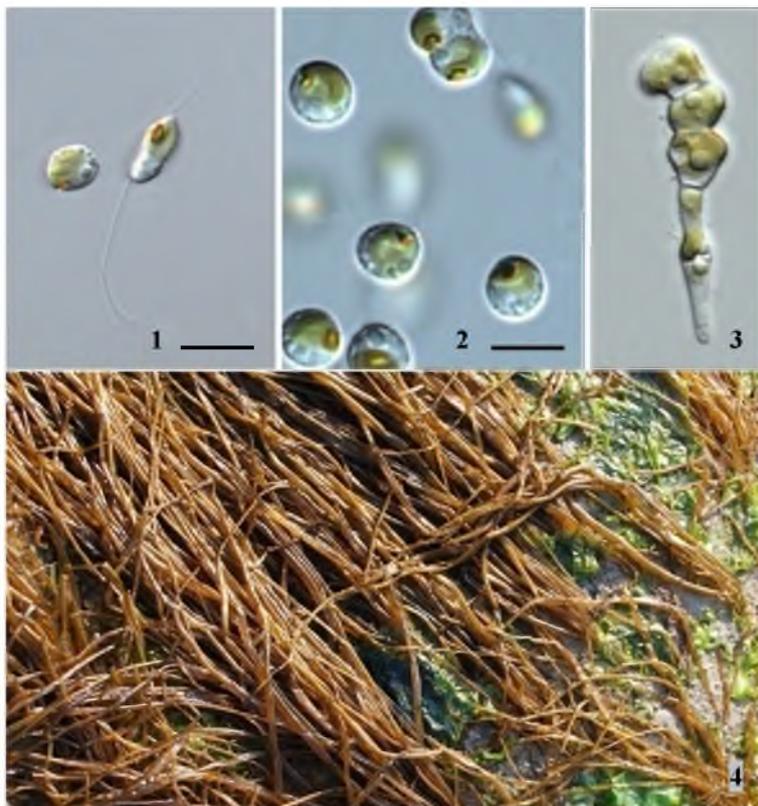
Description: Thallus is soft, olive or olive-brown, reaching 5–15 cm long, 0.5–1.5 cm wide and 80–150 μm thick, attached by a small disc. The basal part of blade is narrow-sphenoid; narrow blades can be slightly twisted and curved because of unequal marginal growth. The medullar part of blade is pseudoparenchymatous, composed of 5–7 layers of elongated cells that decrease in size towards the periphery. Cortex is mono-layered, composed of densely pigmented cells up to 6–8 μm in diameter. Very thin rhizoid-like filaments are found between the cortical cells. The thallus also has colorless hairs on its surface. Plurilocular sporangia develop from the cortical cells.

Habitat: This species is found in the lower intertidal areas and up to 2 m deep, occurring on stony or rocky substrates in places with moderate or strong surf.

Scytosiphon lomentaria (Lyngbye) Link

Link, 1833: 232.

Базионим: *Chorda lomentaria* Lyngbye, 1819: 74.



Растения представляют собой светло- или темно-бурые трубки до 25–40 см длины, 2–7 мм ширины, с небольшой подошвой. У мужских и женских гаметофитов края трубок ровные, но после периода массового формирования и выброса гамет у этих же растений формируются поперечные перетяжки. После этого все растения становятся «бесплодными». Внутренняя полость растений окружена несколькими слоями крупноклеточных нитей, к наружной поверхности которых размеры клеток уменьшаются. Кора однослойная, с многочисленными волосками. Парафизы многочисленные, одноклеточные, длинные, булавовидные, раздутые у верхушки. Гаметы и споры имеют одинаковую морфологию, но у женских гамет хорошо различим специфический запах особого полового

феромона. Мужские и женские гаметы обладают способностью к партеногенетическому прорастанию и формированию растений типичной морфологии.

Широко распространенный вид на литорали и в сублиторали до глубины 2 м. Растет плотными пучками, образованными разноразмерными растениями, отходящими от одной общей подошвы. Хорошо переносит опреснение.

Подписи к рисункам

1. Двухжгутиковая женская гамета *Scytosiphon lomentaria*. 2. Осевшие на субстрат мужские и женские гаметы. 3. Микроскопическое женское растение, сформировавшееся на 3 день после партеногенетического прорастания гаметы. 4. Взрослые растения *S. lomentaria*, произрастающие на скалистом субстрате. (1, 2. Масштаб: 10 мкм).

Description: Thallus is light or dark brown, unbranched tube, up to 25–40 cm long and 2–7 mm wide, attached by a small discoidal holdfast. Male and female gametophytes have straight margins of the tubes; however after the period of gamete maturation and release same thalli develop constrictions at more or less regular intervals. The formation of constrictions occurs when the seawater temperature increases. The plants with constrictions are considered as asexual. Male and female gametes and asexual spores are morphologically identical; however female gametes are recognizable by a specific pheromone odor. Male and female gametes are capable of parthenogenetic germination. Thalli have multiple colorless hairs on their surfaces. Paraphyses are numerous, unicellular, long, narrower at the distal end, with swollen tips.

Habitat: This species is widely distributed in the lower intertidal and subtidal areas (up to 2 m), occurring on stony or rocky substrates and growing in clusters from a single discoidal holdfast. It is well adapted to desalination.

Scytosiphon dotyi Wynne

Wynne, 1969: 34.



Подписи к рисункам

1. Заросли *Scytosiphon dotyi* в литоральной ванне. 2. Свежесобранная куртинка.

Слоевище имеет вид тонкостенных, не имеющих перетяжек, слабоскрученных по всей длине, многослойных трубок, 4–12 см длины и 2–3 мм ширины. Цвет растений оливково-бурый, светло- или темно-бурый. Прикрепляется к субстрату небольшой подошвой. Стенки слоевища образуют 3–4 слоя переклиально-вытянутых нитей, с крупными, уменьшающимися к наружной поверхности слоевища клетками. Кора, покрывающая растение, однослойная. У зрелых растений от клеток коры отходят однорядные многогнездные спорангии, которые формируют плотный слой, покрывающий фертильную часть слоевища. При этом парафизы в сорусах спорангиев, обычные для других видов рода *Scytosiphon*, у данного вида отсутствуют.

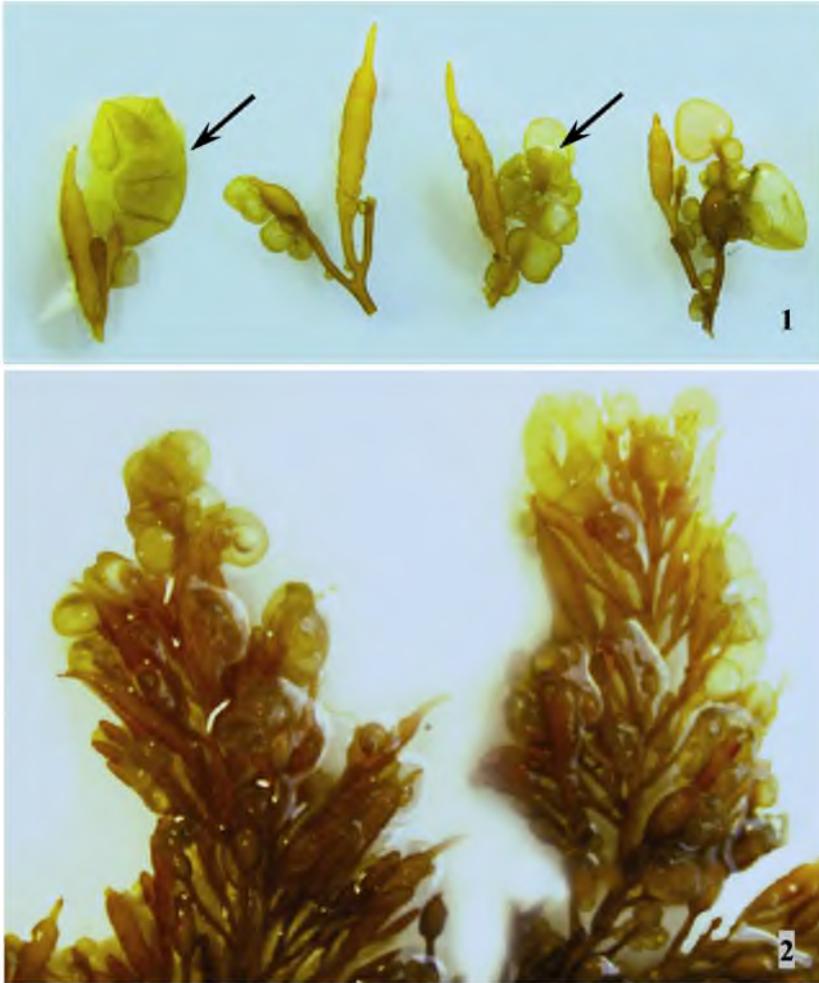
Растет отдельными куртинками в верхнем, реже среднем горизонтах литорали и в сублиторальной кайме у скалистых валунных мысов в местах с признаками заиления. Предпочитает слабоприбойные или защищенные от прямого удара волны участки побережья.

Description: Thallus is olive-brown, light or dark brown, unbranched thin-walled tube, without constrictions, up to 4–12 cm long and 2–3 mm wide, slightly twisted on the entire length, attached by a small discoidal holdfast. The medullar part is composed of 3–4 layers of periclinal-elongated filaments made with large cells that decrease in size towards the periphery. Cortex is mono-layered. A single row of plurilocular sporangia develop from the cortical cells, forming a dense layer covering the fertile part of the thallus. Paraphyses are absent.

Habitat: This species is found more often in upper intertidal areas and less often in middle intertidal areas and subtidal fringe. It grows in clusters on stony or rocky substrates covered with silt, preferentially in protected habitats with weak surf.

Colpomenia peregrina Sauvageau

Sauvageau, 1927: 321.



Кожистые, бурые, желто-коричневые, тонкостенные, полые шары до 2–6 см в поперечнике, достаточно хрупкие, легко лопаются и разрываются. Стенки образваны 2–3 слоями крупинных бесцветных клеток и однослойной корой, состоящей из округлых и угловатых клеток до 4–7 мкм в поперечнике. Парафизы многочисленные, в среднем 10–16 мкм длины, булабовидные, одноклеточные. Спорангии до 33 мкм длины, собраны в сорусы. Пучки волосков развиваются от клеток внутренней части слоевища, подстилающих кору.

Обычный, часто встречающийся вид. Растет на жестких грунтах в полуприбойных и защищенных от волнения участках нижней литорали. Очень часто встречается как эпифит на *Stephanocystis crassipes*.

Подписи к рисункам

1, 2. Тонкостенные пузыри *Colpomenia peregrina*, развивающиеся на терминальных веточках, рецептакулах и плавательных пузырях *Stephanocystis crassipes*.

Description: Thallus is brown or yellow-brown, globular, reaching 2–6 cm in diameter. The thin-walled hollow sac tears easily. Medulla is composed of 2–3 layers of large colorless cells. Cortex is monolayered, composed of spherical and angular cells up to 4–7 μm in diameter. Paraphyses are numerous, unicellular, 10–16 μm long on average, narrower at the distal end. Sporangia are up to 33 μm long, form sori. The thallus also has colorless hairs on its surface that develop from the cells located beneath the cortex.

Habitat: This annual species is commonly found in the lower intertidal areas in protected or semi-protected habitats, occurring on hard substrate. It is most often found epiphytically on *Stephanocystis crassipes*, densely covering its terminal branches, receptacles and air-filled bladders (pneumatocysts).

Порядок Fucales Bory de Saint-Vincent
Семейство Fucaceae Adanson

Fucus evanescens C. Agardh

C. Agardh, 1820: 92.



Подписи к рисункам

1. Фертильное растение *Fucus evanescens* на литорали во время отлива. 2. Молодое стерильное растение на литорали. 3. Свежесобранный стерильный образец.

Дихотомически разветвленные оливково-бурые или бурые уплощенные кустики до 20–25 см высоты. Прикрепляются небольшой дисковидной подошвой. Ветви линейные, уплощенные, вальковатые у основания, с центральной вздутой жилкой. По мере созревания на вершинах ветвей формируются хрящеватые полые вздутия – рецептакулы, покрытые скафидиями, в которых среди многочисленных длинных парафиз развиваются органы размножения – антеридии и оогонии.

Один из наиболее распространенных видов флоры. Встречается на скальных, валунных, галечных и каменисто-песчаных грунтах на глубинах до 7–8 м. Наиболее предпочитает средний и нижний горизонты литорали, где может формировать локальные скопления и узкие пояса.

Description: Thallus is up to 20–25 cm tall, olive-brown or brown, attached by a small discoidal holdfast. Strap-like blades are with prominent central midribs, dichotomously branched, flattened when sterile and swollen at reproductive maturity when receptacles develop.

Habitat: This perennial species is one of the most common and widely distributed and is found at depths of 7–8 m. It preferentially grows in the middle and low intertidal areas, forming local assemblages and narrow seaweed beds.

Stephanocystis crassipes (Mertens ex Turner)
Draisma, Ballesteros, Rousseau et Thibaut

Draisma *et al.*, 2010a: 1340.

Базионим: *Fucus crassipes* Mertens ex Turner, 1809: 154.

Синоним: *Cystoseira crassipes* (Mertens ex Turner) C. Agardh, 1821: 69.



Крупные, сложно густоразветвленные кусты до 3–3,5 м длины. Прикрепляются большой дискоидной подошвой, конусообразно отходящей от стволика. Стволик и ветви первых порядков очень грубые, темные, почти черные. Ветви последующих порядков, по мере ветвления, светлеют до оливкового, желто-коричневого цвета. Филлоиды образуются преимущественно в нижней и средней частях слоевища, имеют вид вытянутых, ланцетовидных жестких пластин. Пузыри овально-сдавленные или округлые, одиночные или расположены в цепочках по 2, редко 3 штуки, образуются на веточках последних порядков.

Один из наиболее массовых и распространенных видов. Встречается практически во всех биотопах нижней литорали и сублиторали. Предпочтает валунные и галечные грунты в местах с умеренной прибойностью, где может образовывать значительные скопления.

Является одним из наиболее ценных нерестовых субстратов северо-охотоморских популяций сельди.

Подписи к рисункам

1. Взрослое многолетнее растение *Stephanocystis crassipes*. 2. Плавательные пузыри. 3. Узкий прибрежный пояс *S. crassipes*.

Description: Thallus is up to 3–3.5 m tall, profusely branched and appearing bushy, anchored by a sturdy discoidal holdfast. The stipe and lower branches are woody, dark or almost black. The terminal branches carry air-filled bladders (pneumatocysts) that can be oval-compressed or spherical in shape, single or paired, terminating in a small pointing projection.

Habitat: This perennial species is one of the most abundant and widely distributed, occurring in the low intertidal and subtidal areas. It is one of the most valuable substrates for the spawning of herring's populations from the north of the Sea of Okhotsk.

Порядок Laminariales Migula
Семейство Chordaceae Dumortier

Chorda asiatica Sasaki et Kawai

Sasaki & Kawai, 2007: 18, 19.



Упругие, скользкие, неразветвленные, суживающиеся у основания и вершины шнуры до 70 см высоты и 3–3,5 мм толщины, бурого или темно-оливкового цвета, с небольшой подошвой. Зрелые растения имеют полость, заполненную студенистым веществом. Стенки полого слоевища образованы крупными толстостенными клетками до 110 мкм шириной. Внутреннюю поверхность стенки выстилают тонкие нити, наружную – клетки меристодермы. От них отходят булавовидные парафизы 14–22 × 56–60 мкм, образующие плотный слой, между ними располагаются одногнездные спорангии.

Растет в сублиторальной зоне, предпочитает полузащищенные участки с мелкогалунными и галечно-песчаными грунтами. Может прикрепляться к небольшим камням или мелким валунам. Растет отдельными куртинками. Больших скоплений и зарослей не образует, встречается достаточно часто.

Подписи к рисункам

1. Пучок свежесобранных растений *Chorda asiatica*. 2. Увеличенные фрагменты слоевищ. 3. Береговые выбросы *C. asiatica* на мелкогалечном пляже (по: Н. Клочкова и др., 2009а).

Description: Thallus is elastic, slippery, unbranched, cylindrical, whiplike, reaching up to 70 cm tall and 3–3.5 mm thick, brown or dark olive in color, tapering to a tiny discoidal holdfast. Mature plants have cavity inside their thalli filled with jelly-like substance. Thalli are composed of medullar filaments made with large cells (up to 110 µm in size) with thick walls and pigmented cortical assimilatory filaments. Paraphyses are 14–22 × 56–60 µm in size, narrower at the distal end, forming a dense layer. Unilocular sporangia are located among paraphyses.

Habitat: This species is common, but it does not form dense cover on the substrate. It occurs in the subtidal areas, preferentially growing on cobbles and pebbles in semi-protected habitats.

Laminaria appressirhiza Petrov et Vozzhinskaja

Петров & Возжинская, 1970: 82.



но-оливкового, бурого или рыжевато-коричневого цвета, округлая или овальная, до 1 м длины, 1 или более м ширины. Молодые пластины цельные, более или менее вогнутые. По мере роста их свернутость увеличивается и формируется воронкообразное основание. Далее происходит продольное рассечение пластины на линейные лопасти 3–5 см ширины. Количество лопастей достигает 15–30 штук. В результате пластина имеет вид розетки с расходящимися в радиальном направлении лопастями. Спороносная ткань развивается с конца июля по сентябрь, только на одной стороне пластины. У слегка подсушенных растений и гербарных образцов лопасти пластины сворачиваются в трубки.

Широко распространенный вид. Формирует небольшие скопления или узкие пояса, преимущественно в нижнем горизонте сублиторали на скальных, глыбовых и глыбово-валунных грунтах на глубинах 5–15(18) м в условиях сильной и умеренной прибойности. Максимальная биомасса вида достигает 7–9 кг/м².

Подписи к рисункам

1. Зрелое растение *Laminaria appressirhiza*. 2. Подсушенное растение со свернутыми лопастями.

Description: Thallus of this dark-olive, brown or reddish-brown kelp has an elastic, cartilaginous, cylindrical stipe up to 15-30 cm long, branched haptera and split blade, which is nearly as wide as long (1 m). Old blades can have 15-30 straps of 3-5 cm at width. The lamellar part of thallus often looks like a rosette with straplike blades spreading radially. Holdfast most often originates from the stipes at almost right angle. Sporangial sori develop more often on one side of the blade in its lower part in late July-September. In partially and completely dried adult plants, the margins of straps are almost always rolled into a tube.

Habitat: This perennial kelp is widely distributed in the Sea of Okhotsk, growing on rocks and stones at depths of 5–15(18) m in places with moderate or strong surf. The maximum biomass is 7–9 kg per 1 m².

Laminaria gurjanovae A. Zinova

А. Зинова, 1964: 125 (без рис.), А. Зинова, 1969: 66 (рис.).



Подписи к рисункам

1-3. Разновозрастные растения *Laminaria gurjanovae*. 1. Трехлетнее растение с сорусами спорангиев, расположенными в верхней половине пластины (стрелка). 2. Плотная ремневидная нижняя часть пластин растений после второй зимовки. 3. Сеголетние растения. 4. Ризоиды многолетнего растения с характерными мутовками на черешке (стрелка).

Ризоиды разветвляющиеся, относительно тонкие, жесткие и довольно длинные, густо оплетающие субстрат, как правило, светлее стволика. У наиболее зрелых растений в средней части черешка формируется достаточно развитая дополнительная мутовка ризоидов, хотя случаев ее прикрепления к субстрату зафиксировано не было. Черешок цилиндрический, со слегка утолщенной средней частью, длиной до 45 см. У зрелых спорофитов в зоне перехода черешка в пластину хорошо выражено треугольное темное расширение, а в средней части черешка – 2–3 узловидных утолщения. Пластина у растений всех возрастов имеет характерный узкоклинновидный профиль, который определяется очень зауженной, ремневидной нижней частью.

В изученном нами материале *L. gurjanovae* отчетливо выделялись 4 возрастные группы. Возраст 0+ – молодые спорофиты-сеголетки, с просвечивающей, тонкой, нежной, пленчатой, утолщающейся к основанию пластиной, до 2 м длины. Основание пластины

округло-клиновидное или округлое. Цвет желто-коричневый, темнеющий к основанию. От основания пластины проходит два ряда симметричных округлых булей, занимающих ее центральную часть. У более молодых спорофитов нижняя часть пластины клиновидная и по мере развития растения превращается в узкое, ремневидное оттянутое основание, и були на нем постепенно исчезают. Черешок мягкий, желто-коричневый, цилиндрический, слегка суживающийся к основанию и вершине. Ризоиды светлые, желтоватые, образуют одну мутовку.

Возраст 1+ – перезимовавшие спорофиты. Общая форма пластины сильно вытянутая, узкоклинновидная. Основание округлое. Хорошо выражено деление пластины на две части: ремневидную, более плотную, гладкую с ровным краем, оливкового цвета, темнеющую к основанию (нижнюю) и более широкую, тонкую, с волнистым краем и слабовыраженными продольными рядами крупных булей (верхнюю). Остатки прошлогодней пластины могут сохраняться в виде «султана». Черешок более жесткий, оливковый, с утолщенной и более светлой средней частью. Ризоиды желто-коричневые у основания, светлеющие по мере ветвления, образуют две мутовки. Спороносная ткань начинает развиваться от средней части пластины к верхушке и никогда не встречается в нижней удлинненно-ремневидной ее части.

Возраст 2+. После второй зимовки основание пластины становится округлым или широко-клиновидным. Сама пластина может достигать 3 м длины, имеет хорошо выраженную плотную ремневидную нижнюю часть темно-оливкового или бурого цвета около 1 м длины. Верхняя часть пластины довольно широкая (до 40 см), волнистая по краю. Черешок упругий, темно-коричневый, с заметно утолщенной средней частью. Ризоиды относительно толстые у основания и формируют 2–3 мутовки. Спороносная ткань развивается в центральной части пластины в виде полосы 5–7(11) см ширины.

Возраст 3+ – растения, перезимовавшие три раза. Основание пластины в месте соединения с черешком округлое. Нижняя ремневидная часть пластины довольно толстая, плотная, темно-бурая, темно-оливковая. Верхняя – волнистая, темно-коричневая, бурая, до 40–45 см ширины. Черешок темный, черно-коричневый, в средней части до 5–6,5 мм толщины и с заметными 2–3 вытянутыми вздутиями. Ризоиды сильно переплетены, отдельные мутовки могут не выделяться, но старые ризоиды даже в разветвленной части заметно темнее (коричневатые или серо-коричневатые), молодые – желто-коричневые. У отдельных растений имеется дополнительная мутовка ризоидов в средней части черешка.

Вид обнаружен только в Тауйской губе и только на одном участке, расположенном на глубинах 9–11 м в 1,5–2,5 милях от берега в междуречье рек Яна и Тауй. Этот участок характеризуется пологим дном, подвижными песчаными и мелкогалечными грунтами, широко открыт прибою. В этих достаточно неблагоприятных условиях, *L. gurjanovae* формирует заросли со средним проективным покрытием до 40–60% и средней плотностью 4–7 экз./м².

Description: Thallus of this perennial kelp has a blade reaching 2–3 m long, with a characteristic long, narrow-sphenoid thicker lower portion (up to 1 m long) and broader and thinner upper portion (up to 1–2 m long and 40–45 cm wide). Haptera are branched, lighter than the holdfast, more or less thin, rigid, long, densely covering the substrate. Old plants usually have an additional well-developed hapteral outgrowth in the middle part of the stipe, however, these additional haptera do not attach to substrate. Stipe is cylindrical, reaching 45 cm long, with slightly thickened middle portion. Sporangial tissue develops from the middle portion of blade in its central part, forming 5–7(11) cm wide stripe. Sporangial sori do not develop in the narrow-sphenoid thicker lower portion of the blade.

Habitat: This species was found only in one place in Taujskaya Bay, located 1.5–2.5 miles from the shore, at depths of 9–11 m. This coastal area is characterized by acclivous bottom and moving substrates (sand and pebbles) and is exposed to strong surf. Under these unfavorable conditions, *L. gurjanovae* formed communities with a density of 4–7 plants per 1 m², covering 40–60% of the bottom on average.

Note: The reason of using the generic name *Laminaria* instead of *Saccharina* in case of *L. gurjanovae* is explained in our publication (T. Klochkova *et al.*, 2010). Until materials displaying morphology typical for this species and collected from the type locality are sequenced, the name of the taxon should remain as *L. gurjanovae*.

Laminaria inclinatorhiza Petrov et Vozzhinskaja

Петров & Возжинская, 1970: 82.



Подписи к рисункам

1-2. Внешний вид растений *Laminaria inclinatorhiza* с разной степенью рассеченности пластин. 2. Многолетнее растение из глубоководной популяции вида в Тауйской губе. 3. Сеголетние растения. 4. Многоярусные ризоиды многолетнего растения. 5-6. Взрослое растение с сорусами спорангиев, расположенными в нижней половине пластины (5, стрелка). Очертания сорусов не совпадают (6, стрелки).

Растения типичной морфологии. Ризоиды жесткие, хрящеватые, относительно толстые, неправильно дихотомически ветвящиеся, заметно утончающиеся к концам. Зачастую ветвление начинается с половины длины ризоидов. Молодые ризоиды светлые, желто-коричневые или оливковые, старые – темно-бурые, черно-коричневые. Черешок упругий, цилиндрический, часто слегка расширенный в средней части, от 6–8 до 45 см длины и до 10–15 мм толщины, оливкового, желто-коричневого, темно-бурого цвета. Иногда в верхней трети уплощенный. Пластина молодых спорофитов и в начале линейного роста взрослых растений линейно-овальная, линейная, цельная, ровная или слабосвернутая в виде капюшона, с округлым или сердцевидным основанием, до 1 м длины. В процессе роста она увеличивается преимущественно в ширину и приобретает округлую форму. По

мере изменения формы происходит продольный разрыв пластины первоначально на 2–3 широкие лопасти, впоследствии их количество увеличивается до 10–12. Ширина лопастей колеблется от 1 до 5–8 см. Вогнутость у зрелых пластин если и наблюдается, то весьма незначительная и только в самом основании. Пластины не сворачиваются в трубки. Спороносная ткань развивается с конца июля по сентябрь, на обеих сторонах в нижней части пластины в виде обширных размытых пятен неправильной формы. Очертания пятен могут совпадать или нет.

Морфология глубоководной популяции вида в Тауйской губе. Ризоиды толстые, хрящеватые, неправильно дихотомически ветвящиеся. Черешок до 20–25 см длины, 1,5–1,7 см в диаметре, цилиндрический, хрящеватый. У взрослых растений в естественной среде черешок имеет характерную бело-фиолетовую или сиреневую, несколько флуоресцирующую окраску. При высыхании цвет изменяется на красновато-фиолетовый, флуоресцирующий эффект пропадает. Верхняя часть черешка уплощенная, слегка расширенная, выгнутая. Пластина ювенильных спорофитов округлая, овальная или яйцевидная, темно-оливкового или светло-коричневого цвета. У взрослых спорофитов пластина оливково-коричневая или бурая, округлая, слаборассеченная, капюшончатая, с округлым или сердцевидным основанием и характерным мелко-волнистым краем. Спороносная ткань начинает развиваться с обеих сторон пластины в ее основании в виде пятен неправильной формы в конце августа – начале сентября. В процессе дальнейшего развития пятна сливаются и распространяются на среднюю часть пластины. Наличие спороносной ткани отмечается уже у ювенильных спорофитов длиной около 15 см.

Массовый, широко распространенный вид, субдоминант в зарослях ламинариевых водорослей. Произрастает на глубинах 6–25 м на участках с различной степенью прибойности. Селится на каменистых грунтах, предпочитая скальные и валунные, однако успешно развивается и в поясе мягких грунтов. Иногда образует локальные моновидовые скопления биомассой до 10–12 кг/м².

Description: Typical morphology. Thallus of this kelp has a blade up to 1 m long, which is very dissected, having 2–3 or up to 10–12 straplike blades in younger and older thalli, respectively, each being 1 to 5–8 cm in width. The lacerations extend almost to the base of the blade. The blades are quite fragile and easily detachable from the stipe. Bullation is not observed at any age and the blade's margins are never rolled. The stipe is elastic, cylindrical, often slightly broadened in its middle part, from 6–8 to 45 cm long, 1–1.5 cm in diameter, olive, yellow-brown, or dark-brown in color, sometimes flattened in the upper 1/3 of its length. Holdfast is tapered, shaped like a cone in cross-section; haptera are rigid, cartilaginous, very thick, irregularly dichotomously branched, becoming narrower at the tips. Young holdfast is light yellow-brown or olive in color and old holdfast is dark-brown or black-brown. Sporangial sori develop in late July–September on both sides of the blade in its lower and middle parts as wide shapeless spots with not coincident outlines at first. Upon further development, the spots outlines more or less coincide.

Morphology of deep-water population from Taujskaya Bay. We recently reported an unusual and interesting deep-water population of *L. inclinatorhiza* from the north of the Sea of Okhotsk in Taujskaya Bay (T. Klochkova *et al.*, 2012a). In this population the blade is not very dissected and is more concave in its basal part. The haptera are thick, light olive or olive in color. The holdfast is tapered, shaped like a cone in cross-section. A characteristic ring of small hapteral outgrowths of bright lilac-violet color develop at the top of the holdfast. With further growth, the bright lilac-violet color gradually turns into red-violet. In young plants, the stipe is violet in color. In old blades, the stipe is cylindrical, thick, 1.5–1.7 cm in diameter and 20–25 cm long. Under the sea and for a short time after removal from seawater, the stipe has a characteristic white-violet or lilac color and is slightly fluorescent. Upon drying, it becomes red-violet in color and the fluorescence disappears. The upper part of stipe is flattened, slightly broadened, light or yellow-pink colored, which is very different from the coloration of the lower 2/3 of stipe and the blade. The blades have no bullation at any age. In this population, even the juvenile 15 cm-long plants (*i.e.*, at early stages of development during 1st year of growth) also had sporangial tissue. The most abundant sporangial development probably occurs from late August to early September.

Habitat: This perennial kelp is abundant and widely distributed in the Sea of Okhotsk, growing at depths of 6–25 m in places with different degrees of wave exposure. It typically occupies rocks and stones, but is also capable to grow on soft substrates (sand, silt). It sometimes forms local mono-species communities with a biomass of 10–12 kg per 1 m². More often it is found as subdominant species among other kelps.

Laminaria taeniata Postels et Ruprecht

Postels & Ruprecht, 1840: 10.



Подписи к рисункам

1-2. Внешний вид растений *Laminaria taeniata* второго года жизни. 3. Основание пластины. 4. Спороносная ткань в нижней части пластины в летний период (стрелка).

Черешок упругий, цилиндрический, 30–40 см длины и 6–8 мм толщины. Ризоиды тонкие, жесткие, многократно ветвящиеся, желто-коричневого или темно-бурого цвета. Характерной особенностью вида является линейная форма пластины, которая сохраняется на протяжении всей жизни. У молодых спорофитов по всей длине пластины вдоль срединной полосы расположены два ровных ряда округло-прямоугольных булей, однако у зрелых растений були полностью отсутствуют. У взрослых растений пластинна линейная, волнистая, слегка расширяющаяся к вершине, равномерно толстая по всей длине, до 3,5 м длины и 35–40 см ширины, темно-коричневого или бурого цвета, с клиновидным основанием. Спороносная ткань формируется по срединной полосе в центральной части пластины, занимая до 4/5 ее ширины.

Массовый и широко распространенный вид в северных районах Охотского моря. Произрастает в местах с разной степенью прибойности, на каменистых грунтах в диапазоне глубин от 1 до 15 м. Заметных скоплений с высокой плотностью и биомассой не образует.

Description: Thallus of this dark-brown kelp has a holdfast with thin and rigid branched haptera, 30–40 cm long and 6–8 mm thick stipe and a long linear blade reaching 3.5 m long and 35–40 cm wide. The thickness of blade is equal in its all parts. In juvenile plants, bullations are present and arranged into 2 longitudinal rows, covering the entire blade. Upon maturation of the blade, bullations disappear. Old blades do not have any bullations. Sporangial sori develop in the center of the blade, occupying 4/5 of its width.

Habitat: This perennial kelp is abundant and widely distributed on the north of the Sea of Okhotsk at depths of 1–15 m in places with different degrees of wave exposure.

Note: We regard this species as an independent taxon from *Saccharina bongardiana* f. *taeniata*.

Laminaria sp. 1 – Ламинария ланцетовидная (Bullate lancet-like large kelp)



1



3



2

Подписи к рисункам

1-2. Разновозрастные растения ламинарии ланцетовидной: второго (1) и ювенилы первого (2) годов жизни. 3. Выбросы ламинарии ланцетовидной на несчанио-илистом пляже.

Ризоиды тонкие, жесткие, многократно ветвящиеся. Образуют мутовки, которые наиболее заметны у растений, произрастающих на участках с подвижными галечными грунтами. Цвет молодых ризоидов светлый, желто-коричневый или оливковый, с возрастом изменяется до темно-бурого, почти черного. Черешок цилиндрический, более темного цвета, чем пластина. Для взрослых растений этого вида характерно образование в зоне перехода черешка в пластину своеобразного треугольного расширения темного цвета. Длина черешка изменяется как с возрастом растений, так и в зависимости от условий произрастания, однако обычно не превышает 15–20 см. Толщина черешка у взрослых растений составляет 6–8 мм.

Пластина ювенильных спорофитов тонкая, просвечивающая, светлого желто-коричневого цвета, овальная или округло-ланцетовидная, сильно волнистая. Основание пластины широко-клиновидное. Хорошо выражена срединная полоса, от которой поочередно или супротивно отходят крупные були. Основание в месте соединения с черешком округлое или широко-клиновидное. По мере роста пластина приобретает вытянуто-овальную форму. Були теряют четкость своих очертаний, но остаются хорошо выраженными по всей длине пластины. К концу первого года жизни намечается дифференциация пластины на нижнюю и верхнюю части. У взрослых спорофитов эта дифференциация выражена четко. Нижняя часть пластины – более узкая, вытянуто-клиновидная, плотная, толстая, более темная. Верхняя часть пластины – широкая, линейная или линейно-округлая, сильно волнистая, более тонкая и светлая. Були сохраняются преимущественно в верхней части пластины, между ними заметна более плотная срединная полоса шириной до 4–6 см. Основание пластины становится широко-округлым. Цвет пластины меняется на темно-оливковый или бурый.

В процессе своего роста пластина обычно достигает 4–4,5 м длины, 60–70 см ширины и 3,5 кг массы. В разреженных зарослях на илисто-песчаном дне на глубинах 20–25 м пластина может вырастать до 6 и более метров и иметь массу до 5 кг. Спороносная ткань формируется с обеих сторон пластины в виде пятен неправильной формы, сливающихся по мере развития сорусов. Основным местом их развития является центральная часть пластины. Массовое спороношение, судя по нашим наблюдениям, происходит с конца июля до конца августа.

Наиболее массовый и распространенный вид водорослей в северных районах Охотского моря, произрастает в сублиторали в разных биотопах, а в Гижигинской губе выходит в нижнюю литораль. Заселяет различные жесткие грунты: от скалистых до галечных. На глубинах 20–25 м может развиваться и на илистых грунтах, если они включают небольшие камни и валуны. В смешанных прибрежных зарослях обычно играет роль доминанта или субдоминанта. В благоприятных условиях создает монодоминантные заросли высокой плотности и биомассы (до 40–50 кг/м²), имеющие промысловое значение.

Description: Thallus of this perennial kelp has a linear blade reaching 4–4.5(6) m long, 60–70 cm wide and 3.5–5 kg in wet weight, with a characteristic sphenoid thicker and darker lower portion and broader, thinner and lighter upper portion. Mature blade has a well-defined central part up to 4–6 cm wide with rows of large bullations on each side from it. The margins of the blade are wavy. Haptera are branched, more or less thin, long and rigid. Stipe is cylindrical, reaching 15–20 cm long. Sporangial sori develop in late July–August on both sides of the blade, mainly in its central part, as shapeless spots.

Habitat: This is the most abundant, dominant or sub-dominant, widely distributed kelp in the northern areas of the Sea of Okhotsk, occurring in the subtidal and low intertidal areas. It grows on various hard substrates and can also grow on silt at depths of 20–25 m if some small pebbles and cobbles are present. Under favorable conditions, it forms mono-species communities with a biomass of 40–50 kg per 1 m².

Note: We used the name *Laminaria* sp. 1 for this kelp until further molecular-phylogenetic information is available to assign a correct name to it. Morphologically, it is clearly distinguishable from other described kelp species from the Sea of Okhotsk.

Laminaria sp. 2 – Ламинария булированная (Bullate small kelp)

Н. Клочкова & Белый, 2010: 58.



Растения 26–34 см высоты, 6–6,5 см ширины. Ризоиды слабо разветвленные и слабо развитые, черешок 1,7 см длины. Пластина тонкая, мягкая, булированная. Були крупные, хорошо выраженные, расположены правильными продольными и поперечными рядами и покрывают всю поверхность пластины. Продольных рядов 4. Край пластины ровный, в верхней части с несколькими крупными складками.

Встречен в бух. Светлая Тауйской губы среди зарослей *Laminaria inclinorhiza* на глубине 7 м на глыбово-валунном грунте, одиночно. Единичные образцы с такой же морфологией таллома отмечались на глубинах 4–7 м в поясе смешанных водорослевых зарослей, окаймляющих п-ов Старицкого.

Морфологические особенности вида не позволяют отнести его к какому-либо роду, встречающемуся в северной части Охотского моря. Отличия данного вида от представителей других ламинариевых обсуждаются в нашей публикации (Клочкова, Белый, 2010). До проведения молекулярно-генетического анализа мы воздерживаемся от таксономического оформления этой интересной находки.

Подписи к рисункам

1. Свежесобранный образец ламинарии булированной. 2. Одиночное растение в природной среде, в сублиторальной зоне шельфа.

Description: Thallus of this small yellowish-brown kelp has a small holdfast with weakly branched haptera, 1.7 cm-long stipe and a thin, soft, bullate blade reaching 26–34 cm long and 6–6.5 cm wide. The bullations are arranged into 4 longitudinal rows, covering the entire blade. The margins of blade are straight, with several large folds in the upper portion. Only sterile plants were collected.

Habitat: This species occurs on rocks and boulders at depths of 4–7 m in Taujskaya Bay (northern continental part of the Sea of Okhotsk). It grows as solitary plants.

Note: We used the name *Laminaria* sp. 2 for this kelp until further molecular-phylogenetic information is available to assign a correct name to it. Morphologically, it is clearly distinguishable from other described kelp species from the Sea of Okhotsk.

Pseudolessonia laminarioides (Postels et Ruprecht)

Cho, N. Klochkova, Krupnova et Boo

Cho et al., 2006: 1292.

Базионим: *Lessonia laminarioides* Postels et Ruprecht, 1840: 9.



Подписи к рисункам

1–2. Молодое стерильное (1) и многолетнее фертильное (2) растение *Pseudolessonia laminarioides*. 3–8. Закладка первого (3–6) и второго (7–8) разрывов пластины. 9. Разрушение отспороносивших пластин.

Слоевидице кустистое, с дихотомически разветвленным черешком, каждое терминальное ответвление которого несет пластину. Ризоиды тонкие, дихотомически ветвящиеся, вальковатые или слегка уплощенные. Стволик у молодых спорофитов светло- или желто-коричневый, короткий и округлый. В месте дихотомического ветвления становится клиновидным и уплощенным и в его средней части формируется разделительная борозда. В процессе роста и развития растения черешковая часть вытягивается, грубеет и постепенно темнеет до темно-коричневого, темно-бурого, почти черного цвета. Ее длина у самых старых растений может достигать 35–40 см, однако у большинства растений обычно не превышает 20–25 см. Количество дихотомических разветвлений черешка обычно составляет 3–5, в отдельных случаях – до 9–11 раз. Пластина тонкая, просвечивающая, светло- или желто-коричневая, с клиновидным основанием. Дихотомическое деление пластин начи-

нается в черешковой части и направлено к верушке, протекает в течение всей жизни растения. Пластина ювенильных спорофитов ланцетовидная, гладкая, приобретаая по мере развития характерный мелко-гофрированный рельеф, образующий правильный узор. У взрослых спорофитов пластины лентовидные с клиновидным или округло-клиновидным основанием, могут достигать 2,3 м длины и 29 см ширины. Общий вес растения может достигать 2–2,5 кг. Спороносная ткань развивается одновременно на всех пластинах растения, изначально по срединной линии в верхней части пластины в виде многочисленных округлых мелких пятен и штрихов и затем практически на всей ее поверхности, за исключением базальной части. После спороношения большая часть пластины разрушается.

Широко распространенный вид. Произрастает на каменистых грунтах на глубинах до 12 м. На валунных грунтах в относительно защищенных бухтах с хорошим водообменом и слабым волнением представлен развитыми крупными растениями и на глубинах 2–6 м может создавать плотные монодоминантные заросли биомассой 22–24 кг/м². У открытых побережий не образует скоплений и встречается в полидоминантных фитоценозах. Растения здесь заметно мельче, имеют короткие, часто оборванные пластины, их масса не более 200–300 г.

Description: Thallus of this kelp has numerous blades up to 2.3 m long and 29 cm wide arising from abundantly branched stipes (usually 3–5 times, sometimes up to 9–11 times), with abundantly wrinkled surface. In most plants, the stipes reach 20–25 cm long; in some old plants they reach 35–40 cm long. The wet weight of a single thallus can reach up to 2–2.5 kg. Haptera are thin, spherical or slightly flattened, dichotomously branched. The base of the blades is thin, narrow and sphenoid. During the development of new blades and dichotomous branching of the stipe, vertical cleavage occurs in the area between the stipe and the blade. Initially, the blade is divided and the stipe shows a partial split; thereafter, this cleavage moves up to the apex until it cuts the blade into two parts. The bifurcated part of the base extends, forming a dichotomous crotch with a separate blade on each branch. Blades are often unilaterally arranged in mature thalli. Sporangial sori develop simultaneously on all blades in the thallus. At first, they form numerous small spherical spots in the middle portion of the blade, and later the whole blade becomes covered with sori, except for its basal part. After spore release, most part of the blade disintegrates.

Habitat: This perennial kelp is widely distributed in the Sea of Okhotsk, growing on rocks and stones at depths of up to 12 m. In protected habitats at depths of 2–6 m, with good seawater exchange and weak surf, it can form dense mono-species communities with a biomass of 22–24 kg per 1 m². In exposed habitats, it occurs among other algae, and the plants are usually smaller (up to 200–300 g in wet weight).

Tauya basicrassa N. Klochkova et Krupnova

Н. Клочкова & Крупнова, 2004: 56.



Ризоиды жесткие, толстые, многократно ветвящиеся. Молодые ризоиды оливковые или желто-коричневые. Старые ризоиды коричнево-красные, темно-бурые. Черешок толстый, короткий, темно-коричневый или бурый. У взрослых растений верхняя часть черешка уплощенная примерно на половину его длины. Пластина хрупкая, широкая, рассеченная на несколько частей или нет, со слабо волнистыми краями, 8–9 продольными булированными полосами и характерным узким и утолщенным, булированно-морщинистым основанием. В благоприятных условиях пластины достигают 6 м длины, 1,8–2,2 м ширины и 6,5–7 кг массы. При произрастании в

верхней сублиторали наблюдается ингибция размеров и длина пластины не превышает 45–65 см. Спороносная ткань располагается продольными полосами вдоль булированных линий. Массовое спороношение происходит в августе – начале сентября.

В Тауйской губе вид произрастает у нижней границы фитали в смешанных сообществах, часто является доминантом. Встречается в местах с пониженным уровнем гидродинамики на глубинах 4–22 м, на песчаном заиленном дне с валунами. Имеет выраженную приверженность к холодноводному придонному слою. Произрастание растений в виде пучков и образование зарослей высокой плотности нехарактерно, однако при наличии благоприятных условий формируются монодоминантные заросли со средней биомассой до 7,5 кг/м².

Подписи к рисункам

1. Внешний вид взрослого растения *Tauya basicrassa*. 2. Сорусы спорангиев, развивающиеся вдоль пластины между рядами булей.

Description: Thallus of this dark-brown kelp has an entire or dissected blade reaching up to 6 m long, 1.8–2.2 m wide and 6.5–7 kg wet weight, with a characteristic thick and narrow basal part. Broad and thinner straps bear 8–9 rows of bullations. The stipe is very short, flattened in its upper portion and haptera are rigid, thick and branched. Sporangial sori develop in August – early September, as long stripes between the rows of bullations.

Habitat: This perennial kelp occurs at depths of 4–22 m in Taujskaya Bay, preferentially growing in deep and cold seawater layer in places with low levels of hydrodynamics. Usually, it does not form dense covers; however under favorable conditions it forms mono-species communities with a biomass 7.5 kg per 1 m².

Alaria ochotensis Yendo

Yendo, 1919: 84.



Кожистые, линейные, бурые или оливковые, волнистые по краю пластины, до 1 м длины и 20–22 см ширины, клиновидно суженные у основания, с центральной жилкой, переходящей в цилиндрический ствол. Чаще встречаются растения с многочисленными поперечными рассечениями от края пластины до центральной жилки, придающие ей некоторое сходство с птичьим пером. Прикрепляется ризоидами. В верхней части стволика развиваются удлиненные спорофиллы, расположенные в одной плоскости. Спороносная ткань по самому их краю не развивается, и узкая краевая полоса у спорофиллов остается стерильной. Специфическим признаком данного вида является наличие крупных glandулярных клеток, имеющих разветвленную, звездчатую или неопределенную форму.

Широко распространенный вид. Предпочитает валунные и скалистые грунты и условия повышенной прибойности. Встречается от сублиторальной каймы до глубины 10 м среди других ламинариевых водорослей. Основные заросли формирует в верхнем горизонте sublitorали на глубинах до 4–5 м.

Подписи к рисункам

1. Свежесобранное фертильное растение *Alaria ochotensis*. 2. Растения в природной среде, в sublиторальной зоне шельфа.

Description: Thallus of this kelp has a linear, leathery, brown or olive-colored blade up to 1 m long and 20–22 cm wide, with central midrib, cylindrical stipe and holdfast with branched haptera. The blade has large, branched, stellate or shapeless glandular cells. Long and narrow reproductive sporophylls develop on the upper portion of the stipe. Sporophylls have a narrow sterile stripe along their edges, since sori do not develop on their margins.

Habitat: This perennial kelp is widely distributed, occurring on rocks and boulders from the subtidal fringe to the depth of 10 m. It forms main vegetative cover in the upper subtidal areas at depths of 4–5 m.

Порядок Ralfsiales Nakamura *ex* Lim *et* Kawai
Семейство Heterochordariaceae Setchell *et* Gardner

Analipus filiformis (Ruprecht) Papenfuss

Papenfuss, 1967: 320.

Базионим: *Haplosiphon filiformis* Ruprecht, 1850.



Подписи к рисункам

1, 2. Корки *Analipus filiformis* при разном увеличении.

Слоевиде состоит из многолетней, корообразной базальной части и однолетних, вертикальных, рыжевато-коричневых трубчатых побегов 3 см высоты и 0,7–2 мм толщины, с короткими, до 1 мм боковыми выростами или без них. Центральная часть побега полая, по периферии полость окружена слоем продольных нитей из длинно-цилиндрических клеток. По направлению к наружной поверхности слоевища клетки уменьшаются в размерах и укорачиваются. На них развивается слой антиклинально расположенных ассимиляционных нитей. Одногнездные спорангии овальные, 70×33 мкм в среднем, развиваются среди ассимиляционных нитей.

Широко распространенный вид. Местами образует узкие пояса на литоральных валунах. Предпочитает прибойные участки побережья.

Description: Thallus has a perennial crustose base with numerous annual fronds arising from it. The fronds are vertical, tawny, up to 3 cm tall and 0.7–2 mm thick, with 1 mm-long lateral branches or without them, tubular, with empty central part surrounded by a layer of elongated filaments composed of long-cylindrical cells. The cells become smaller and shorter towards the outer surface of thalli and a layer of anticlinally located assimilative filaments develop on them. Unilocular sporangia are oval, 70×33 μm in size on average, developing between the assimilative filaments.

Habitat: This species is widely distributed, occurring in the intertidal areas and preferentially in places with strong surf. Occasionally it forms narrow belts on the boulders.

Ralfsia fungiformis (Gunnerus) Setchell *et* Gardner

Setchell & Gardner, 1924: 11.

Базионим: *Fucus fungiformis* Gunnerus, 1772: 107.



Кожистые, хорошо отделяющиеся от субстрата, рыжевато-коричневые корки 1–3,5 см в поперечнике, одиночные или налегающие друг на друга и образующие общую пластину 5–7 см в поперечнике. Края корок волнистые, приподнимаются над субстратом. На верхней и поверхности корок образуются концентрические полосы и радиально расположенные складки. Концентрические полосы особенно многочисленны в краевой зоне. На нижней части пластины развиваются короткие ризоидальные нити, с помощью которых слоевище плотно сцеплено с субстратом.

Многогнездные спорангии однорядные, располагаются интеркалярно в верхней части парфиз. Верхушечная клетка спорангиев при этом всегда остается стерильной.

Обычный многолетний вид каменистой литорали и sublиторали до глубины 2–3 м. Предпочитает прибойные и полуприбойные районы побережья со скалистым и валунным дном.

Подписи к рисункам

1–3. Растения *Ralfsia fungiformis* разного возраста: старые многолетние корки (1, 2) и молодое в начале вегетации (3).

Description: Thalli are tawny, leathery, forming nearly circular patches 1–3.5 cm in diameter, with wavy margins lifted above the substrate. They grow singly or forming adjoining crusts up to 5–7 cm in diameter when come into a contact. The crusts tightly adhere to the substrate with short rhizoidal filaments, but can be detached easily. Concentric growth lines and radially positioned folds are visible on the lobes. Plurilocular sporangia are mono-layered, located intercalary in the upper portion of paraphyses. The tip cell of sporangia is always sterile.

Habitat: This perennial species is common in the intertidal and subtidal areas at depths of 2–3 m on stony substrates, preferentially growing in places with moderate or strong surf.

Battersia arctica (Harvey) Draisma, Prud'homme *et* Kawai

Draisma *et al.*, 2010b: 322.

Базноним: *Sphacelaria arctica* Harvey, 1858: 124.



Нитевидные, жесткие, темно-бурые кустики до 1,6–2 см высоты, прикрепляющиеся ризоидами. Главная ось и боковые ветви полисифонные, не покрытые коровой оберткой, 43–65 мкм толщиной. Сифоны имеют вторичные поперечные перегородки и перицисты, которые представляют собой плотные, округлые тельца бурого цвета, занимающие в сифональном слоевище центральное положение. Одногнездные спорангии 22–36 мкм, одиночные, сидячие на боковых ветвях всей нижней частью, или в кистях, которые развиваются на специальных веточках, отходящих от основных ветвей без особого порядка. Иногда кисти одиночные, почти сидячие, иногда они расположены на боковых ветвях дву-

сторонне. Вегетативные почки размножения, пропагулы, столь свойственные некоторым представителям рода *Sphacelaria*, у данного вида отсутствуют.

Растет в литоральной зоне шельфа по трещинам камней, в неглубоких литоральных ваннах. При определении систематической принадлежности может быть спутан с бурыми эктокарповыми водорослями, имеющими разветвленные нитчатые кустики. Однако последние всегда крупнее, мягче на ощупь и не имеют полисифонного, как у *Sphacelaria*, строения.

Подписи к рисункам

1. Свежесобранные растения *Battersia arctica*.

Description: Thallus is composed of fine, rigid, dark-brown filaments, which grow in small tufts to about 1.6–2 cm tall from basal rhizoids. The main axis and lateral branches are polysiphonous, 43–65 μm thick. Siphons have secondary transverse walls and pericysts, which are dense, round, brown bodies, occupying central position in the siphonous thallus. Unilocular sporangia are 22–36 μm long, borne singly on the lateral branches or in clusters, which develop on the special branchlets that disorderly arise from the main branches. In this species, propagules are absent.

Habitat: This species occurs in the intertidal areas and in shallow rockpools, occupying stone cracks.

Семейство Styrocaulaceae Oltmanns

Halopteris dura (Ruprecht) E. Zinova

Е. Зинова, 1930: 95.

Базионим: *Sphacelaria dura* Ruprecht, 1850.



Подписи к рисункам

1. Свежесобранное растение *Halopteris dura*, найденное в береговых выбросах. 2. Гербарный образец.

Жесткие, густо поочередно и дихотомически разветвленные кустики до 10 см высоты, одиночные или отходящие по 2–4 и более слоевищ от одной общей подошвы. От прутьевидных ветвей первого, второго и иногда третьего порядков во множестве отходят тонкочленистые, дихотомически разветвленные многорядные веточки, сплошь покрывающие боковые ветви и образующие метелковидные пучочки по периферии слоевища. Одногнездные спорангии образуются на специальных спороносных веточках, развивающихся в пазухах ветвей последних порядков.

Встречается редко. Является, судя по всему, однолетним. Вегетирует в течение достаточно длительного периода в теплую половину года. Предпочитает полузащищенные и прибойные участки каменистой литорали и верхней сублиторали. Хорошо переносит сильное гидродинамическое воздействие. Практического значения не имеет, хотя сокращение или, напротив, расширение ареала этого вида может сигнализировать о серьезных региональных изменениях гидрологии и климата.

Description: Thallus is bushy, dense, orderly and dichotomously branched, up to 10 cm tall, attached by a small disc. The plants can grow solitary or in tufts of 2–4 and more thalli, arising from the same disc. The primary, secondary and occasionally third-order lateral branches bear thin dichotomously branched branchlets, which form clusters at the periphery of thallus. Unilocular sporangia are formed on special spore-bearing branchlets that develop in the axils of branches of the last order.

Habitat: This species is most likely annual. It occurs rarely, growing preferentially in semi-protected and exposed habitats on stony substrates in the intertidal and upper subtidal areas. It is well-adapted to a strong hydrodynamic impact. The reduction or expansion of its distribution can indicate significant regional changes in hydrology and climate.

Отдел RHODOPHYTA – Красные водоросли

Порядок Bangiales Schmitz
Семейство Bangiaceae Engler

Porphyra ochotensis Nagai

Nagai, 1941: 144.



Подписи к рисункам

1. Фертильное (в центре) и два стерильных растения *Porphyra ochotensis*. 2. Растение со сперматангиями (обтренианная желтая верхушка иластины).

Плотные, слизистые, линейные, однослойные, цельные или рассеченные на лопасти пластины до 20 см длины, 4 см ширины и 65 мкм толщины в средней части. Цвет слоевища насыщенный фиолетово-карминовый или серо-фиолетовый, поверхность глянцевая, в сухом состоянии с блеском. С поверхности пластины клетки округло-многоугольные, 22–45 мкм в поперечнике, расположены одиночно или в группах по 2–4. На поперечном срезе пластины наружные оболочки клеток заметно утолщены. При просмотре пластины с поверхности и на её поперечных срезах хорошо заметны перепады толщины. Они создаются из-за разницы в высоте клеток, образующих слоевище. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на разных растениях по краям пластин.

Встречается на глубинах от 2 до 20 м на галечном, песчаном, валунном и скалистом грунтах в условиях различной прибойности, часто как эпифит.

Description: Thallus is a dense, slimy, linear monostromatic blade, entire or cleft into lobes, reaching 20 cm long, 4 cm wide and 65 µm thick in the middle part. Color is saturated violet-carminе or gray-violet. The surface of blade is glossy. When dried, the blade is shiny. Spermatangia and carposporangia develop on separate thalli and occur on the margins of the blade.

Habitat: This species is found at depths of 2–20 m and can grow on sand, pebbles, rocks and stones, in places with different degrees of wave exposure. It can also grow epiphytically on algae.

Porphyra variegata (Kjellman) Kjellman

In: Hus, 1900: 69.

Базионим: *Diploderma variegatum* Kjellman, 1889: 33.



Подписи к рисункам

1. Закладка и созревание карпоспорангиев (стрелка) на пластинах *Porphyra variegata*. 2. Разная форма стерильных и фертильных пластин со сперматангиями.

Ланцетовидные или овальные, двухслойные пластины до 20 см длины, 4–5 см ширины и 130–180 мкм толщины, с округлым или сердцевидным основанием, ровным краем. Цвет фиолетово-карминовый. Поверхность слоевища матовая. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на одном слоевище. При этом сперматангии развиваются раньше и часть пластины, по мере их созревания, разрушается, а сама пластина становится асимметричной. Карпоспорангии закладываются по всей оставшейся части пластины между вегетативными клетками. При созревании карпоспор и нарушении упорядоченного расположения клеток, пластина приобретает характерную пятнистую окраску, пятна густо пигментированы с размытыми краями, иногда они покрывают более половины общей поверхности пластины, чаще развиваются по ее краю.

Встречается повсеместно, чаще как эпифит, преимущественно в нижней литорали и верхней сублиторали.

Description: Thallus is a lanceolate or oval distromatic blade, reaching up to 20 cm long, 4–5 cm wide and 130–180 μm thick. The basal part of blade is roundish or heart-shaped; margins are strait. The surface is opaque, color is violet-carmine. Spermatangia and carposporangia are on the same thallus. The region of blade bearing spermatia disintegrates after their release and the blade becomes asymmetric. Carposporangia develop on its entire surface between the vegetative cells. When carpospores mature, the blade becomes patchy-colored, and densely pigmented spots with blurred edges appear. Sometimes the spots cover more than a half of the blade and more often they occur on the margins.

Habitat: This species is ubiquitous, often epiphytic on algae. It mainly occurs in the low intertidal and upper subtidal areas.

Pyropia brumalis (Mumford) Lindstrom

In: Sutherland *et al.*, 2011: 1142.

Базионим: *Porphyra brumalis* Mumford, 1976: 328.



Подписи к рисункам

1. Свежесобранные фертильная (справа) и две стерильные (слева) пластины *Pyropia brumalis*.
2. Растения, эпифитирующие на красной водоросли *Tichocarpus crinitus*.

Тонкие, однослойные, рассеченные на лопасти или цельные, широкоовальные, округлые, узко- или широколинейные, с ровными или слабоволнистыми краями, темно-бордового цвета. В зависимости от условий произрастания имеют разные размеры, обычно не превышают 17 см длины и 10 см ширины, 60 мкм толщины. Ризоидные клетки в основании пластины овальные и головчатые, со слоистыми наружными оболочками. Выше ризоидальной зоны они округло-полигональные, до 42 мкм в поперечнике, располагаются группами по 2–4(8). Растения однодомные. Органы размножения развиваются на разных половинах пластин, при этом карпоспорангии созревают позднее сперматангиев, поэтому после разрушения мужской половины пластины становятся асимметричными.

Достаточно распространенный вид. Растет на жестких грунтах или как эпифит. Встречается в литоральной и сублиторальной зонах.

Description: Thallus is a thin (~ 60 μm) monostromatic blade, entire or cleft into lobes, broadly oval, narrowly or broadly linear, with straight or wavy margins, dark burgundy in color, reaching 17 cm long and 10 cm wide. When reproductive, the blade is sectored into separate male and female 'halves'. Carposporangia mature later than spermatangia; thus the blade becomes asymmetric after the male 'half' disintegrates.

Habitat: This species is common in the intertidal and subtidal areas and can grow on rocks or epiphytically on algae.

Pyropia kurogii (Lindstrom) Lindstrom

In: Sutherland *et al.*, 2011: 1144.

Базионим: *Porphyra kurogii* Lindstrom in Lindstrom & Cole, 1992: 2071.



Подписи к рисункам

1. Свежесобранное растение *Pyropia kurogii* с созревающими сперматангиями. 2. Небольшое фертильное растение из Тауйской губы со зрелыми сперматангиями на светлой половине пластины. 3. Высушенное фертильное растение с хорошо различимыми фертильными зонами – женской, более темной, и мужской, более светлой, собранное у побережья западной Камчатки (по: Н. Клочкова и др., 2009б).

Широкоовальные однослойные пластины до 20 см длины, 12 см ширины, 35–46 мкм толщины, розовато-серого или розовато-фиолетового цвета, с гладкими или складчатыми краями. В фертильном состоянии отличаются от других видов рода наличием отчетливой продольной границы между двумя половинами пластины, на которых развиваются более темные женские карпоспорангии и более светлые мужские сперматангии. Развитие сперматангиев обычно опережает развитие карпоспорангиев, поэтому зрелые пластины на последних этапах развития из-за разрушения мужской половины пластины имеют асимметричную форму.

Встречается в нижней литорали и верхней сублиторали, преимущественно как эпифит.

Description: Thallus is a thin (~ 35–46 µm thick) monostromatic blade, broadly-oval, reaching up to 20 cm long and 12 cm wide. The margins of blade are strait or folded; color is pinkish-grey or pinkish-violet. When reproductive, the blade is sectored into well distinguished lighter-colored male and darker-colored female ‘halves’. Carposporangia mature later than spermatangia; thus the blade becomes asymmetric after the male ‘half’ disintegrates.

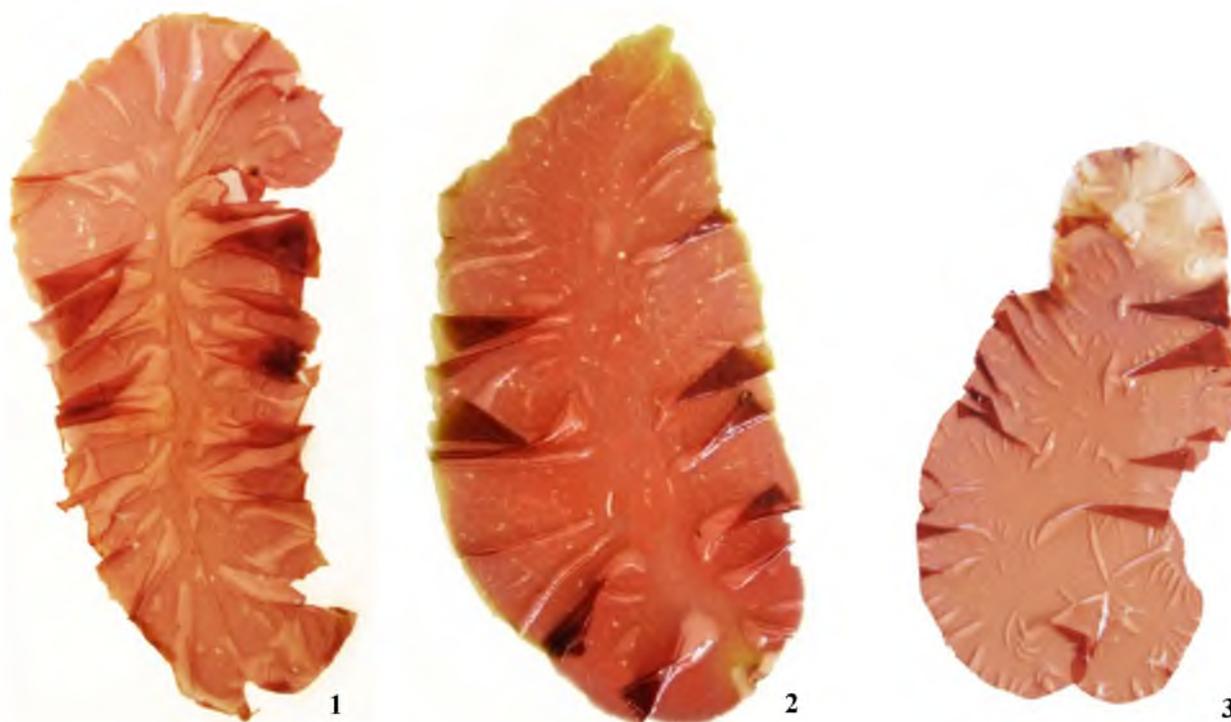
Habitat: This species occurs in the low intertidal and upper subtidal areas, mostly epiphytically on algae.

Wildemania miniata (C. Agardh) Foslie

Foslie, 1891: 49.

Базионим: *Ulva purpurea* var. *miniata* C. Agardh, 1817: 42.

Синоним: *Porphyra miniata* (C. Agardh) C. Agardh, 1824: 191.



Подписи к рисункам

1. Свежесобранное фертильное растение *Wildemania miniata*. 2. Фертильное растение со сперматангиями, образующими краевую кайму, и карпоспорангиями, развитыми в центральной части пластины. 3. Растение с белесой верхушкой после массового высыпания репродуктивных клеток.

Широкоовальные двухслойные пластины со складчатыми краями, до 15–20 см длины, 12 см ширины и 50–82 мкм толщины. Основание ширококлиновидное, с едва заметной мозолистой подошвой. Цвет пластин желтовато-красно-коричневый, в сухом состоянии – от бледно- или темно-розового до карминового, поверхность блестящая. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на одних и тех же растениях по краям пластины. Сперматангии образуют микроскопические группы среди карпоспорангиев и вегетативных клеток или только среди вегетативных клеток. Фертильные растения имеют неравномерную окраску, более светлый край. При массовом высыпании карпоспор и сперматозоидов он становится белесым.

Встречается преимущественно на каменистых грунтах в верхней сублиторали, часто в качестве эпифита.

Description: Thallus is a broadly-oval distromatic blade, yellowish red-brown in color, with wide-cuneate basal part and folded margins, reaching up to 15–20 cm long, 12 cm wide and 50–82 μm thick. When dried, the blades are pale pinkish, dark pinkish, or carmine in color. Spermatangia and carposporangia are on the same thallus, occur on the margins. Spermatangia are in microscopic groups between carposporangia or vegetative cells. The margins of fertile blades become whitish when spermatia and carpospores are released.

Habitat: This species mainly occurs on stony substrates in the upper subtidal areas, often epiphytically on algae.

Rhodophysema elegans (P.L. Crouan *et* H.M. Crouan *ex* J. Agardh) Dixon

Dixon, 1964: 70.

Базиним: *Rhododermis elegans* P.L. Crouan *et* H.M. Crouan *ex* J. Agardh, 1852: 505.



1



2



3

Тонкие корочки темно-бордового, фиолетово-бордового цвета, плотно прилегающие к поверхности субстрата. При слиянии отдельных корочек формируется тонкая пленка до 0,5–0,8 мм толщиной. Размножается сидящими на длинных ножках тетраспорами, собранными в обширные сорусы.

Растет на черешках ламинариевых водорослей. На старых многолетних растениях может почти полностью покрывать поверхность черешков.

Подписи к рисункам

1, 2. Увеличенные фрагменты черешков *Stephanocystis crassipes*, покрытые корочками *Rhodophysema elegans*. 3. *R. elegans* на черешках ламинариевых водорослей.

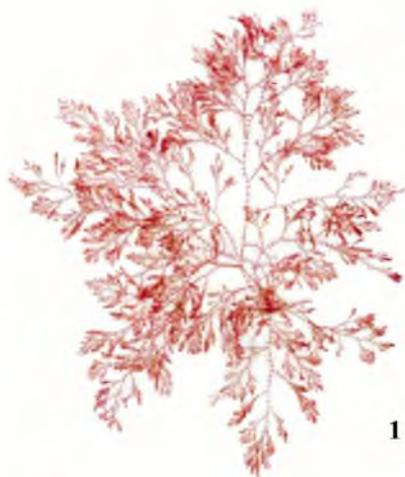
Description: Thallus is a dark burgundy to violet-burgundy uncalcified crust. It forms a very thin film (~ 0.5–0.8 mm thick). The known form of reproduction is by tetrasporangia.

Habitat: This species adheres tightly to the stipes of laminarian algae and *S. crassipes*.

Scagelia pylaisaei (Montagne) Wynne

Wynne, 1985: 85.

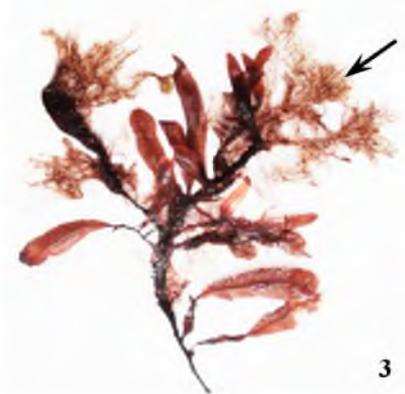
Базионим: *Callithamnion pylaisaei* Montagne, 1837: 351.



1



2



3

Обильно разветвленные, однорядные, нежные красновато- или желтовато-розовые кустики 2–5 см высоты и до 165 мкм толщины. Центральная ось хорошо выражена. От нее отходят боковые ветви неограниченного роста с супротивно или мутовчато расположенными короткими разновеликими веточками ограниченного роста. Обычно их 2–3, реже 4. На базальных клетках ветвей ограниченного роста развиваются мелкие светопреломляющие железистые клетки. Базальные клетки у веточек мутовки имеют почти те же размеры, что и суббазальные. Апикальные клетки терминальных веточек округлые или зауженные. Иногда они приобретают шиповидную форму. Тетраспорангии одиночные, развиваются на веточках ограниченного роста. Карпоспоры формируются в гонимобластах, не имеющих обертки.

Отмечался как эпифит багряных водорослей, на глубинах 2–5 м на каменистом грунте с наносами песка и ила.

Подписи к рисункам

1. Свежесобранное растение *Scagelia pylaisaei* (по: Н. Клочкова и др., 2009б). 2. Эпифитные подводные заросли вида на каменистом грунте с наносами ила. 3. Кустики *S. pylaisaei*, эпифитирующие на делессериевой водоросли (стрелка).

Description: Thallus is a very fine, soft, reddish-pink or yellowish-pink, uniseriate, multiply branched filament, reaching 2–5 cm tall and up to 165 μm thick. The plant has a discernible central axis with lateral branches of different lengths and smaller branchlets arising from them. Small light-refractive glandular cells develop laterally on cells of rebranched branches (branchlets). The apical cells of terminal branchlets are roundish or narrowed, or sometimes thorn-like in shape. Segregate tetrasporangia develop on the determinate branchlets.

Habitat: This species was found epiphytically on the red algae, growing at depths of 2–5 m on hard substrates covered with sand and silt.

Ceramium kondoi Yendo

Yendo, 1920: 9.



Нежные, многократно разветвленные кустики красновато-коричневого цвета, 3–15 см высоты. Ветвление ди- или трихотомическое. Главная ось и боковые ветви в нижней части слоевища 1–1,5 мм толщины с многочисленными боковыми отростками 1–3 мм длины. Терминальные веточки боковых ветвей короткие, 0,5–1,0 мм длины, вильчатые. Концы веточек загнуты вовнутрь и образуют характерный шипик. Внутренняя часть материнской оси и боковых ветвей представляет собой крупноклеточную центральную нить, покрытую сплошной коровой оберткой. Тетраспорангии мелкие, погружены в кору.

Гонимобласты окружены оберткой, состоящей из 4–5 адвентивных кроющих веточек, развиваются в верхней части боковых ветвей.

Встречается часто. Растет в сублиторальной кайме на каменистом грунте или как эпифит. Предпочитает полуприбойные участки побережья, скоплений и зарослей не образует, встречается одиночно или небольшими группами.

Подписи к рисункам

1. Подводные заросли *Ceramium kondoi* в сублиторальной зоне. 2, 3. Кустик (3) и увеличенный фрагмент ветвей *C. kondoi* с характерными загнутыми вовнутрь концами веточек (2).

Description: Thallus is a delicate, reddish-brown, di- or trichotomously branched filament, reaching 3–15 cm tall. In its lower portion, the main axis and lateral branches are 1–1.5 mm thick, bearing numerous lateral branchlets of 1–3 mm at length. The terminal branchlets of the lateral branches are short (0.5–1.0 mm long), forked, with incurved apices forming characteristic spines. Tetrasporangia are small, submerged into the cortex. Gonimoblasts develop in the upper portion of the lateral branches.

Habitat: This common species occurs in the subtidal fringe on stony substrates or epiphytically. The plants can grow solitary or in small groups.

Congregatocarpus kurilensis (Ruprecht) Wynne

Wynne, 2005: 276.

Базионим: *Delesseria kurilensis* Ruprecht, 1850: 233.



Подписи к рисункам

1, 2. Внешний вид свежесобранных растений *Congregatocarpus kurilensis*. 3. Формирование новых листовидных пластинок при разрушении материнской пластины.

Фиолетово-карминовые, иногда с коричневым оттенком кустики до 15–20 см высоты, с небольшой дисковидной подошвой. Боковые ветви образуются как пролификации от центрального ребра. От них, как и от материнской оси, отходят мягкие, пленчатые, листовидные овальные пластинки 3–7 см длины и 1,5–3,5 см ширины, со средним выпуклым ребром и отчетливыми парными строго супротивными боковыми жилками. К краю листа жилки постепенно становятся более узкими и менее заметными, а у самого края листовидной пластинки они постепенно исчезают. Зрелая пластинка после выхода спор завершает вегетацию и разрушается. От нее остаются жилки, выполняющие позже роль стебелька и ветвей. Пластина в межреберном пространстве в стерильных участках состоит из одного слоя клеток, в фертильных – из 3–5 слоев. Жилки многослойные с ризоидообразными нитями. Цистокарпы развиваются на ребрах и жилках. Тетраспорангии рассеяны преимущественно по краям листа, при этом они не собраны в сорусы.

Достаточно распространенный вид флоры. Растет на валунных грунтах в условиях повышенной прибойности на глубинах 3–10 м.

Description: Thallus is violet-carmine, sometimes with a tint of brown color, bushy, reaching 15–20 cm tall, attached by a small disc. Lateral leaf-like blades are formed as proliferations from the central midrib. They are soft, membranous, ovate blades, 3–7 cm long and 1.5–3.5 cm wide, with a prominent midrib and distinct strictly paired opposite lateral veins. The midrib usually becomes narrower and fainter towards the blade's apex and almost invisible at its tip. Sometimes midrib extends almost to the blade's apex. Blades disintegrate after reproduction, leaving only the midrib until new blades proliferate from it. Sterile blade is monostromatic, whereas fertile areas are composed of 3–5 cell layers. Midribs are composed of several cell layers with rhizoid-like filaments. Cystocarps develop on midrib and veins, whereas tetrasporangia develop on the blade's margins and are not in sori.

Habitat: This common species occurs on boulders at depths of 3–10 m in areas exposed to strong surf.

Note: Taxonomic status of this species requires clarification. In Russia, it is recognized as *Tokidadendron kurilense* (Ruprecht) Perestenko.

Heteroglossum ochotense A. Zinova

А. Зинова, 1972: 67.



кими пролификациями. Крупные цистокарпы до 1,5 мм в диаметре. Перикарп тонкий, полупрозрачный. Тетраспорангии и сперматангии развиваются в поверхностных и краевых пролификациях.

Встречается преимущественно на валунных и скальных грунтах у границы смены жестких грунтов на песчаные.

Подписи к рисункам

1–3. Свежесобранные многолетние растения *Heteroglossum ochotense* при разном увеличении.

Description: Thallus is a branched bush, reaching 20–25 cm tall, attached to the substrate by rhizoids. Lateral blade-like branches develop from the midrib, arising perpendicularly as proliferations of the mother-blade. The leaf-like blades are linear or narrow-lanceolate with rounded or tapered apices, 0.5–2.3 cm wide, 5–11 cm long and 60–150 μm thick. Wide and flat midrib is evident as a pigmented band; lateral veins are very faint. The margins of blades are slightly wavy, irregular, notched or with numerous fine proliferations. Cystocarps are up to 1.5 mm in diameter. Pericarp is thin and translucent. Tetrasporangia and spermatangia develop in the surface and marginal proliferations.

Habitat: This perennial species is mainly found on boulders and rocks on the boundary where hard substrates are replaced with sands.

Hideophyllum yezoense (Yamada et Tokida) A. Zinova

А. Зинова, 1981: 14.

Базионим: *Myriogramme yezoense* Yamada et Tokida in Yamada, 1935: 30.



Подписи к рисункам

1, 2. Свежесобранные растения *Hideophyllum yezoense* при разном увеличении.

Одиночные пластины с боковыми и верхушечными пролификациями или пластинчатые кустики, имеющие одну плоскость ветвления, которые образуются путем множественного пролиферирования материнской пластины, затем появляющихся от них дочерних пластин первого, второго и последующих порядков, до восьмого или даже девятого. Краевые и верхушечные пролификации яйцевидной или обратотреугольной формы, до 5 см ширины в наиболее широкой верхней части. Ветви-пролификации каждого следующего порядка более мелкие. У основания пластины могут развиваться едва заметные жилки, или они отсутствуют. Длина самых старых растений может достигать 25 см, в среднем она 12–17 см. Цвет растений светло-красный, иногда с коричневатым оттенком. Внутренняя часть пластин состоит из нескольких слоев равноразмерных клеток. В сердцевине они почти бесцветные, в коре густо пигментированы. Гонимобласты крупные, двояковыпуклые, шарообразные, образуются на поверхности пластин, часто по их верхнему краю. Тетраспорангии в сорусах вытянутой формы, рассеянных по пластине.

Растет в виде одиночных растений на валунных грунтах в сублиторали.

Description: Thallus is an entire blade with lateral and apical proliferations or a blade-like bush with branches positioned in one surface plane and formed by multiple proliferations of the mother-blade and daughter-blades of the 2nd, 3rd and subsequent orders (up to 8–9). Marginal and apical proliferations are ovate or reverse-triangle in shape, up to 5 cm wide in the widest part. Branches-proliferations of each subsequent order are smaller. Faint veins can develop in the basal portion or are absent. The oldest plants can reach 25 cm tall (12–17 cm on average). Color is light red, sometimes with a brownish tint. The inner blade consists of several layers of equidimensional cells that are almost colorless in the medulla and densely pigmented in the cortices. Gonimoblasts are large, spherical and visible in surface view of both sides of the blade. Tetrasporangia are in elongated sori, scattered on the entire blade.

Habitat: This species grows as single plants on rocky substrates in the subtidal areas.

Neohyrophyllum middendorffii (Ruprecht) Wynne

Wynne, 1983: 445.

Базионим: *Delesseria middendorffii* Ruprecht, 1850: 237.



Слоевище имеет вид обильно разветвленного кустика. Длина растений достигает 8–20(25) см высоты. Боковые ветви представлены листовидными эллиптическими, ланцетовидными или округло-линейными тонкопленчатыми пластинками с ровными или волнистыми краями и более или менее выраженной плоской центральной жилкой. Боковые жилки у данного вида всегда отсутствуют. От ребер материнских пластин образуется множество пролификаций, небольшая часть которых превраща-

ется в нормально развитые боковые ветви. При этом материнские пластины сохраняются хотя бы частично даже при образовании пролификаций второго и третьего порядков. Репродуктивные органы развиваются на небольших фертильных листочках.

Растет на участках с высокой и умеренной прибойностью и валунным грунтом, часто в подлеске ламинариевых и в сублиторальном поясе багрянок.

Подписи к рисункам

1–3. Свежесобранные растения *Neohyrophyllum middendorffii* при разном увеличении.

Description: Thallus is abundantly branched, bushy, reaching 15–25 cm tall. Lateral branches are leaf-like, thin-membranous, elliptic, lanceolate or roundish-linear, with smooth or wavy margins and more or less distinct flat central midrib. Lateral veins are always absent. Numerous proliferations develop from the midribs of the mother-blades; however only a small number of proliferations develop into normally formed lateral leaf-like branches. Reproductive structures develop on the small fertile leaflets.

Habitat: This species occurs on boulders in the areas exposed to strong and moderate surf. It often grows under the canopy of laminarian algae and in the subtidal belt formed by the red algae.

Pantoneura fabriciana (Lyngbye) Wynne

Wynne, 1997: 325.

Базионим: *Gigartina fabriciana* Lyngbye, 1819: 48.



Слоевище в виде густо разветвленного красноватого кустика до 15 см высоты. Ветвление неправильно поочередное или почти дихотомическое. Боковые ветви представляют собой узколинейные пластинки без центральной жилки, 0,6–1,2 мм ширины и 0,5–0,6 мм толщины. На поперечном срезе выделяется средний ряд почти прямоугольных бесцветных клеток, разделенных межклетниками и ризопдальными нитями. По обе стороны от него расположены 1–2 ряда густо пигментированных клеток. Цистокарпы образуются на верхушках ветвей и раздувают ее, снабжены выступающим перистомом. Тетраспорангии формируются также на вершинах ветвей.

Встречается в сублиторальной зоне шельфа, часто как эпифит других багрянок.

Подписи к рисункам

1. Терминальная ветвь растения *Pantoneura fabriciana*. 2. Кустик *P. fabriciana*, эпифитирующий на *Neoptilota* (стрелка). 3. Увеличенный фрагмент ветви, несущей цистокарпы у зрелых растений *P. fabriciana*.

Description: Thallus is profusely branched, reddish, reaching 15 cm tall. Branching is disorderly alternate or almost dichotomous. Lateral branches are narrow-linear blades without central midrib, 0.6–1.2 mm wide and 0.5–0.6 mm thick. In cross-section, the middle row of almost colorless rectangular cells separated by intercellular spaces and rhizoidal filaments is evident. Cortices are composed of 1–2 rows of densely pigmented cells. Cystocarps with visible peristomes are formed on the tips of branches. Tetrasporangia also develop on the tips of branches.

Habitat: This species occurs in the subtidal areas, often epiphytically on the red algae.

Phycodrys riggii Gardner

Gardner, 1927: 337.



Подписи к рисункам

1. Свежесобранное растение *Phycodrys riggii*. 2. Кустик *P. riggii* под водой.

Тонкие, мягкие на ощупь, многократно разветвленные пластинчатые кустики до 10–15 см высоты. Их рост начинается с формирования первичного листочка, имеющего центральную и боковые жилки. После первого года вегетации у основания растения после разрушения пластинчатой части листочка образуется вальковатый стебелек. Боковые ветви образуются путем пролиферирования боковых жилок материнской пластины. Форма веточек-пластинок изменяется от узколинейной до широкоовальной, ширина – от 2 до 5 мм. Их края волнистые, городчатые, чаще острозубчатые. Верхушка заостренная. Боковые ветви снабжены густой сетью жилок – центральной и отходящих от нее хорошо различимых густо разветвленных боковых. У спорофита в период размножения край пластины может прорасти. Прокарпы и цистокарпы развиваются по всей пластинчатой части слоевища и располагаются в пластине между жилкой и ребрами. Тетраспорангии образуют компактные штрихообразные сорусы вдоль жилок или в краевых пролификациях.

Широко распространен на скалистых и валунных грунтах на глубинах 4–16 м под пологом ламинариевых водорослей, на других красных водорослях. Предпочитает прибойные побережья.

Description: Thallus is thin, delicate, profusely branched, reaching 10–15 cm tall. Its growth begins with the formation of primary leaf, which has a central midrib and lateral veins. After the first year of vegetation, the blade area of the primary leaf disintegrates and a cylindrical stipe develops in its basal portion. Lateral branches are formed as proliferations of the lateral veins of the mother blade. The leaflets are 2–5 mm wide, from narrow-linear to broad-oval in shape, with acute apices and wavy, crenate or more often toothed margins. They have a dense network of veins, including the central midrib and well-defined densely branched lateral veins. Procarps and cystocarps develop on the entire blade between the midrib and veins. Tetrasporangia form compact dash-like sori along the veins or in the marginal proliferations.

Habitat: This perennial species is widely distributed on boulders and rocks at depths of 4–16 m, preferentially occurring in areas exposed to strong surf and under the canopy of laminarian algae or epiphytically on the red algae.

Phycodrys vinogradovae Perestenko et Gussarova

Перестенко, 1983б: 49.



Шоколадно-бурые или желтовато-коричневые сложные кустики до 15–20 см высоты. Пластины листообразной формы, имеют выемчатый гладкий или зубчатый, иногда бахромчатый край, среднее ребро и боковые темные рельефные парные жилки. Иногда на верхней половине активно растущей и разветвляющейся пластины центральная жилка не выделяется, вместо этого несколько боковых жилок образуют веерообразный расходящийся пучок, и при этом они становятся менее рельефными и тонкими. Боковые ветви образуются не только как пролификации пластины, но и как пролификации ребер. Они имеют широко- или узкоовальную форму. Их пластинчатая часть состоит из 1–3 слоев клеток, недифференцированных на кору и сердцевину. Среди покровных клеток во множестве рассеяны крупные железистые клетки. Цистокарпы крупные, имеют широкое горло в виде

розетки, рассеяны между ребрами пластины. Тетраспорангии развиваются в мелких пролификациях, образующих краевую бахрому.

Произрастает на валунном дне на глубинах 4–16 м под пологом ламинариевых водорослей. Предпочитает открытые прибойные участки побережья.

Подписи к рисункам

1–3. Свежесобранные растения *Phycodrys vinogradovae* из Тауйской губы.

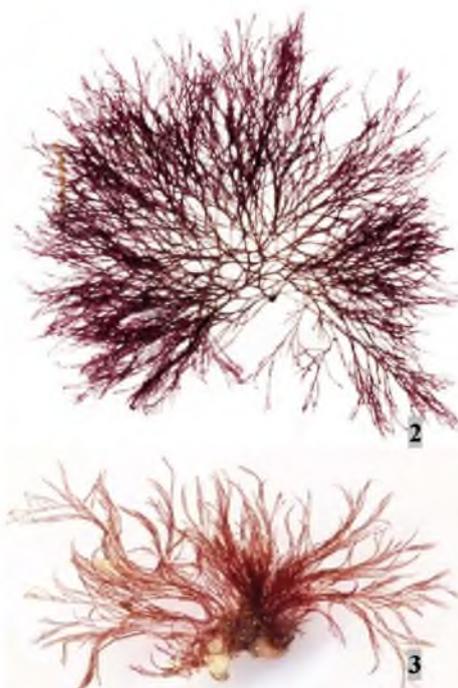
Description: Thallus is chocolate-brown or yellowish-brown in color, profusely branched, reaching 15–20 cm tall. Leaflets are broad-oval or narrow-oval in shape, with a prominent central midrib and dark paired lateral veins. The margins of leaflets are notched and smooth or toothed, sometimes fringed. Lateral branches are formed as proliferations of the blade and lateral veins. The blade part of leaflets consists of 1–3 layers of cells that are undifferentiated into cortices and medulla. Numerous large glandular cells are dispersed in the cuticle layer. Large cystocarps are scattered on the blade between the veins. Tetrasporangia develop in small proliferations on the blade's margins.

Habitat: This perennial species occurs on boulders at depths of 4–16 m, preferentially in open areas exposed to strong surf and under the canopy of laminarian algae.

Polysiphonia urceolata (Lightfoot ex Dillwyn) Greville

Greville, 1824: 309.

Базионим: *Conferva urceolata* Lightfoot ex Dillwyn, 1809: 82.



Подписи к рисункам

1. Растения *Polysiphonia urceolata* в литоральной зоне. 2. Гербарный образец женского растения *P. urceolata*. 3. Нитчатый кустик свежесобранного растения (по: Н. Клочкова и др., 2009б).

Тонконитевидные, темные кустики до 3–6 см высоты, густоразветвленные в верхней трети, красновато-бурого цвета. Прикрепляются к грунту подошвой и стелющимися ветвями, от которых отходят короткие ризондообразные отростки сифонного строения с дисковидными присосками. Центральная ось и боковые ветви в средней части слоевища до 18 мкм, у основания – до 245 мкм толщины. Ветвление неправильное или дихотомическое. Ветви расставленные, нескольких порядков, до 3–4-х. Конечные веточки сближенные и короткие, формируют метелки или пучки. Сегменты, придающие растениям сифональное строение, образуются одним центральным и четырьмя периферическими клетками-сифонами, и их количество по всей длине материнской оси и боковых ветвей остается постоянным. Карпоспоры развиваются в крупных тонкостенных кувшинообразных цистокарпах. Тетраспорангии образуются по несколько в конечных веточках.

Произрастает небольшими плотными куртинками в среднем и нижнем горизонтах литорали и на глубинах до 2 м. Предпочитает заиленные валунные и галечные грунты.

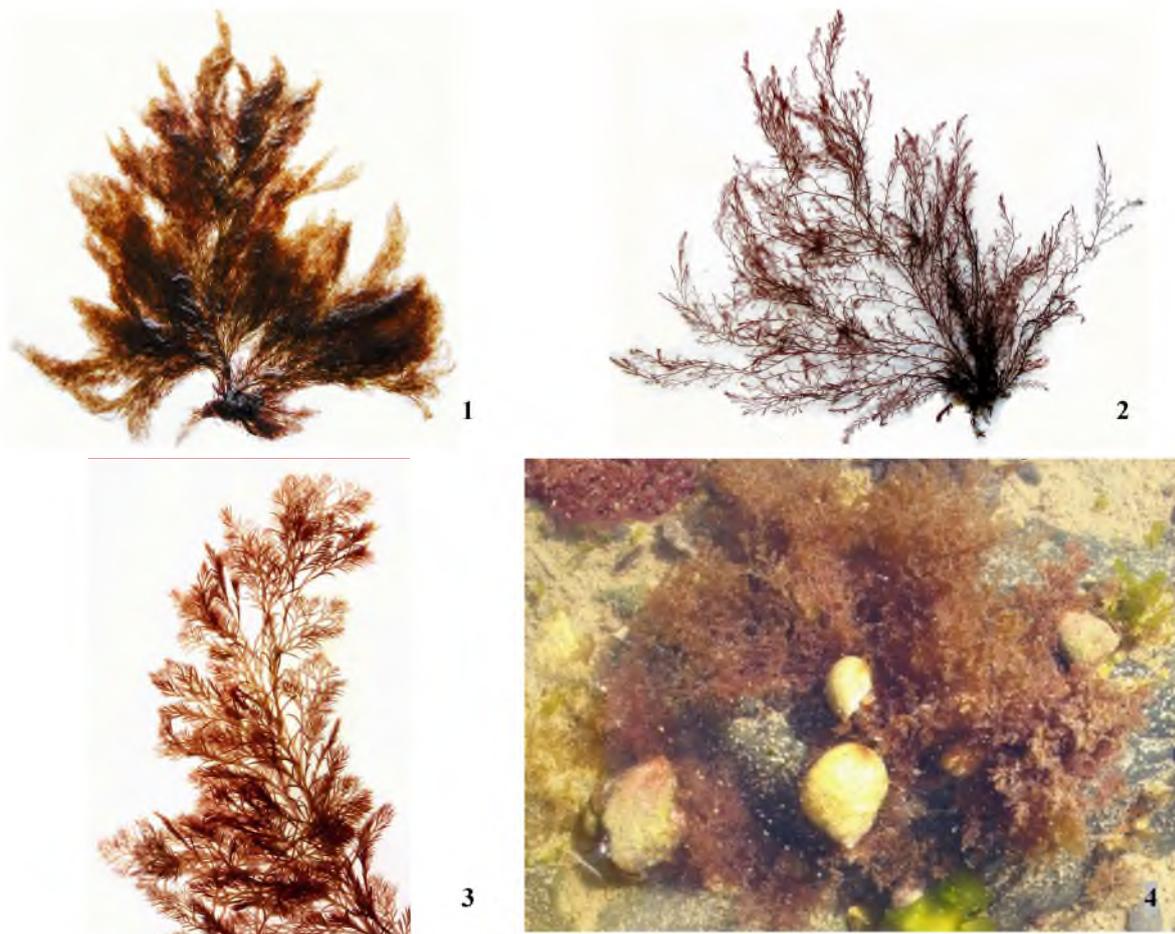
Description: Thallus is soft, profusely branched in upper 1/3 of its length, reddish-brown, reaching 3–6 cm tall, attached to the substrate by a holdfast with prostrate rhizoidal outgrowths. In the central portion of the thallus, central axis and lateral branches are up to 18 μm thick, whereas in the basal portion they are up to 245 μm thick. Filaments composing the thalli are polysiphonous, composed of 4 pericentral cells surrounding the axial cell. Carpospores develop in large thin-walled cystocarps. Tetrasporangia are in groups and develop on the terminal branches.

Habitat: This species occurs in the middle and low intertidal areas and up to the depth of 2 m.

Pterosiphonia bipinnata (Postels et Ruprecht) Falkenberg

Falkenberg, 1901: 273.

Базионим: *Polysiphonia bipinnata* Postels et Ruprecht, 1840: 22.



Подписи к рисункам

1, 2. Свежесобранные растения *Pterosiphonia bipinnata*. 3. Увеличенный фрагмент слоевища. 4. Кустики, произрастающие на литорали.

Густые, нежные, красновато-коричневые сложноразветвленные кустики до 20 см высоты. Прикрепляются к субстрату подошвой. Дополнительно у них развиваются стелющиеся побеги. Ветвление боковых ветвей правильное, поочередное, 5–6 порядков, осуществляется в одной плоскости. Ветви первого и второго порядков расставленные, последних – сближенные и согнутые. Вершины ветвей имеют характерные пирамидальные очертания и изящный ажурный рисунок. Нити, формирующие слоевище, характеризуются полисифонным строением. Сегменты, из которых они состоят, образованы одним центральным и 9–16 периферическими клетками-сифонами. Тетраспорангии развиваются на веточках ограниченного роста. Цистокарпы имеют крупные размеры.

Обычный вид флоры нижнего горизонта литорали и верхней сублиторали.

Description: Thallus is soft, profusely branched in one surface plane, reddish-brown, reaching 20 cm tall, attached to the substrate by a holdfast with additional prostrate rhizoidal outgrowths. Filaments composing the thalli are polysiphonous, composed of 9–16 pericentral cells surrounding the axial cell. Tetrasporangia develop on the determinate branches. Cystocarps are large.

Habitat: This common species occurs in the lower intertidal and upper subtidal areas.

Neorhodomela larix (Turner) Masuda

Masuda, 1982: 308.

Базионим: *Fucus larix* Turner, 1819: 23.



Темные, оливково-бурые, почти черные, упругие, хрящеватые, густо разветвленные кустики 5–15 см высоты, с небольшой подошвой. Главная ось и боковые ветви вальковатые, 1,5–2 мм толщины у основания и 0,5–1 мм у вершины. Слоевище густо покрыто короткими шиловидными веточками и побегами ограниченного роста, на которых развиваются укороченные побеги второго порядка и шиповатые иростые или сложные веточки 670–800 мкм толщины. Боковые ветви и нобеги расположены спирально. На верхушках ветвей абаксиально в зигзагообразной манере

развиваются однорядные трихобласты. Длина шипиков в верхней трети ветвей нарастает постепенно. При этом метелки, как у других видов рода, не формируются. Тетраспорангии развиваются парами на стихидиях или на веточках ограниченного роста, иногда они встречаются на веточках неограниченного роста. Цистокарпы крупные.

Произрастает на защищенных пологих участках песчано-галечной и песчано-валунной литорали, в литоральных ваннах и сублиторальной кайме.

Подписи к рисункам

1, 2. Свежесобранные растения *Neorhodomela larix*. 3. Кустики, произрастающие в литоральной зоне на песчано-гравийном грунте.

Description: Thallus is stout, rigid, cartilaginous, olive-brown or almost black, branched, reaching 5–15 cm tall, attached by a small holdfast. The main axis and lateral fronds are densely covered with short subulate shoots and determinate branches, which are whorled around them spirally like a bottlebrush. Indeterminate branches are rare. Tetrasporangia develop in pairs on the stichidia or on the determinate branches; sometimes they develop on indeterminate branches. Cystocarps are large.

Habitat: This perennial species occurs in protected acclivous intertidal areas, rockpools and subtidal fringe. It forms mats on the substrates made with sands and pebbles or sands and boulders.

Odonthalia corymbifera (Gmelin) Greville

Greville, 1830: 1.

Базионим: *Fucus corymbiferus* Gmelin, 1768: 124.



Подписи к рисункам

1. Женское растение *Odonthalia corymbifera* с цистокарпами. 2. Увеличенный фрагмент фертильной ветви.

Плотные, плоские, неправильно или попеременно разветвленные в одной плоскости кустики до 15–25 см высоты, с небольшой подошвой. Цвет растений коричневато-красный, темно-каштановый. Ветвление поочередное, 5–6 порядков. Чередующиеся ветви развиты неравномерно и поэтому в местах их отхождения могут появляться пучки. Чаще ветвление одностороннее или неправильно поочередное. Главный побег и основные боковые ветви линейные, 2–5 мм ширины. Верхушки ветвей имеют щитовидные очертания. Пазухи боковых ветвей закругленные, центральная жилка на ветвях слабо заметна. Если она есть, то широкая и плоская, но чаще всего отсутствует. Сложные веточки 3–4-го порядков с клиновидными прямыми или серповидно согнутыми шипиками 1–2-х порядков, в разной степени редуцированными. Иногда они вовсе отсутствуют. В сложных веточках заметное развитие наблюдается порой только у нижнего абаксиального шипика, то есть направленного от оси, и адаксиального – направленного к оси. У старых растений по краю боковых ветвей образуются короткие оттопыренные адвентивные веточки ограниченного роста. На них и на сложных веточках последних порядков развиваются тетраспорангии и цистокарпы.

Один из наиболее массовых видов. Произрастает в сублиторали на валунных грунтах в диапазоне глубин 1–10 м в местах с повышенной и умеренной прибойностью.

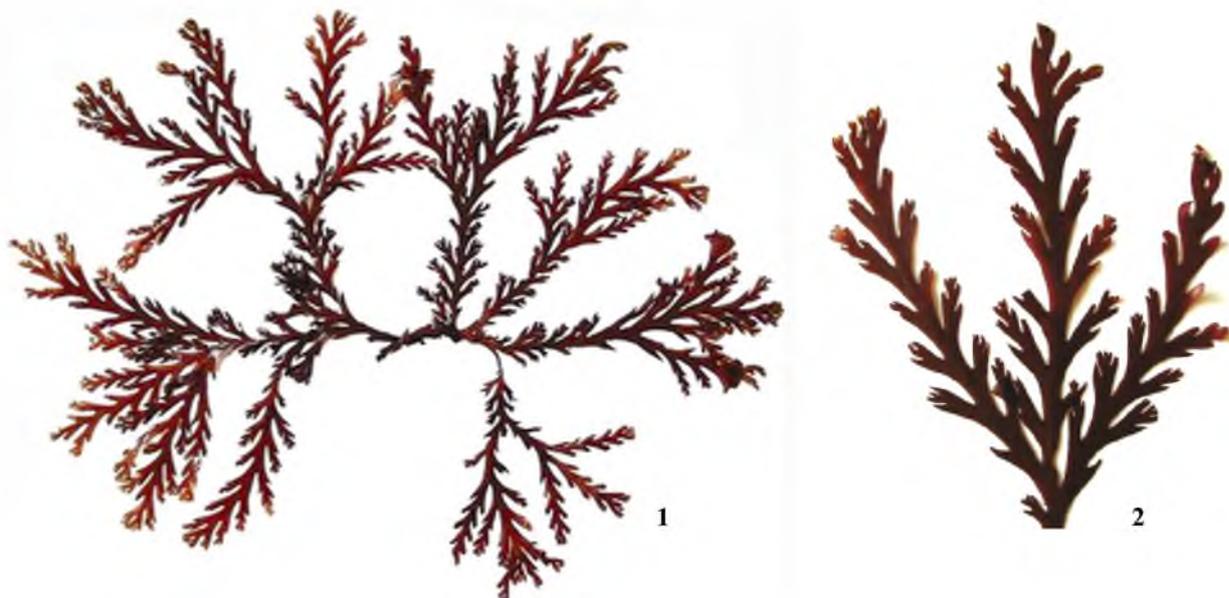
Description: Thallus is rigid, flattened, brownish-red or chestnut-brown in color, disorderly or alternately branched in one surface plane, reaching up to 15–25 cm tall, attached by a small discoidal holdfast. The oldest plants have branches of 5–6 orders. The main shoot and lateral branches are linear, up to 2–5 mm wide; lateral branches have rounded sinuses and slightly visible central midrib. If present, the midrib is broad and flat; however it is most often absent. Tetrasporangia and cystocarps develop on short adventitious determinate branches or on the complex branchlets of the last orders.

Habitat: This species is one of the most abundant, occurring on hard substrates in the subtidal areas at depths of 1–10 m. It grows in places with moderate or strong surf.

Odonthalia dentata (Linnaeus) Lyngbye

Lyngbye, 1819: 9.

Базионим: *Fucus dentatus* Linnaeus, 1767: 718.



Подписи к рисункам

1. Свежесобранное растение *Odonthalia dentata* из Тауйской губы. 2. Увеличенный фрагмент ветви.

Плоские пленчатые коричневато-красные кустики до 20 см высоты, прикрепляются подошвой. У старых растений в самом основании имеется вальковатый или уплощенный стебелек. Ветви линейные, клиновидно суженные к основанию. Ветви 5–6 и более порядков. У двух первых порядков ветвление неправильно поочередное, у последних порядков, напротив, оно строго поочередное и достаточно равномерное. Все растение развивается в одной плоскости. К верхушке ветви постепенно становятся короче, и весь куст приобретает ромбовидные или близкие к нему очертания. Пазухи ветвей закругленные. Последние порядки ветвления представлены сложными веточками ограниченного роста с ширококлиновидными короткими шипами, часто имеющими вид крупных острых или закругленных зубцов, расположенных по краю ветвей. В нижней части линейных ветвей развиваются крупные ширококлиновидные шипики. Основные боковые ветви до 4,2 мм ширины, с узким ребром, особенно хорошо прослеживающимся в ветвях двух первых порядков. Репродуктивные органы образуются на специальных адвентивных веточках, появляющихся в пазухах ветвей ограниченного роста.

Один из наиболее массовых видов. Поселяется на жестких грунтах от нижней литорали и до глубины 10–15 м, хорошо переносит сильное волнение. Активно участвует в формировании пояса глубоководных багрянок.

Description: Thallus is flattened, membranous, brownish-red, up to 20 cm tall, attached by a discoidal holdfast. Old plants have a short cylindrical or flattened stipe. Branching occurs in one surface plane; branches are linear and cuneiformly narrowed at the base, with rounded sinuses. The oldest plants have branches of 5–6 and more orders. Main lateral branches are up to 4.2 mm wide, with a narrow midrib. Reproductive structures develop on special adventitious branchlets that develop in the sinuses of the determinate branches.

Habitat: This species is one of the most abundant, occurring on the hard substrates from the lower intertidal area and up to the depths of 10–15 m. It is well-adapted to a strong wave exposure.

Odonthalia ochotensis (Ruprecht) J. Agardh

J. Agardh, 1863: 897.

Базионим: *Atomaria ochotensis* Ruprecht, 1850: 20.



Плотные, уплощенные, неправильно поочередно и попеременно разветвленные кустики 20–30 см высоты. Цвет растений коричнево-красный. Ветвление густое и многократное. Самые старые растения имеют ветви 6–7-го порядков. Центральная ось и нижние боковые ветви с множественными адвентивными веточками. Главный побег и основные боковые ветви у многолетних растений вальковатые, ветви последующих порядков плоские, узколинейные, 0,5–2 мм ширины, с округлыми пазухами, слабовыпуклой центральной жилкой. Простые ветви имеют вид клиновидных и мелкозубчатых шипиков. Сложные ветви покрыты разветвленными шипиками двух порядков. Шипики первого порядка клиновидные с острой верхуш-

кой, шипики второго порядка широко- или узкоклиновидные или же мелкозубчатые. Тетраспорангии и цистокарпы развиваются в шипиках на верхушках ветвей. Цистокарпы овальные, с широким горлом и шпорцем, развивающимся с абаксиальной стороны в нижней части, встречаются группами, собраны в зонтики, реже в кисти.

Обычный вид нижней литорали и верхней сублиторали.

Подписи к рисункам

1, 3. Увеличенный фрагмент боковой ветви (1) и отдельное многолетнее растение (3) *Odonthalia ochotensis*. 2. Слоевище *O. ochotensis* под водой.

Description: Thallus is rigid, flattened, brownish-red, profusely and freely branched, up to 20–30 cm tall. The oldest plants have branches of 6–7 orders. In several-years old plants, central axis and lower lateral branches are cylindrical, whereas branches of the next orders are flattened, with a midrib. Tetrasporangia and cystocarps are produced in stichidium-like simple branchlets. Cystocarps are oval, with a wide opening, gathered in umbels or in clusters (more rarely).

Habitat: This species occurs in the lower intertidal and upper subtidal areas.

Odonthalia setacea (Ruprecht) Perestenko

Перестенко, 1977: 36.

Базионим: *Atomaria setacea* Ruprecht, 1850: 23.



Подписи к рисункам

1. Свежесобранное стерильное растение *Odonthalia setacea*. 2. Свежесобранное фертильное растение *O. setacea* с тетраспорами.

Мягкие, плоские, темно-красные кустики до 20–30 см высоты с поочередным ветвлением. Главная ось и боковые ветви первого порядка в основании сдавленно-цилиндрические или вальковатые, у вершины плоские, до 2 мм ширины. Ветвление слоевища осуществляется в одной плоскости. Пазухи ветвей округлые, редко щелевидные. Характерный облик растениям придают длинные неразветвленные ветви, развивающиеся в основании ветвей почти всех порядков ветвления и сложные веточки ограниченного роста с шиловидными шипиками 2–3-х порядков. Эти шипики часто слегка завернуты вовнутрь и образуют подобие щитка. Все растение имеет постоянную правильную организацию и изящный вид. Боковые ветки из-за последовательного изменения длины отходящих от них боковых ветвей приобретают пирамидальные очертания. У женских гаметофитов из-за обильного развития цистокарпов образуются густые темноокрашенные пучочки. Цистокарпы у этого вида хорошо заметны невооруженным глазом, очень крупные, до 1,3 мм в поперечнике.

Обычный вид сублиторали. Встречается до глубины 15–20 м.

Description: Thallus is soft, flat, dark red, alternately branched in one surface plane, reaching 20–30 cm tall. The main axis and lateral branches of the first order are flattened-cylindrical or cylindrical in their basal portion, and becoming flat, up to 2 mm wide in the upper portion. The plants bear characteristic long unbranched laterals, arising at the base of branches of almost all orders, and also complex determinate branches with subulate spines of 2–3 orders. These spines are often slightly incurved. The whole plant has a constant regular organization and elegant appearance. Female gametophytes develop dense dark-colored clusters because of the abundant cystocarp development. In this species, cystocarps are very large, up to 1.3 mm in diameter and clearly visible to the naked eye.

Habitat: This species is common in the subtidal area up to the depths of 15–20 m.

Rhodomela tenuissima (Ruprecht) Kjellman

Kjellman, 1875: 6.

Базионим: *Fuscaria tenuissima* Ruprecht, 1850: 29.



1



2



3

Жесткие, хрящеватые кустики, темно-коричневого, почти черного цвета, до 10–12 см высоты. Прикрепляются подошвой, от которой развиваются один или несколько побегов. Главная ось вальковатая, до 0,6 мм в поперечнике. Ветвление частое, 5–6 порядков. Боковые ветви также вальковатые, резко утончаются и укорачиваются у каждого нового порядка ветвей, располагаются по спирали. Ветви первых порядков, особенно в нижней части слоевища, длиннопрутовидные, последних – короткие

шиловидные, почти нитевидные. Дополнительные побеги мягкие, тонкие, а иногда почти нитевидные, двух типов: короткие стерильные и длинные фертильные. У молодых растений обильно развиваются тонконитевидные веточки последнего порядка. Во внутренней части растений развивается пучок крупноклеточных нитей. В нем выделяются центральная нить, перицентральные и окружающие их нити. Коровая обертка состоит из 3 и более слоев толстостенных густо пигментированных клеток. Растения двудомные. Цистокарпы, сперматии и тетраспоры развиваются на веточках двух последних порядков.

Растет на скалистой литорали и в сублиторальной кайме одиночными растениями или небольшими группами.

Подписи к рисункам

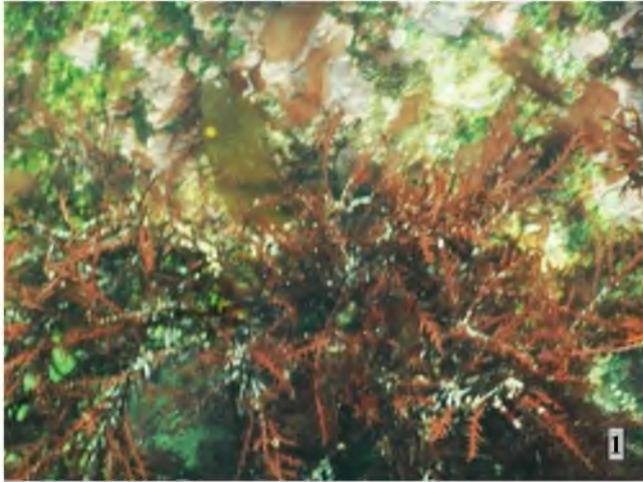
1–3. Ветка молодого стерильного (1) и многолетних фертильных растений *Rhodomela tenuissima* (2, 3).

Description: Thallus is rigid, cartilaginous, dark brown or almost black, freely branched, reaching 10–12 cm tall, with one or several long shoots developing from the holdfast. Plants are dioecious. Cystocarps, spermatia and tetraspores develop on the branchlets of the last two orders.

Habitat: This species occurs on rocks in the intertidal area and in the subtidal fringe.

Ptilota filicina J. Agardh

J. Agardh, 1876: 76.



Уплощенные, многократно попеременно разветвленные кустики до 20–30 см высоты. Главная ось и боковые ветви узколинейные, уплощенные или плоские, 2–2,5 мм ширины, поочередно разветвленные в одной плоскости. По краям основных ветвей развиваются пары разных по форме и размерам боковых ветвей, одна из которых неограниченного, другая ограниченного роста. Последняя имеет форму ланцетовидного или длинно-эллиптического листочка 3–5 мм длины с ровным, пильчатым, иногда реснитчатым краем. Органы размножения развиваются на каждой из супротивных боковых веточек. Покрываемые корой веточки формируют обертку гоимобласта, прикрывают его по всей высоте.

Широко распространен на валунных и скалистых грунтах в диапазоне глубин 0–10 м в условиях повышенной и умеренной прибойности. Vegetирует не менее 3–4 лет.

Подписи к рисункам

1. Подводные заросли *Ptilota filicina*. 2, 3. Кустик *P. filicina* (2) и увеличенный фрагмент ветвей, несущих цистокарпы (3).

Description: Thallus is a flattened bush, reaching 20–30 cm tall. Branching is in opposite pairs and appears in one surface plane. The main axis and lateral branches are narrow-linear, flattened or flat, 2–2.5 mm wide. Pairs of differently sized and shaped branchlets develop along the edges of the main branches; one of them has unlimited growth (indeterminate branchlet), whereas the other branchlet has limited growth (determinate branchlet). Determinate branchlets appear as long-lanceolate or elliptic leaflets of 3–5 mm at length, with smooth or serrated margins. Reproductive structures develop on each oppositely positioned leaflet.

Habitat: This perennial species is widely distributed, growing on boulders and rocks at depths of 0–10 m in areas exposed to strong and moderate surf. The plants live for at least 3–4 years.

Neoptilota asplenioides (Esper) Kylin *ex* Scagel, Garbary, Golden *et* Hawkes

Scagel *et al.*, 1986.

Базионим: *Fucus asplenioides* Esper, 1804: 78.



Слоевище многократно сложным образом разветвленное, 15–25(45) см высоты. Стебель в основании слабо сдавленный, выше уплощенный. Основные ветви в верхней трети плоские, располагаются беспорядочно в одной плоскости, до 2,2 мм ширины, покрыты перистыми веточками, которые также бывают перисто разветвленными. Супротивные веточки в ветвях последних порядков с разной морфологией – простые в форме листочка и сложно рассеченные. В ветвях последнего порядка такая веточка редуцирована и представляет собой ветвь ограниченного роста. У молодых растений веточка-листочек имеет ланцетовидную или серповидную форму, ровный, слабоволнистый или остропильчатый край. Органы размножения развиваются преимущественно на веточках неограниченного роста.

Один из наиболее массовых видов багрянок. Растет на скалистых и глыбово-валунных грунтах в условиях сильного и умеренного прилива на глубинах 2–12 м.

Подписи к рисункам

1–3. Увеличенные фрагменты боковых ветвей *Neoptilota asplenioides*. 4. Подводные заросли *N. asplenioides*.

Description: Thallus is repeatedly coarsely branched, reaching 15–25(45) cm tall. Stipe is slightly compressed in the basal portion and flattened above. The main branches are flat in the upper 1/3 of their length, positioned disorderly, reaching 2.2 mm wide, bearing feathery branchlets, which are also pinnately branched and arranged in opposite pairs. Opposite branchlets have different morphologies, such as leaflets and complexly divided shoots. Leaflets are lanceolate or crescent-shaped, with flat, slightly wavy or sharply serrated margins. Reproductive structures mainly develop on indeterminate branchlets.

Habitat: This species is one of the most common red algae, occurring at depths of 2–12 m.

Bossiella compressa N. Kloczcova

Н. Клочкова, 1978: 22.



Подписи к рисункам

1. Внешний вид перисто-разветвленного стерильного растения. 2. Старое растение со множественными концептакулами. 3. Увеличенный фрагмент уплощенной веточки слоевища, несущей односторонние двухрядные концептакулы.

Кустики 4–6 см высоты, образованы обызвествленными члениками, соединенными друг с другом необызвествленными сочленениями. Все слоевище, особенно его верхняя часть, заметно уплощенное, особенно у молодых растений, с блестящей поверхностью. У основания ветвление правильно или неправильно дихотомическое, на верхушке перистое или даже дважды перистое. Центральная жилка и крыловидные выросты у члеников отсутствуют. В основании слоевища членики субцилиндрические, 1–1,5 мм высоты и такой же ширины, в верхней части 3–4 мм высоты и 1,5–2 мм ширины. Терминальные членики вытянутые, плетевидные. Женские и бесполое концептакулы крупные, с конической крышкой, 300–700 мкм в поперечнике, развиваются почти по всему слоевищу, на одной из его сторон двумя рядами. В каждом ряду может быть по 2–3, редко 4 концептакула. Мужские растения не обнаружены. У старых растений правильное расположение концептакулов рядами нарушается, но тенденция образовываться на одной стороне членика сохраняется. Общее количество концептакулов у таких интергеникул достигает 10–18.

Встречается в нижней литорали, но наиболее обычен для sublиторали на глубинах до 25 м. Возрастная и экологическая изменчивость у этого вида такова, что в определенных условиях он бывает трудноразличим с видом *Pachyarthron cretaceum* (Postels *et* Ruprecht) Manza. Старые растения *B. compressa* с вальковатыми деформированными члениками и многочисленными, беспорядочно расположенными концептакулами, возникающими в результате функционирования дополнительной меристемы, приобретают черты сходства с *P. cretaceum*.

Description: Erect shoots are 4–6 cm tall, flattened overall, especially in the young plants, with shiny surface, purplish-pink in color. Calcified intergenicula are without central midrib and wings; genicula are uncalcified. Branching is orderly or disorderly dichotomous in lower portion of shoots, pinnate in the upper portion. Intergenicula at base of shoot are subcylindrical, 1–1.5 mm long and 1–1.5 mm broad; in upper part of shoot, they are 3–4 mm long and 1.5–2 mm broad. Terminal intergenicula are often elongated. Female and asexual conceptacles are 300–700 μm in diameter, with conical roofs, borne along the lateral margins or only on one flattened face of the intergeniculum, with 2–3(4) conceptacles in each of 2 vertical rows. Male conceptacles were not found. Old plants can have up to 10–18 disorderly localized conceptacles, always on one face of the intergeniculum, due to functioning of the additional meristem.

Habitat: This species occurs in low intertidal and most often in the subtidal areas at depths of up to 25 m.

Corallina pilulifera Postels et Ruprecht

Postels & Ruprecht, 1840: 20.



1



2

Членистые, неблестящие, перисто-разветвленные, красновато-розовые или выцветающие до белого известковые кустики 2–4 см высоты. Вертикальные разветвленные побеги отходят от хорошо развитой базальной корки. Все растение и каждая боковая ветвь на 1/3 оборота свернуты по спирали. Членики центральной оси и ветвей первого порядка округло-треугольные или слабо уплощенные, плотно сомкнуты друг с другом, до 0,8 мм длины и 0,5 мм толщины. На верхушке они более крупные, с раздутой беловатой верхушкой, иногда несущей концептакулы. В прибойных местах обитания терминальные членики часто имеют вытянутую шиловидную или зазубренную форму. Сочленения, расположенные между члениками, не просматриваются. Размножается с помощью карпоспор и зонально поделенных тетраспор. Половые и бесполые концептакулы однопорные, развиваются на верхушках ветвей, адвентивные – на боковой поверхности члеников, расположены беспорядочно. Крышки концептакулов выпуклые, обычно более светлые.

Развивается во всех горизонтах литорали, в литоральных ваинах и на глубинах 0–5 м. Предпочитает хорошо аэрируемые проточные участки морского дна.

Подписи к рисункам

1. Стерильный членистый кустик, собранный в литоральной ванне. 2. Заросли вида в литоральной зоне шельфа.

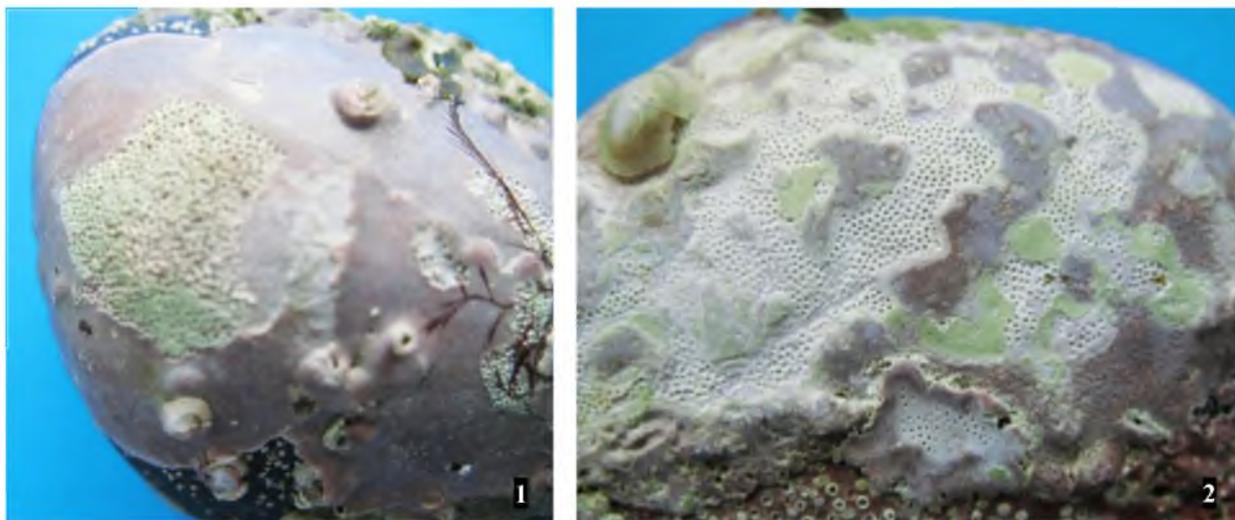
Description: Erect shoots are 2–4 cm tall from a basal crust, articulated, chalky reddish-pink or bleached-whitish in color. Intergenicula surface is not shiny. The whole plant and each lateral branch are slightly spirally twisted. Branching is pinnate. Axial intergenicula are up to 0.8 mm long and 0.5 mm thick, rounded-triangular or slightly flattened, located very closely to each other. Genicula are not seen well. In upper part of shoot, intergenicula are larger, with whitish swollen tip, which sometimes bears conceptacles. In places with high degrees of wave exposure, terminal intergenicula often have elongated thorn-like or serrated shape. Reproduction is by carpospores and zonately divided tetrasporangia. Sexual and asexual conceptacles are uniporate, develop at tips of branches; adventive conceptacles occur on the lateral sides of intergenicula. Conceptacle roofs are convex, usually lighter-colored.

Habitat: This species occurs in all zones of seaweed distribution, in rockpools and at depths of 0–5 m. It preferentially grows in the well-aerated areas with good seawater flow.

Clathromorphum circumscriptum (Strömfelt) Foslie

Foslie, 1898: 5.

Базионим: *Lithothamnion circumscriptum* Strömfelt, 1886: 20.



Подписи к рисункам

1. Фертильное, активно спороносящее слоевище из Тауйской губы. 2. Фертильная корка с разрушенными крышками концептакулов с западной Камчатки (ио: Н. Клочкова и др., 2009б).

Многолетние корки до 5–10 см в поперечнике и 2–2,5 мм толщины, блестящие, плотно соединены с субстратом всей нижней поверхностью, имеют ровный, лишенный лопастных выростов беловато-розовый край. Поверхность корок гладкая, без нитевидных бороздок, характерных для некоторых других видов данного рода. Концептакулы плоские или вогнутые, с более светлыми крышками, образуются в центральной части слоевища обширными пятнами, располагаются сближенно и образуют отчетливо выраженную фертильную зону. Бесполое концептакулы с 10–20 порами, 280–429 мкм в поперечнике, 200–264 мкм высотой, немногочисленные спорангии 156–181 × 86–125 мкм. Участки слоевища с разрушенными крышками концептакулов напоминают соты. Концептакулы у мужских и женских растений однопоровые, более мелкие. В природных популяциях они встречаются реже, чем бесполое.

Обычный вид, встречается на каменистых грунтах по всей ширине водорослевого пояса. Является одним из субдоминантов сообществ, образованных корковыми кораллиновыми водорослями и видами рода *Bossiella*.

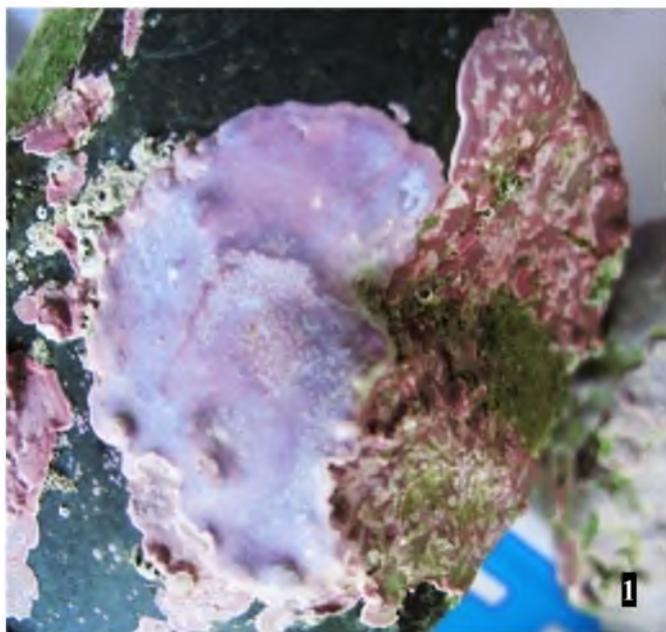
Description: Thallus is a smooth crust, with shiny surface, up to 5–10 cm in diameter and 2–2.5 mm thick, tightly adherent to the substrate. Margins are straight, without lobes, whitish-pink in color. Conceptacles are flat or concave, with light-colored roofs, positioned close to each other, and develop in the central part of thallus as large patches. Asexual conceptacles are up to 280–429 μm in diameter and 200–264 μm in height, with 10–20 pores. Sporangia are not abundant, 156–181 × 86–125 μm in size. When conceptacle roofs detach, the crust becomes riddled with holes like a honeycomb. In male and female plants, conceptacles are uniporate and smaller in size. Sexual conceptacles are found rarely.

Habitat: This perennial species is common on various stony substrates in all zones of seaweed distribution. It is subdominant in the algal communities formed by other crustose coralline algae and species from the genus *Bossiella*.

Clathromorphum compactum (Kjellman) Foslie

Foslie, 1898: 4.

Базионим: *Lithothamnion compactum* Kjellman, 1883: 101.



Серовато-фиолетовые, гладкие, блестящие, плотно прилегающие к субстрату равномерно толстые корки до 3–4 см в поперечнике и до 3–5 мм толщиной. Соприкасающиеся края соседних корок образуют валикообразные утолщения. Поверхность корки иногда пересекается нитевидными бороздками. Концептакулы, с вогнутыми или почти плоскими крышками, отчетливых фертильных зон не образуют. У бесполовых концептакулов крышки многопоровые, у половых – однопоровые. Узкая краевая полоса остается стерильной.

Растение живет в течение нескольких лет. Корки после спороношения и разрушения концептакулов регенерируют. У них нарастает периталий, и в нем формируются новые концептакулы.

Данный вид имеет очень широкое распространение в водах Северного полушария и встречается по всему Дальнему Востоку. Обычно он селится на скалистом грунте, камнях, гальке, раковинах моллюсков в широком диапазоне глубин. Часто поднимается на литораль. Предпочитает высокую прибойность, олиготрофные воды.

Подписи к рисункам

1. Фертильное, активно спороносящее слоевище *Clathromorphum compactum*. 2. Фертильная (слева) и стерильная (справа) корки с характерными нитевидными бороздками и валикообразным утолщением в месте соприкосновения друг с другом.

Description: Thallus is a smooth thick grayish-violet crust, with shiny surface, up to 3–4 cm in diameter and 3–5 mm thick, tightly adherent to the substrate. Conceptacles have concave or almost flat roofs; no definite fertile zones are formed on the thallus. Sexual and asexual conceptacles have uniporate and multiporate roofs, respectively. The narrow band along margins remains sterile. This species is perennial and lives for several years. The crust regenerates after the release of spores, and a new perithallium develops.

Habitat: This species is common in different depths and occurs on pebbles, rocks, stones and mollusc shells. It is common in places with high degrees of wave exposure and in the oligotrophic waters.

Leptophytum laeve Adey

Adey, 1966: 324.



Слоевище имеет вид плоских или повторяющих неровности субстрата достаточно тонких известковых корок 130–300 мкм толщины. На плоском субстрате они имеют правильные округлые очертания, могут достигать 1,5–6 см в поперечнике. Обычно же корки обволакивают небольшие камешки и гальку. Цвет свежих растений серо-фиолетовый, светлый или более темный. Поверхность стерильных растений гладкая, блестящая. У фертильных растений она менее блестящая. Края растений обычно ровные или с широкими неглубокими веерообразными лопастями. Растущий край с узкой беловатой каймой. Концептакулы крупные, плоские, чуть подняты над поверхностью, с множеством пор.

Вид имеет очень широкое распространение у российского побережья Дальнего Востока. Встречается в нижней литорали и сублиторали на гальке, раковинах крупных брюхоногих моллюсков, мелких валунах.

Подписи к рисункам

1. Фертильное, активно спороносящее слоевище *Leptophytum laeve*. 2. Увеличенный фрагмент корки с округлыми отверстиями после сбрасывания крышки концептакулов.

Description: Thallus is a thin calcareous crust (130–300 μm thick), flat or mimicking the roughness of substrate. Color is grey-violet, light or slightly darkened. The surface of sterile plants is smooth and shiny, and less shiny in fertile plants. Crust margins are strait or with broad, small, fan-like lobes and narrow whitish edge. On flat substrate, crusts are roundish, up to 1.5–6 cm in diameter. Usually, crusts cover small stones and pebbles. Conceptacles are multiporate, large, slightly raising above the crust surface, with flat roofs.

Habitat: This species is common in the low intertidal and subtidal areas. It occurs on pebbles, small boulders and large gastropod shells.

Lithothamnion sonderi Hauck

Hauck, 1883: 273.



Известковые корки, плотно сцепленные с субстратом, 2–6 см в поперечнике. По всей центральной части корки развиваются широко расставленные друг от друга небольшие сосочкообразные выросты или небольшие бугорки до 3 мм высоты. Они почти никогда не сливаются друг с другом. Края корок широкие, ровные, плотно сцеплены с субстратом и никогда не приподнимаются. Широкая более светлая краевая часть корки часто гладкая и стерильная, иногда с утолщенным валиком. Концептакулы образуются на боковой поверхности сосочкообразных выростов и между ними. Иногда они появляются в краевой зоне, когда она занимает более 1/3 общей площади поверхности корки. Крышки концептакулов выпуклые, имеют округлые очертания. У бесполов растений они многопоровые, у половых однопоровые.

Растет на скалистых и валунно-глибовых грунтах на глубинах 1–7 м совместно с другими корковыми кораллиновыми водорослями. Часто встречается на раковинах морских блюдечек, гастропод и т.п. Поселяется на каменистых грунтах в литорали и сублиторали.

Подписи к рисункам

1. Камень, обросший корками *Lithothamnion sonderi*. 2. Покрытие корками *L. sonderi* морского дна.

Description: Thallus is a calcareous crust up to 2–6 cm in diameter. Small protuberances and warts (up to 3 mm high) develop on its entire central part. Crust margins are broad, straight, tightly adherent to the substrate, and never lifted. The broad lighter-colored marginal band is often smooth and sterile. Conceptacles develop on the lateral surface of the protuberances and warts or between them. Sometimes, conceptacles appear in the marginal zone, when it occupies more than 1/3 from the total crust surface. Conceptacle roofs are convex and roundish. Sexual and asexual conceptacles have uniporate and multiporate roofs, respectively.

Habitat: This species occurs on rocky and stony substrates at depths of 1–7 m, together with other crustose coralline algae. It often grows on the gastropod and bivalve shells.

Phymatolithon lamii (Lemoine) Chamberlain

Chamberlain, 1991: 219.

Базионим: *Lithophyllum lamii* Lemoine, 1931: 15.



Слоевидице в виде гладких или морщинистых толстых, лишенных выростов и бугорков корок, до 6 см в поперечнике и 4 мм толщины. Молодые корочки более или менее округлые, старые теряют правильные очертания, особенно при слиянии и формировании коркообразного массива. Поверхность корок матовая, в зоне роста она слабо блестящая. Края корок без утолщенного гребня со светлой каймой, плотно срастаются с субстратом или при соприкосновении с другими корками приподнимаются и наплывают друг на друга. На поверхности корки развивается слой нефотосинтезирующих слизывающихся эпителиальных клеток. Споровые и бесполое концептакулы располагаются по всему слоевищу, глубоко погружены в корку, покрыты толстой, светлой, почти белой крышкой. После созревания концептакула она сбрасывается, на корке появляются глубокие округлые или щелевидные отверстия. Крышки бесполое концептакулов многопоровые.

Обитает на скалистом грунте в широком диапазоне глубин: на литорали, в сублиторальной кайме.

Подписи к рисункам

1. Корки *Phymatolithon lamii*, покрывающие мелкую гальку, собранную в литоральной зоне.
2. Бентосное сообщество, развивающееся в литоральной зоне с участием *P. lamii* (розовые корки, покрытые домиками усоногих рачков).

Description: Thallus is a smooth or wrinkled thick crust with calcareous surface, slightly shiny in the growth zone, without protuberances and tubercles, up to 6 cm in diameter and 4 mm thick. Young crusts are more or less rounded; old crusts are shapeless. Margins do not have a thickened ridge with whitish edges, tightly adhere to the substrate or are lifted and spread on the top of adjoining crusts when come into a contact. Reproductive conceptacles occur on the entire crust surface in deeply embedded chambers covered with a thick, light or almost bleached roof. After conceptacle maturation, the roofs detach and the crust becomes covered with deep spherical or cleft-like cavities. Roofs of asexual conceptacles are multiporate.

Habitat: This species occurs on rocks in the low intertidal and subtidal areas.

Phymatolithon lenormandii (Areschoug) Adey

Adey, 1966 : 325.

Базионим: *Melobesia lenormandii* Areschough, 1852: 514.



Тонкие, гладкие или повторяющие неровности субстрата, плотно прилегающие к нему и сливающиеся друг с другом, розовато-фиолетовые корочки, до 0,35 мм толщины и около 3 см в поперечнике. Края корочек неровные, лопастные, вальковатые, более светлые, чем остальное слоевище, с более или менее выраженными концентрическими полосами. Гипоталлий многослойный, резко сменяется периталлием. Эпиталлий состоит из 1–2 слоев клеток. Бесполое концептакулы тесно сближенные, до 0,4 мм в поперечнике, выпуклые, с уплощенным верхом и многочисленными порами, половые – от полусферических до почти конических, однопоровые. Корки соседних слоевищ сливаются, однако никогда не образуют сплошного корового массива. В результате, с поверхности корки хорошо просматриваются небольшие по площади участки субстрата.

Встречается на галечных и валунных грунтах на глубинах до 15 м.

Подписи к рисункам

1. Лопастные корки *Phymatolithon lenormandii* с бесполоыми многопоровыми концептакулами, имеющими выпуклую светлую крышку. 2. Стерильные корки *P. lenormandii* в смешанном сублиторальном сообществе корковых кораллиновых.

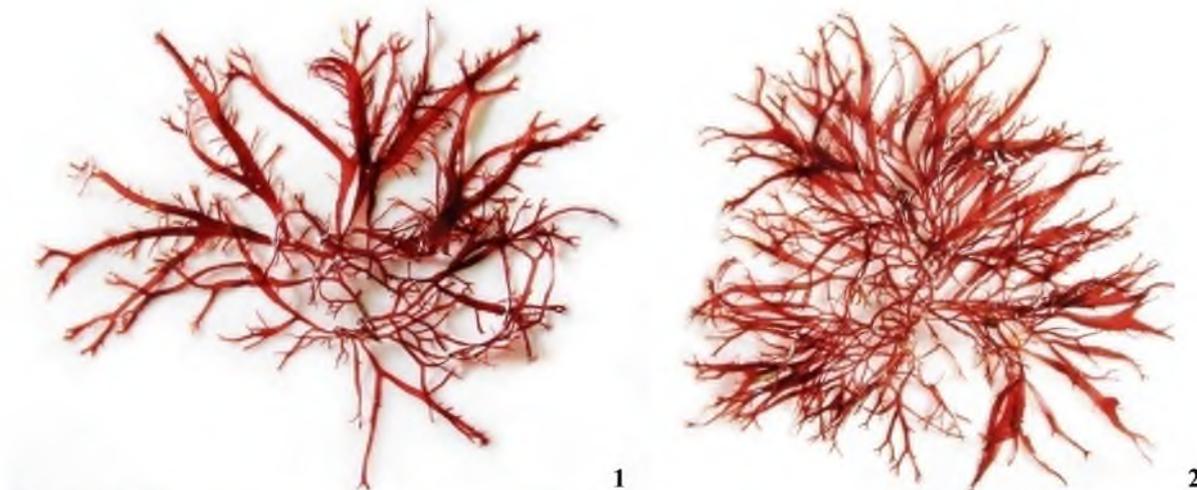
Description: Thallus is a thin calcareous crust, pinkish-violet, up to 3 cm in diameter and 0.35 mm thick, smooth or mimicking the roughness of substrate, tightly adherent. Margins are paler, rough, lobed and roundish, with more or less defined concentric bands. Hypothallium is multilayered and abruptly replaced by perithallium. Epithallium is composed of 1–2 cell layers. Multiporate asexual conceptacles are up to 0.4 mm in diameter, convex, positioned close to each other, with a flattened roof. Uniporate sexual conceptacles are hemispherical to almost conical. Crusts of the neighboring plants merge, but they never form a solid crust cover on the substrate.

Habitat: This species occurs on pebbles and boulders at depths of up to 15 m.

Fimbrifolium dichotomum (Lepechin) Hansen

Hansen, 1980: 208.

Базионим: *Fucus dichotomus* Lepechin, 1775: 479–480.



Жесткие, темно-бордовые, многократно разветвленные кустики до 8–11 см высоты с поочередными и дихотомическими ветвями, имеющими простую или вильчатую заостренную верхушку, в нижней части они вальковатые или уплощенные, в верхней – плоские. Боковые ветви линейные, неравномерной ширины, зауживаются у основания и верхушки, в местах разветвления расширены до 3 мм. По краю ветвей и, часто, у вершины развиваются короткие, 0,2–1,2 мм, оттопыренные пролификации. Они могут густо покрывать веточки с обеих сторон, иногда они редкие или отсутствуют. Клетки наружного слоя коры не образуют сплошного покрова, они меньше, чем клетки подстилающего внутреннего слоя. Сердцевина крупноклеточная. Цистокарпы крупные, выступающие над поверхностью, развиваются по краю боковых ветвей. Тетраспоры зональные, образуются в боковых пролификациях, интеркалярно среди клеток коры.

Растет на каменистых грунтах, преимущественно валунных и скальных, на глубинах до 20 м. Часто встречается как эпифит багряных водорослей.

Подписи к рисункам

1, 2. Свежесобранные образцы *Fimbrifolium dichotomum* в период закладки органов размножения.
3. Ювенильные растения под водой.

Description: Thalli are rigid, dark burgundy, bushy, multiply branched, up to 8–11 cm tall. Branching is orderly or dichotomous, and the tips of fronds are simple or acuminate and forked. Lateral branches are linear, flattened, with short (0.2–1.2 mm long) proliferations on the margins, unevenly broad and narrower in the basal portion and near the apices. Meddula is composed of large cells. Large cystocarps develop on the margins of the lateral branches. Tetrasporangia are zonately divided and develop on the lateral proliferations, intercalary among the cortical cells.

Habitat: This species preferentially occurs on rocks and boulders at depths of up to 20 m.

Семейство Dumontiaceae Bory de Saint-Vincent

Dumontia contorta (Gmelin) Ruprecht

Ruprecht, 1850: 295.

Базионим: *Fucus contortus* Gmelin, 1768: 181.



Подписи к рисункам

1. Куртина, произрастающая на илистом дне в литоральной зоне шельфа. 2. Свежесобранные растения.

Нежные, неправильно разветвленные, трубчатые кустики красновато-коричневого или красновато-желтого цвета до 20 см высотой. Прикрепляются к субстрату небольшой подошвой. Боковые ветви длинные, преимущественно первого порядка, узкоцилиндрические, до 8 мм шириной. Центральная осевая нить внутренней части слоевища заметна только у его вершины. От ее клеток антиклинально отходят мутовки разветвленных нитей, образующих внутреннюю часть слоевища и кору из 1–2 слоев клеток. Тетраспороангии довольно крупные, развиваются в коровом слое. Гонимобласты мелкие, погруженные, развиваются по всему слоевищу.

Плотных самостоятельных зарослей не образует, растет одиночными растениями или небольшими группами в среднем и нижнем горизонтах литорали. Часто встречается в литоральных ваннах. Относится к числу сезонных эфемеров.

Description: Soft, reddish-brown or reddish-yellow, irregularly branched, tubular fronds up to 20 cm tall, filled with watery mucilage, attached by a small disc. Lateral branches are long, narrow-cylindrical, up to 8 mm wide. Cortex is 1–2 cells thick. Tetrasporangia are large, develop in the cortex. Gonimoblasts are small, embedded in the thallus, developing on its entire surface.

Habitat: This seasonal ephemeral species occurs solitary or on groups, in the middle and low horizons of the intertidal areas. It does not form dense cover on the substrate.

Neodilsea yendoana Tokida

Tokida, 1943: 96.



Плотные, слизистые на ощупь цельные или рассеченные пластины овальной или неправильной формы, до 8 см высоты и 5 см ширины, с ровными или слабоволнистыми краями. Вершина пластины округлая, основание с более или менее выраженной ножкой. Поверхность пластины обычно с поперечными морщинами. Внутренняя часть пластины сформирована нитчатой сердцевинной, подкоркой и многослойной корой. Среди клеток коры часто встречаются карпогонные и ауксиллярные нити. Тетраспоры и крупные, хорошо различимые гонимобласты развиваются по всей поверхности пластины с обеих ее сторон.

Встречается в нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали на глубинах до 4 м. Растет одиночными плотными куртинами. Под действием солнечной радиации растения выгорают до светло-желтого цвета.

Подписи к рисункам

1. Литоральные выбросы *Neodilsea yendoana* на песчаном берегу. 2. Куртина *N. yendoana* под водой.

Description: Thallus is a dense, slimy, entire or cleft blade, oval or irregular in shape, with straight or slightly wavy margins, reaching 8 cm long and 5 cm wide, with more or less defined holdfast. The top of blade is rounded, and surface usually has transverse wrinkles. In cross-section, the blade is formed by a filamentous medulla, subcortex and multilayered cortex. In the cortex, carpo-gonial and auxiliary filaments often occur. Tetraspores and large gonimoblasts develop on both sides of the blade on its entire surface.

Habitat: This species occurs in the low horizon of the intertidal and in the subtidal areas, at depths of up to 4 m, forming thick segregate clumps. Under the sun exposure, the blades can become light yellow in color.

Gloiopeltis furcata (Postels et Ruprecht) J. Agardh

J. Agardh, 1851: 235.

Базионим: *Dumontia furcata* Postels et Ruprecht, 1840: 19.



Хрящеватые, неправильно или дихотомически разветвленные кустики, до 3–4 см высоты и до 1–1,5 мм толщины. В молодом состоянии они вальковатые, в зрелом – трубчатые. Ветви, если они образуются, неправильно вильчатые, только первого порядка. Характерной особенностью вида является формирование плотных клоновых зарослей. Базальная часть слоевища распростертая, имеет вид сплошной тонкой корки, от которой отходят вертикальные побеги. Молодые растения темно-бордовые. При сочетанном воздействии опреснения и постоянного освещения они выцветают и становятся белесыми, перед завершением вегетации могут становиться желтыми, мягко хрящеватыми. У старых фертильных слоевищ образуется внутренняя полость. Тетраспорангии развиваются в корвом слое, по всему слоевищу.

Широко распространенный вид флоры. Растет на скалах, валунах, валунно-глыбовой россыпи в условиях различной прибойности. В верхнем горизонте литорали формирует самостоятельный пояс. Наиболее плотные заросли

образует у верхнего уреза воды. Хорошо выносит иссушение, небольшое распреснение и интенсивное воздействие солнечного света.

Подписи к рисункам

1. Плотные литоральные заросли *Gloiopeltis furcata*. 2. Плотные клоновые заросли *G. furcata* на камне.

Description: Thalli are up to 3–4 cm tall and 1–1.5 mm thick, cartilaginous, irregularly dichotomously branched, cylindrical when young and tubular when mature. The apices are simple or furcated. The basal part of the thallus is a continuous thin perennial crust, with vertical annual shoots originating from it. Young plants are dark burgundy in color. Due to desalination and constant exposure to sunlight, the color fades and the plants become whitish or yellow and soft cartilaginous. Old fertile plants develop cavity inside their thalli. Tetrasporangia develop in the cortex and are scattered on the entire thallus.

Habitat: This species is common on rocks and boulders in habitats exposed to surf, forming tight cover in the upper horizon of the intertidal areas. It is well adapted to desiccation, moderate desalination and intensive sunlight.

Turnerella mertensiana (Postels et Ruprecht) Schmitz

Schmitz, 1889: 441.

Базионим: *Iridaea mertensiana* Postels et Ruprecht, 1840: 18.



Крупные, кожистые, грубые на ощупь, цельные или разорванные на лопасти, кроваво-красные сидячие пластины до 40 см в поперечнике. Их толщина с возрастом меняется от 0,25 до 0,6 мм. Прикрепляются к субстрату небольшой округлой подошвой. Лопасты пластины образуются путем неравномерного маргинального роста и в результате разрывов. Сердцевина образована тонкими переплетенными клеточными нитями, подкорка – округлыми или звездчатыми клетками, кора – мелкими пигментированными клетками, собранными в короткие двух-трехрядные нити. В коровом слое развиваются крупные светопреломляющие железистые клетки. Гонимобласты развиваются в коровом слое по всей поверхности слоевища, сперматангии образуются на апикальных клетках коровых нитей, собраны в сорусы. Спорофит представляет собой небольшие корочки.

Широко распространенный многолетний вид. Скоплений не образует, селится на глубинах 10–20 м на границе каменистых и илистых грунтов.

Подписи к рисункам

1. Свежесобранное многолетнее растение *Turnerella mertensiana*. 2. Растение *T. mertensiana* под водой.

Description: Thallus is a leathery, thick, blood-red sessile blade up to 40 cm in diameter and 0.25–0.6 mm thick. It lacks a stipe and attaches to the substrate by a small discoidal holdfast. Older blades split and become lobed and tattered. Meddula is formed by thin twisted filaments. Subcortex consists of spherical or stellate cells and cortex is formed by small pigmented cells connected as 2–3 cells-long filaments. The large light-refractive glandular cells develop in the cortex. Gonimoblasts develop in the cortex and are scattered on the entire thallus. Spermatangia are in sori and develop on the apical cells of the cortex filaments. Sporophyte is a small crust.

Habitat: This perennial species is widely distributed at depths of 10–20 m.

Семейство Gigartinaceae Kützing

Chondrus platynus (C. Agardh) Ruprecht

Ruprecht, 1850: 224.

Базионим: *Halymenia platynus* C. Agardh, 1822: 206.



Подписи к рисункам

1. Растения *Chondrus platynus*, произрастающие в литоральной зоне. 2. Зрелый женский гаметофит с крупными цистокарпами и отверстиями на терминальных лопастях после их разрушения.

Слоевище в виде плоского разветвленного кустика каштаново-карминного цвета до 9 см высоты. Прикрепляется к грунту небольшой подошвой. Стебелек у самого основания вальковатый или сдавленный, в верхней части плоский, до 5,5 мм ширины и 3,5 см высоты. Боковые ветви ди- или трихотомические, в месте разветвления они 7–9 мм ширины. Апикальные ветви ди-, три- или политомические, короткие, до 2,5 мм ширины. Цвет молодых стерильных растений темно-бордовый, после появления органов размножения концы веточек становятся более светлыми, красновато-желтыми. У некоторых растений на верхушках боковых ветвей образуются 2–4 короткие пролификации. Сердцевина рыхлая. От ее нитей отходят длинные и тонкие ризоидальные отростки и формируют ячеистую структуру на поперечном срезе слоевища. Подкорковый слой клеток слабо выражен, состоит из 3–4 слоев. Кора образована короткими, дважды, реже трижды дихотомически разветвленными нитями. Гонимобласты крупные, до 1,8 мм в поперечнике, развиваются в сердцевине. Тетраспорангии собраны в сорусы, развиваются среди клеток коры.

Широко распространенный, массовый вид. Произрастает от нижней литорали до глубины 3–4 м на каменистом грунте в местах с различной степенью прибойности.

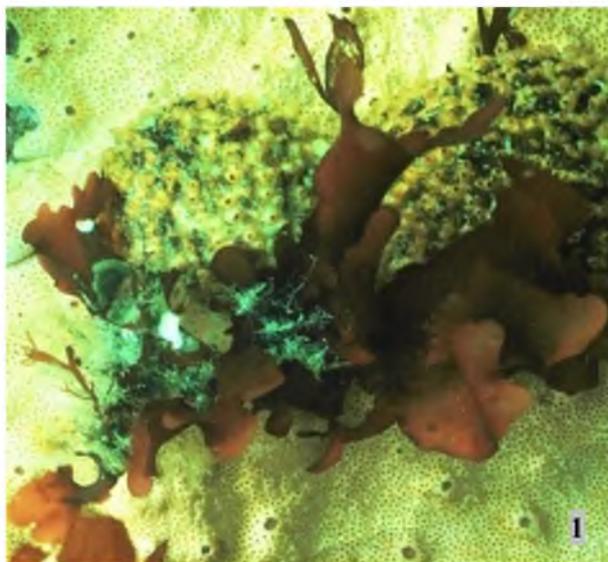
Description: Thallus is up to 9 cm tall, flat, branched, bushy, chestnut-carmine in color, attached by a small holdfast. Stipe is up to 5.5 mm wide and 3.5 cm long, cylindrical or flattened in the basal portion and flat in the upper portion. The blade is di- or trichotomously divided; branches are 7–9 mm wide in the places of branching. The apical branches are di-, tri-, or polytomous, short, up to 2.5 mm wide. The medullar part of the blade is loose. Subcortex is not distinct, consists of 3–4 cell layers. Cortex is formed by short, di- or rarely trichotomously branched filaments. Large gonimoblasts (~1.8 mm in diameter) develop in the medulla. Tetrasporangia are in sori, develop in the cortex.

Habitat: This species is widely distributed and abundant, occurring on stony substrates from the lower intertidal area up to the depths of 3–4 m, in places with different degrees of wave exposure.

Mazzaella phyllocarpa (Ruprecht) Perestenko

Перестенко, 1996[1994]: 121.

Базноним: *Iridaea phyllocarpa* Postels et Ruprecht, 1840: 18.



Плотные, упругие, желтовато-бордовые унлощенные кустики до 8–9 см высоты. В молодом состоянии – цельные, узкоовальные, ширококлиновидные или веерообразные пластинки с оттянутым узкоклинновидным основанием и небольшой мозолистой подошвой. В зрелом состоянии пластинки с боковыми ветвями в виде лопастей и пролифкаций. Коровые и подкоровые клетки собраны в дихотомически разветвленные нити, образованы яркоокрашенными мелкими клетками. Сердцевина нитчатая, рыхлая. Гонимобласты крупные, удлиненно-овальной формы, развиваются в сердцевине и образуют выпуклости с обеих сторон пластины. Тетраспорангии собраны в сорусы, развиваются от клеток внутренней коры.

Произрастает одиночно или небольшими куртинками на глубинах 4–15 м на жестких грунтах в условиях сильной и средней прибойности.

Подписи к рисункам

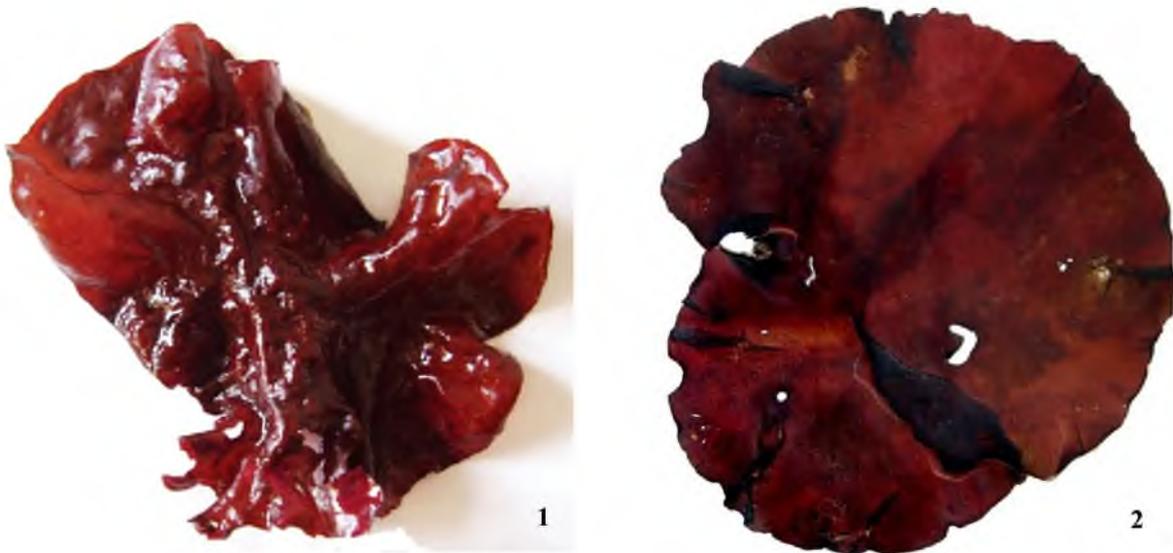
1, 2. Растения *Mazzaella phyllocarpa*, развивающиеся на мшанке (1), совместно с корковыми кораллиновыми (2). 3. Куртина разноразмерных клоновых растений *M. phyllocarpa*, развивающихся от одной базальной корки.

Description: Thallus is rigid, somewhat rubbery, yellowish-burgundy in color, reaching 8–9 cm tall. Young blades are entire, narrow-oval, wide-cuneate or fan-like in shape, with extended narrow-cuneate basal part and small callous holdfast. Mature blades are deeply cleft into irregular lobes. The medullar part of the blade is loose. Cortex and subcortex are formed by the dichotomously branched filaments, composed of small brightly pigmented cells. Gonimoblasts are large, elongated-oval in shape, develop in the medulla and bulge from the both surfaces of the blade. Tetrasporangia are in sori and develop from the subcortical cells.

Habitat: This species grows as single plants or in tufts on stony substrates at depths of 4–15 m, in areas exposed to strong and moderate surf.

Beringia castanea Perestenko

Перестенко, 1975: 1683.



Подписи к рисункам

1. Свежесобранное растение *Beringia castanea* из Тауйской губы. 2. Высушенное растение, собранное у побережья западной Камчатки (по: Н. Клочкова и др., 2009б).

Тонкие, цельные или рассеченные не более чем на 1/3 длины пластины до 20 см в поперечнике, темно-красного или коричнево-красного цвета. Прикрепляются подошвой. Форма пластин округлая или неопределенного очертания. Лопасты, если имеются, расположены радиально, достаточно глубокие. Сердцевина пластины образована разветвленными нитями, внутренней и наружной корой. Внутренняя кора образована 1–2 слоями изодиаметрических клеток. В сердцевине краевой зоны пластины образуются звездчатые изодиаметрические клетки. По направлению к основанию пластины клетки у первичных нитей сердцевины увеличиваются в размерах. Вторичные нити разрастаются и плотным кольцом окружают клетки первичных нитей. Клетки вторичных нитей также увеличиваются и начинают ветвиться. Звездчатые клетки исчезают, сердцевина становится плотной, наружная кора утолщается, клетки внутренней коры приобретают угловатую форму. Женская репродуктивная система монокарпогонная, мелко- и малоклеточная, развивается по всей пластине. Она состоит из трехклеточной карпогонной ветви, несущей несколько вспомогательных клеток. Тетраспорангии крестообразно разделенные, образуются в коровом слое пластины по всей ее поверхности.

Встречается единичными экземплярами на валунных и скалистых грунтах на глубинах 8–10 м в местах с повышенной прибойностью.

Description: Thallus is thin, reaching 20 cm in diameter, dark red or brownish-red, attached by a disc. The blade is roundish or irregular shaped, entire or deeply cleft into radially positioned lobes. The medullar part of blade is formed by branched filaments and inner and outer cortices. The inner cortex is composed of 1–2 layers of isodiametric cells. Stellate isodiametric cells develop in the medulla of the blade's marginal zone. Female reproductive system is monocarpogonial, develops on the entire blade, and consists of 3-celled carpogonial filament bearing several supporting cells. Tetrasporangia are divided crosswise and develop in the cortical layer on the entire blade.

Habitat: In Taujskaya Bay, this species occurs very rarely as solitary plants on rocks and boulders at depths of 8–10 m in areas exposed to strong surf.

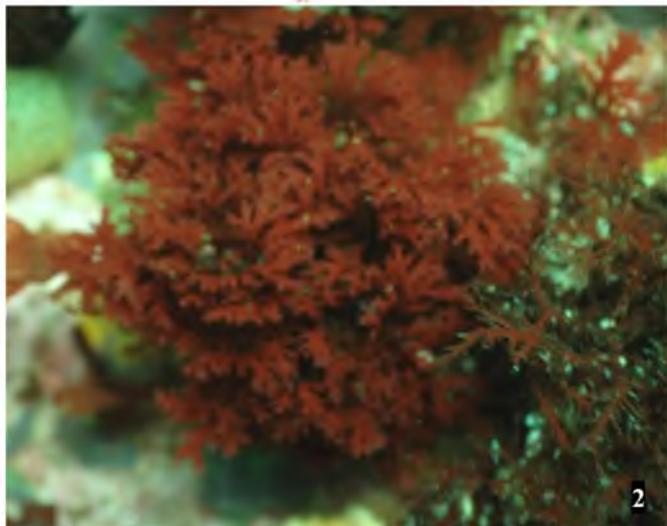
Callophyllis cornu-cervi (Perestenko) T. Klochkova, N. Klochkova et Boo

In: T. Klochkova *et al.*, 2013.

Базионим: *Ionia cornu-cervi* Perestenko, 1996[1994]: 106.



1



2

Слоевище представляет собой пластинчатый многократно густоразветвленный кустик 10–12 см высоты. Цвет растений в свежем состоянии очень характерный ярко-красный с более светлыми, практически «светящимися» кончиками веточек, в сухом – красновато-бордовый. Центральная ось не выражена. Боковые ветви нескольких порядков имеют линейную форму или расширяются в месте ветвления, их ширина от 2 до 4 мм. Тип ветвления от ди- и трихотомического, до супротивного и неправильно очередного. Характерной особенностью вида является образование веерообразных ветвей с более светлыми апикальными кончиками. Каждая из ветвей имеет одну плоскость ветвления, но разные веточки из-за разного пространственного положения лежат под углом друг к другу. В результате образуется объемный кустик. Изученные растения находились в стерильном состоянии.

Растет в сублиторальной зоне шельфа в поясе глубоководных багрянок, предпочитает скальные грунты и сильное волнение.

Подписи к рисункам

1. Свежесобранная куртина растений *Callophyllis cornu-cervi* из Тауйской губы. 2. Куртина растений *C. cornu-cervi* на каменном морском дне.

Description: Thallus is erect, bushy, 10–12 cm tall, more or less rigid, bright-red in color when fresh and dark crimson or dark burgundy in color when dried, attached by a disc. Blades are multiply divided into segments; the central axes are not distinct. They are di- or trichotomously to opposite or disorderly divided, fan-shaped, with lighter apices of the segments. Each blade divides in one surface plane; however because the individual segments are slightly convolute they appear at different angles to each other, thus forming bush-like, more or less rigid plant. Lateral branches are 2–4 mm broad, linear-shaped or broadening in the place of branching. Cortices are 1–2 cells thick, and medulla is composed of intermingled large and small cells with thick cell walls. Our collected plants were sterile.

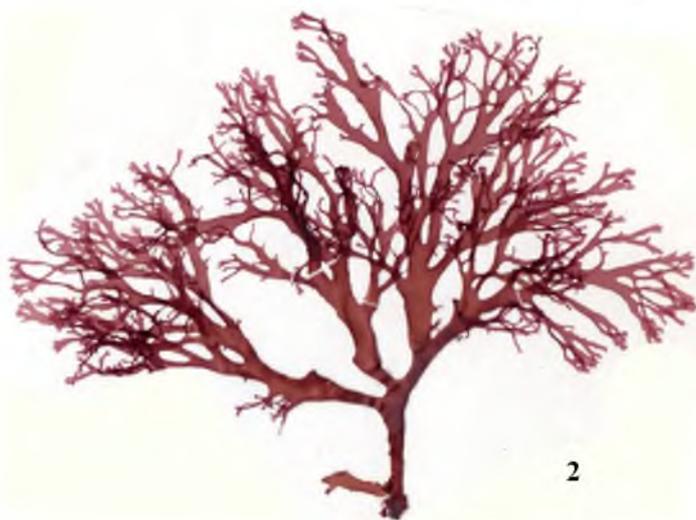
Habitat: This species occurs in the subtidal areas, together with other deep-water red algae, preferentially on rocks in places exposed to strong waves.

Callophyllis rhynchocarpa Ruprecht

Ruprecht, 1850: 68[260].



1



2

Пластинчатые, многократно разветвленные кустики до 7 см высоты, прикрепляющиеся небольшой дисковидной подошвой. Боковые ветви линейные, суживаются у основания и расширяются к вершине, 0,5–0,7 см ширины, с округлыми пазухами. Верхушка ветвей выемчатая. Ветвление дихотомическое, пальчатое, перистое, сближенно-поочередное, неправильное. Края ветвей гладкие, бахромчатые, бородавчатые, зубчатые, курчавые, с пролификациями и без них. Цвет растений розовато-красный. Сердцевина многоосевая, псевдопаренхимная с тонкими ризоидальными нитями. Кора состоит из одного слоя мелких пигментированных клеток, у старых растений – из нескольких слоев. Цистокарпы округлые или неправильной формы, выступающие на одну или обе поверхности слоевища, с отверстиями или без них, имеют оттянутое горло. Сперматангии образуются по всему слоевищу, собраны в сорусы. Тетраспорангии развиваются среди клеток коры, рассеяны по всей поверхности слоевища.

Встречается на валунном и скалистом грунте в прибойных и полуприбойных местообитаниях на глубинах 4–10 м. Растет одиночно.

Подписи к рисункам

1, 2. Внешний вид зрелых растений из разных районов Тауйской губы.

Description: Thallus is up to 7 cm tall, pinkish-red, with repeatedly branched blades, attached by a small disc. Branches are linear, narrower at the base and becoming broader upwards, 0.5–0.7 cm wide. Apices are sinuate. Branching is dichotomous, palmate, pinnate or disorderly. Margins of the branches are smooth, fringed, warty, toothed or curly, with or without proliferations. The medullar part of blade is multiaxial, pseudoparenchymatous, composed of thin filaments. In young plants, cortex is composed of 1 layer of pigmented cells, whereas in old plants, it is multilayered. Cystocarps are spherical or irregular in shape, with or without liberation exits, visible in surface view of one or both sides of the blade. Spermangia are in sori, develop on the entire thallus. Tetrasporangia develop in the cortex and are scattered on the entire thallus.

Habitat: This species occurs on rocks and boulders in the areas exposed to strong or moderate surf, at depths of 4–10 m. It usually grows as solitary plants.

Callophyllis sp. – Каллофиллис веероподобный (Fan-like *Callophyllis*)



Подписи к рисункам

1. Растения *Callophyllis* sp., произрастающие на каменистом дне в сублиторальной зоне.

Растения 7–10 см высоты, мягкие, грубопленчатые, пластинчатые, многократно разветвленные в одной плоскости. Прикрепляются к субстрату небольшой дисковидной подошвой. Боковые ветви широколинейные, до 1 и более см ширины, расширяющиеся к вершине, с округлыми пазухами. Края ветвей гладкие, верхушки ровные, округлые. Внутреннее строение пластин имеет родоспецифические черты.

Встречается на валунном и скалистом грунте в прибойных и полуприбойных местобитаниях на глубинах 4–10 м. Растет одиночно.

В морфологическом отношении данный вид наиболее близок к *Callophyllis radula* Perestenko, который известен как узкоареальный вид, распространенный на юго-восточной Камчатке. До проведения молекулярно-генетического анализа мы воздерживаемся от таксономического оформления этой находки.

Description: Thallus is up to 7–10 cm tall, erect, soft, rough-membranous, with repeatedly branched fan-like blades, attached by a small disc. Blades are multiply divided into segments; branches are broad-linear, slightly narrower at the base and becoming broader upwards, up to 1 cm wide or larger. Margins of the branches are smooth; apices are roundish. The medullar part of blade has genus-specific morphology and is composed of intermingled large and small cells.

Habitat: This species occurs on rocks and boulders in the areas exposed to strong or moderate surf, at depths of 4–10 m. It usually grows as solitary plants.

Note: We used the name *Callophyllis* sp. for this species until further information is available to assign a correct name to it. It resembles *Callophyllis radula* Perestenko by a number of morphological characters; however *C. radula* has restricted distribution on southeastern coast of Kamchatka Peninsula and has not been reported from the Sea of Okhotsk.

Cirrulicarpus gmelini (Grunow) Tokida et Masaki

Tokida & Masaki, 1956: 70.

Базионим: *Kallymenia gmelini* Grunow, 1870: 72.



Плотные, обильно неправильно разветвленные кустики достаточно сложной формы до 15 см высоты красно-коричневого цвета. Прикрепляются к грунту подошвой. Центральная ось и боковые ветви вальковатые, в верхней части слоевища уплощаются и заканчиваются тонкими, до 0,3 мм толщины, лопастными пластинками разной формы: округлыми, дихотомически разделенными, неправильнолопастными, выемчатыми и другими. На уплощенных боковых ветвях у свежесобранных растений просматривается более темное слабовыпуклое ребро. Верхушка листовидной пластинки, как правило, округлая. Сердцевина слоевища нитчатая. В молодых участках растения клетки сердцевинны палочковидные и удлиненные, в более старых – они узкоцилиндрические. Среди клеток сердцевинны встречаются светопреломляющие клетки, они прямые, извилистые, простые или разветвленные, хорошо опознаются по характерному желтому цвету. Внутренняя кора состоит из 2–3 слоев округлых клеток, наружная, в зависимости от возраста и участка слоевища – из 2–5. Гонимобласты и тетраспорангии рассеяны по всей пластине.

Обитает в сублиторали на глубинах 5–10 м на скалистом грунте под пологом ламинариевых. Обычно селится в прибойных местообитаниях при высокой прозрачности воды.

Подписи к рисункам

1, 2. Свежесобранное (1) и высушенное (2) растение *Cirrulicarpus gmelini* типичной морфологии.

Description: Thallus is red-brown, up to 15 cm tall, dense, largely and irregularly branched, attached by a holdfast. Central axis and lateral branches are cylindrical, flattened in the upper portion of thallus and ending with thin (0.3 mm thick) lobed blades of different shapes, such as spherical, dichotomously divided, irregularly lobed, notched, etc. The top of blade is usually rounded. In fresh plants, darker and slightly convex midrib is evident on the flattened lateral branches. Medulla is composed of filaments and has strait or curved, simple or branched light-refracting cells. In young plants, the cells in the cortex are rod-shaped and elongated, whereas in older plants they are narrow-cylindrical. Inner and outer cortices are 2–3 and 2–5 cells thick, respectively. Gonimoblasts and tetrasporangia are scattered on the entire blade.

Habitat: This species occurs on rocky substrate in the subtidal areas at depths of 5–10 m, under the canopy of laminarian algae. It usually inhabits areas exposed to surf with high seawater transparency.

Crossocarpus lamuticus Ruprecht

Ruprecht, 1850: 72.



Пластинчатые кустики с очередным или супротивным ветвлением, до 25–40 см высоты, прикрепляется к субстрату небольшой подошвой. Молодые и ювенильные растения имеют вид пластинок. Позже они разрываются и растение приобретает вид кустика. У старых образцов основание становится сдавленно-цилиндрическим. Стволик и боковые ветви расширяются кверху, переходя в линейные тонкие цельные или рассеченные пластины с округлыми верхушками, до 4–5 см ширины. По их краю развиваются множественные перфорации, имеющие вид мелких округлых пластинок, соединенных с материнской пластиной коротким, едва выраженным стебельком. Гонимобласты погружены в подкорковый слой, развиваются на пролификациях. Пластина в свежем состоянии ярко-красного цвета, в высушенном виде темно-красного, почти коричневого цвета.

Достаточно распространенный вид. Произрастает на валунных грунтах в условиях умеренной и повышенной прибойности на глубинах 5–15 м.

Подписи к рисункам

1. Свежесобранное растение *Crossocarpus lamuticus* типичной морфологии. 2. Растение *C. lamuticus* на морском дне.

Description: Thallus is up to 25–40 cm tall, with orderly or opposite branching, attached by a small holdfast. Young and juvenile plants look like blades; they later become lacerated, thus older plants look bushy. In old plants, the basal part becomes compressed-cylindrical. The stipe and lateral branches broaden upward, becoming linear, thin, entire or cleft blades with rounded tips, up to 4–5 cm wide. On the margins of blades, numerous perforations develop that look like small rounded bladelets connected with the main blade by a short, barely evident stipe. Gonimoblasts are embedded in the subcortex and develop on the proliferations (bladelets). Fresh blades are bright red in color, and dried blades are dark red or almost brown.

Habitat: This species is common, occurring on boulders in the areas with moderate and strong surf, at depths of 5–15 m.

Euthora cristata (C. Agardh) J. Agardh

J. Agardh, 1847: 11.

Базионим: *Sphaerococcus cristatus* C. Agardh, 1817: 29.



Слоевище в виде плоского многократно дихотомически, поочередно или неправильно разветвленного кустика до 15 см высотой, прикрепляющегося к субстрату небольшой подошвой. Цвет растений от желтовато-красного до темно-красного. Центральная ось слоевища короткая. Боковые ветви 0,5–1,5 мм шириной, более широкие в месте разветвления. Степень уплощения боковых ветвей к вершине увеличивается. Края ветвей гладкие, с пролификациями или без них. Цистокарпы круп-

ные, развиваются по краю ветвей, сидячие. Тетраспоры разбросаны по всей поверхности слоевища.

Встречается достаточно часто, но скоплений не образует, произрастая в виде одиночных растений на скалистых и валунных грунтах в условиях сильного и умеренного приобоя на глубинах до 4–10 м, часто в качестве эпифита.

Подписи к рисункам

1. Свежесобранное тетраспоровое растение *Euthora cristata* (по: Н. Клочкова и др., 2009б). 2. Свежесобранное фертильное женское растение. 3. Эпифитное растение *E. cristata*, развивающееся на красной водоросли *Phycodrys*.

Description: Thallus is flat, repeatedly dichotomously, alternately or irregularly branched, up to 15 cm tall, attached by a small disc. The color is yellowish-red to dark red. The central axis is short. Lateral branches are 0.5–1.5 mm wide, broader in the places of branching, becoming narrower and more flattened toward their tips. The margins of branches are smooth, with or without proliferations. Cystocarps are large, sessile, developing on the margins of blades. Tetraspores are scattered on the entire thallus.

Habitat: This species occurs frequently, however it does not form clusters and grows as single plants on rocks and boulders, often epiphytically, at depths of 4–10 m, in areas exposed to strong and moderate surf.

Hommersandia palmatifolia (Tokida) Perestenko

Перестенко, 1986: 96.

Базионим: *Pugetia palmatifolia* Tokida, 1948: 37.



- 1 Слоевище пластинчатое до 35 см высоты и 0,3–0,5 мм толщины, жесткое на ощупь, темно-бордовое или почти черное. В молодом возрасте цельное, во взрослом – лопастное, рассеченное почти до основания, имеет ровную поверхность и гладкий край. Лопасты пластины 1–4 см ширины, линейные или клиновидные. Прикрепляется с помощью подошвы. В пластине выделяются сердцевина, подкорка и кора. Сердцевина малонитчатая, подкорка состоит из крупных клеток. Кора, покрывающая пластину, образована 1–3 слоями мелких, густо пигментированных клеток. В старых участках пластины количество коровых клеток в клеточных рядах увеличивается до 5–6. Гонимобласты овальные, достаточно мелкие, диффузные, септированные, рассеяны по пластине. Тетраспорангии крестообразно разделенные, рассеяны в коровом слое, развиваются как боковые ветви среди нитей коры.

Растет от нижней границы фитальной зоны на валунных и скалистых грунтах в местах повышенной прибойности.

Подписи к рисункам

1. Молодое свежесобранное растение *Hommersandia palmatifolia* с характерной, видоспецифической формой пластинчатых ветвей. 2. Слаборассеченное растение в начальном периоде развития. 3. Старое многолетнее растение.

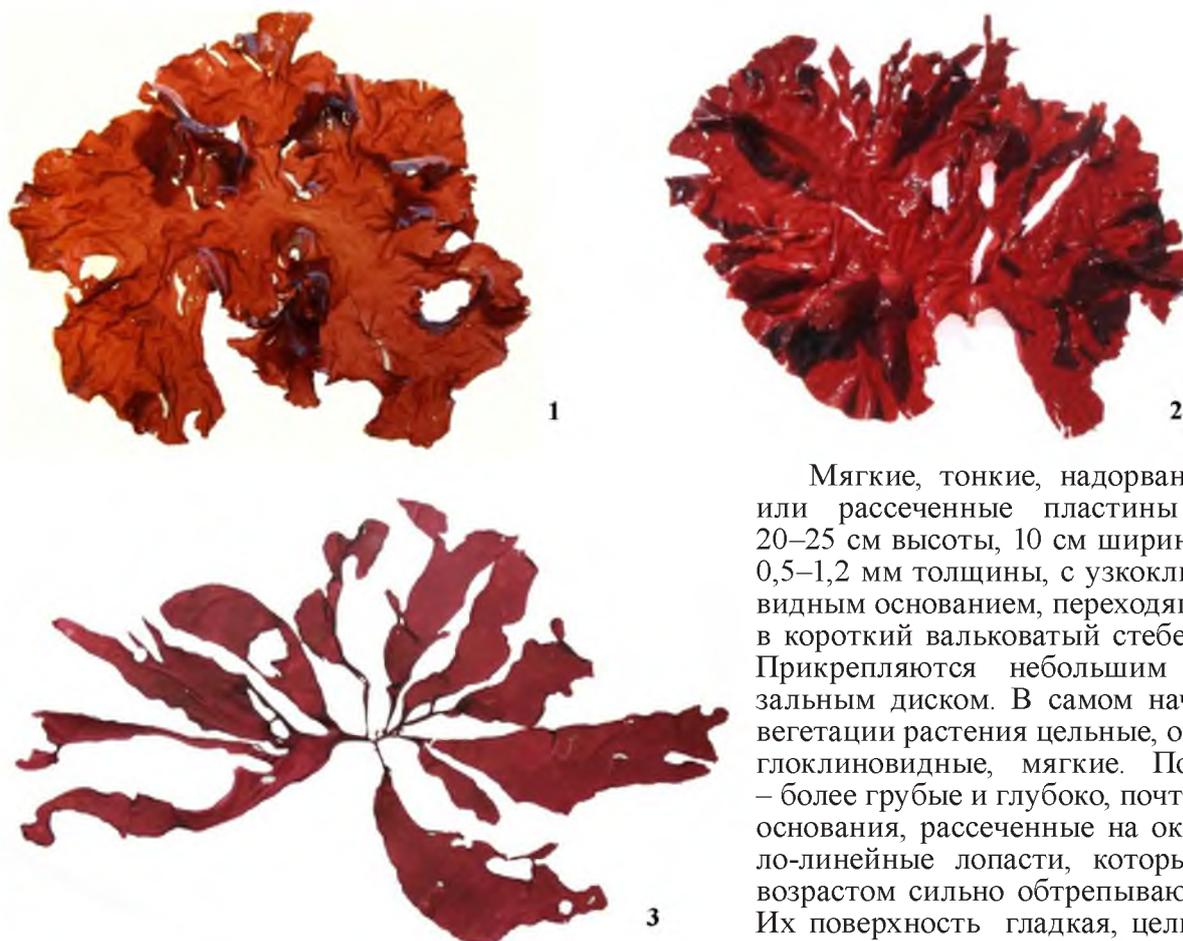
Description: Thallus is a dark burgundy or almost black blade, stiff to the touch, up to 35 cm long and 0.3–0.5 mm thick, attached by a small disk. Young blades are entire, whereas mature blades are cleft into lobes almost to the base, with smooth surface and strait margins. The bladelets are 1–4 cm wide, linear or tapered. Cortex is composed of 1–3 layers (5–6 layers in old blades) of small densely pigmented cells. Subcortex is composed of large cells and medulla consists of a few cell filaments. Gonimoblasts are oval, rather small, diffuse, septated, scattered all over the blade. Tetrasporangia are divided crosswise, scattered in the cortex.

Habitat: This species occurs in the low horizon of the phytal zone, on rocks and boulders in areas exposed to surf.

Kallymeniopsis lacera (Postels et Ruprecht) Perestenko

Перестенко, 1975: 1679.

Базионим: *Iridaea lacera* Postels et Ruprecht, 1840: 17.



Мягкие, тонкие, надорванные или рассеченные пластины до 20–25 см высоты, 10 см ширины и 0,5–1,2 мм толщины, с узкоклинновидным основанием, переходящим в короткий вальковатый стебелек. Прикрепляются небольшим базальным диском. В самом начале вегетации растения цельные, округло-клиновидные, мягкие. Позже – более грубые и глубоко, почти до основания, рассеченные на округло-линейные лопасти, которые с возрастом сильно обтрепываются. Их поверхность гладкая, цельная или с щелевидными перфорациями,

вдоль которых позже осуществляются разрывы пластин. Старые слоевища в свежем состоянии часто бывают сморщенными или имеют крупные беспорядочные складки. Цвет растений сильно меняется с возрастом и условиями обитания и варьирует от темно-розового до темно-вишневого. Слои наружной и внутренней коры тонкие. Цистокарпы рассеяны по всей поверхности пластины, выступающие. Тетраспорангии формируются в коровом слое от подкоровых нитей.

Встречается часто, растет на валунных грунтах, на глубинах 3–10 м, одиночно. Предпочитает прибойную зону.

Подписи к рисункам

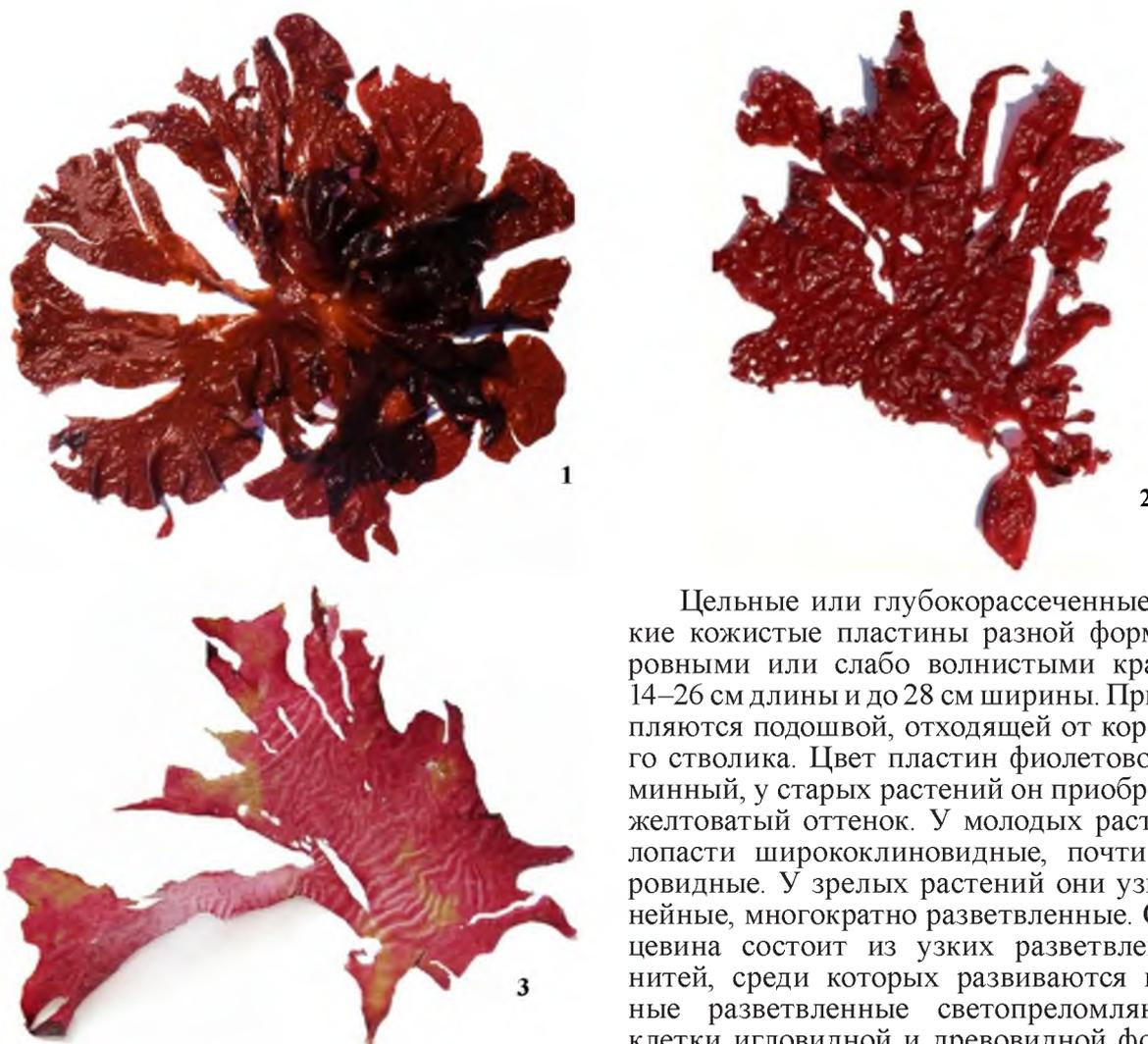
1, 2. Слаборассеченные растения *Kallymeniopsis lacera* в период активного роста пластин. 3. Зрелое глубоко рассеченное растение в конце вегетации.

Description: Thallus is from dark pink to dark wine in color. Blades are up to 20–25 cm tall, 10 cm wide and 0.5–1.2 mm thick, soft, thin, with narrow-cuneate basal part and short cylindrical stipe. Young blades are entire, spherical-cuneate, whereas older plants are cleft almost to their basal part. In young plants, the surface is smooth, but becomes shriveled or perforated in older plants. The outer and inner cortical layers are thin. Cystocarps are visible in surface view of the entire blade. Tetrasporangia develop in the cortex from the subcortical filaments.

Habitat: This species is abundant, occurs as solitary plants on boulders at depths of 3–10 m.

Kallymeniopsis verrucosa A. Zinova et Gussarova

А. Зинова & Гусарова, 1977: 26.



Цельные или глубококорассеченные тонкие кожистые пластины разной формы, с ровными или слабо волнистыми краями, 14–26 см длины и до 28 см ширины. Прикрепляются подошвой, отходящей от короткого стволика. Цвет пластин фиолетово-карминный, у старых растений он приобретает желтоватый оттенок. У молодых растений лопасти ширококлиновидные, почти веерообразные. У зрелых растений они узколинейные, многократно разветвленные. Сердцевина состоит из узких разветвленных нитей, среди которых развиваются крупные разветвленные светопреломляющие клетки игловидной и древовидной формы. Клетки коры округло-многоугольные. Ор-

ганы размножения рассеяны по всей пластине. Тетраспорангии крестообразно разделенные, образуются как боковая ветвь коровых нитей. Цистокарпы выступающие, крупные, развиваются на поверхности или по краю лопастей пластины.

Растет на скалистых и валунных грунтах на глубинах 7–20 м в поясе глубоководных багрянок. Встречается редко.

Подписи к рисункам

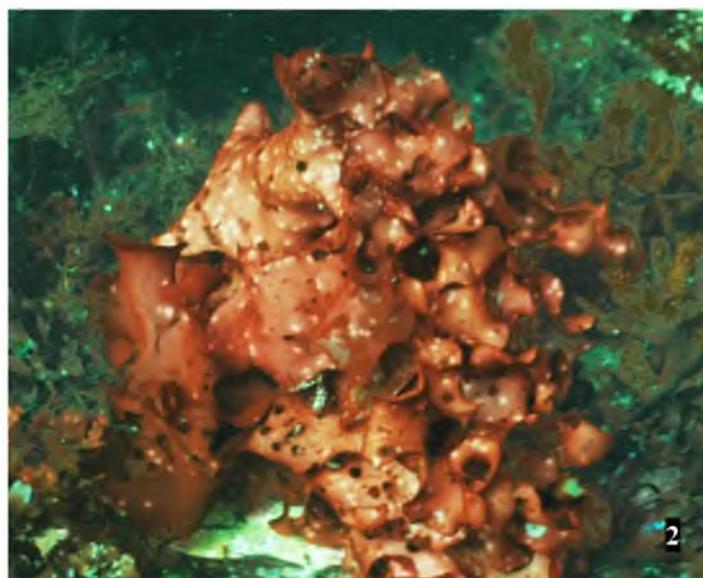
1, 2. Свежесобранные фертильные растения *Kallymeniopsis verrucosa* с многочисленными сосочковидными цистокарпами. 3. Гербарный образец.

Description: Thallus is violet-carmine in young plants and becomes yellowish in old plants, attached by a small disc. Blades are thin, entire or deeply lacerated, up to 14–26 cm tall and 28 cm wide, with strait or slightly wavy margins. In young plants, the lobes are wide-cuneate, almost fan-like, whereas in old plants they become narrow-cuneate and multiply lacerated. Medulla is composed of narrow, branched filaments and includes large, branched, needle-shaped or dendroid light-refractive cells. Cortical cells are spherical-multiangled. Tetrasporangia are divided crosswise. Large cystocarps are visible in surface view of the blade or on its margins.

Habitat: This species is rare, occurs on rocks and boulders at depths of 7–20 m.

Velatocarpus kurilensis Perestenko

Перестенко, 1986: 93.



Цельные, чаще рассеченные сидячие пластины, до 20 см в поперечнике, с многочисленными щелевидными, серповидными или округло-овальными перфорациями, с надрывами или без них. Прикрепляются небольшой лопастной подошвой, снабженной короткими ризоидами. Стебелек не развивается. Основание пластины сердцевидное. Молодые пластины мягкие, округлые. Зрелые – плотные, рассеченные, сильно обтрепанные, бесформенные. Из-за интеркалярного адвентивного роста толщина пластины неравномерная. Большая она у основания и по краям, меньшая – в центральной растущей части. Цвет пластин фиолетово-карминовый с каштановым оттенком. Сердцевина в растущей части пластины образована палочковидными короткоцилиндрическими клетками, в старых частях они более тонкие и длинные, $5,5-17 \times 42-500$ мкм. Внутренняя кора состоит из короткоовальных клеток $19,5-31,5 \times 25-54$ мкм. Наружная кора состоит из 1–2 слоев мелких клеток. Мелкие гонимобласты и тетраспорангии рассеяны по всей поверхности пластины.

Встречается в местах умеренной и повышенной прибойности на валунных и скальных грунтах на глубинах 7–15 м.

Подписи к рисункам

1. Свежесобранное растение *Velatocarpus kurilensis* с рассеченной и перфорированной пластиной.
2. Фертильные женские растения под водой.

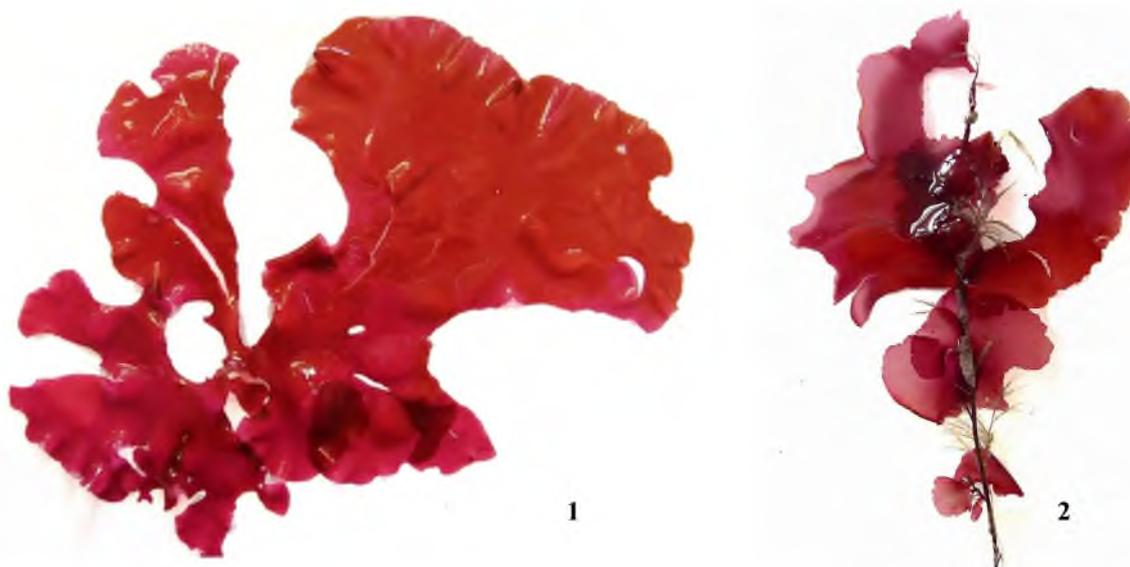
Description: Thallus is up to 20 cm wide, entire or often cleft into lobes, perforated or not, sessile, attached by a small lobed holdfast with short rhizoids. Stipe is absent. The basal part of blade is heart-shaped. Color is violet-carmines with a chestnut tint. Young blades are roundish and soft, whereas old blades are thick, lacerated, irregular in shape and tattered. The blade is unevenly thick because of the adventitious intercalary growth; it is thicker in the basal part and on the edges and thinner in the growing central part. Medulla is formed by rod-shaped short-cylindrical cells, which are thinner and longer in the older parts of the blade ($5.5-17 \times 42-500$ μm). The inner cortex is composed of short-oval cells $19.5-31.5 \times 25-54$ μm in size; cortex is composed of 1–2 layers of small pigmented cells. Small gonimoblasts and tetrasporangia are scattered on the entire blade.

Habitat: This species occurs on rocks and boulders at depths of 7–15 m in the areas exposed to moderate and strong surf.

Velatocarpus pustulosus (Postels et Ruprecht) Perestenko

Перестенко, 1988: 55.

Базионим: *Iridaea pustulosa* Postels et Ruprecht, 1840: 18.



Подписи к рисункам

1. Свежесобранное свободноживущее растение *Velatocarpus pustulosus*. 2. Ювенильные пластины, эпифитирующие на гидроиде.

Цельные, чаще рассеченные округло-клиновидные мягкие пластины до 15 см высоты и 0,15–1,0 мм толщины, с коротким вальковатым стебельком, многочисленными мелкими перфорациями или без них. У основания слоевища от иодошвы нередко развиваются дополнительные молодые более мягкие пластины, повторяющие форму материнской. Характерной особенностью вида является асимметричность пластин и округлость верхушки, а также специфический способ образования разрывов, приводящий к появлению асимметричных лопастей. Внутренняя структура слоевищ достаточно рыхлая. Сердцевина образована длиннотрубчаточескими нитями, подкоровые нити овальные, кора у зрелых растений состоит из 2–5 слоев. Светопреломляющие клетки отсутствуют. Гонимобласты и тетраспорангии рассеяны по всей поверхности пластины.

Встречается часто одиночными растениями на глубинах 5–15 м, часто как эпифит ламинариевых. Предпочитает прибойные, хорошо аэрируемые каменистые участки дна.

Description: Thallus is up to 15 cm tall and 0.15–1.0 mm thick, entire or often cleft into asymmetric lobes, perforated or not, spherical-cuneate soft blade with rounded apex. The plants have a short cylindrical stipe. The inner structure of the blade is loose. The medullar part is formed by long-cylindrical filaments; subcortical filaments are oval; cortex is composed of 2–5 layers of pigmented cells. Light-refractive cells are absent. Gonimoblasts and tetrasporangia are scattered on the entire blade.

Habitat: This species grows epilithically on stony substrate at depths of 5–15 m or often epiphytically on the laminarian algae, preferentially in places exposed to strong surf and with good seawater aeration.

Coccotylus truncatus (Pallas) Wynne et Heine

Wynne & Heine, 1992: 75.

Базионим: *Fucus truncatus* Pallas, 1776: 34.



Слоевище в виде плоских кустиков 3–5,5 см высоты, отходящих по нескольку от общей подошвы. Цвет растений ярко-бордовый. Стебелек в самой нижней части сдавленный или вальковатый, до 1,4 мм толщины, в средней и верхней частях он пластинчатый. Все растение дихотомически или пальчато разветвленное, прикрепляется небольшой дисковидной подошвой. Боковые ветви линейные с округлыми пазухами, суживаются к основанию до клиновидных. Верхушки ветвей простые или вильчатые, иногда с верхушечными пролификациями, имеющими округло-клиновидную форму. Внутреннее

строение слоевища ложнотканевое. Сердцевина состоит из нескольких рядов крупных, плотно сомкнутых клеток с равномерно утолщенными оболочками. Кора мелкоячеистая, в самой верхней части слоевища однорядная, в остальных – многорядная. Гонимобласты с карпоспорами располагаются небольшими группами в сердцевинной ткани. Сперматии образуются на поверхности слоевища в небольших углублениях, тетраспорангии собраны в специализированные, слегка возвышающиеся над поверхностью еорусы.

Встречается достаточно часто. Произрастает на каменистых грунтах на глубинах 6–15 м небольшими куртинами или одиночными растениями.

Подписи к рисункам

1-3. Внешний вид стерильных (1, 3) и фертильного женского (2) растений *Coccotylus truncatus*.
4. Представители вида под водой.

Description: Thallus is bright burgundy, flat, bushy, 3–5.5 cm tall, dichotomously or palmately divided, attached by a small disk. Stipe is 1.4 mm thick, compressed or cylindrical in the basal portion and blade-like in the middle and upper portions. Lateral branches are linear and tapering to the base, with rounded sinuses and simple or forked apices that sometimes bear proliferations. The medullar part of blade is pseudoparenchymatous, consists of several rows of large cells. Gonimoblasts develop in the medulla and spermatia are formed on the blade's surface in small invaginations. Tetrasporangia are in sori.

Habitat: This species grows as single plants or in tufts on stony substrates at depths of 6–15 m.

Mastocarpus pacificus (Kjellman) Perestenko

Перестенко, 1980: 72.

Базионим: *Gigartina pacifica* Kjellman, 1889: 31.



Упругие, плотнохрящеватые, сдавленно-цилиндрические или плоские, одно- или многократно дихотомически разветвленные, темно-бордовые, почти черные кустики 2–6 см высоты, с дисковидной подошвой. Растет плотными куртннами, отходящими от коркообразного основания. Нижняя часть растений узкоклинновидная, оттянутая. Края женских растений простые или с редкими короткими пролификациями, имеющими вид сосочкообразных выростов, в которых формируются гонимобласты, раздувая их со всех сторон. Сердцевина состоит из рыхлых узкоцилиндрических клеток 6–8 мкм толщины.

Подкорка и кора состоят из плотных дихотомически разветвленных нитей.

Достаточно распространенный вид, заселяющий преимущественно валунные и скалистые грунты в сублиторали на глубинах 4–8 м.

Подписи к рисункам

1, 2. Разнообразие внешнего вида у женских гаметофитов *Mastocarpus pacificus*. 3. Заросли вида в литоральной зоне шельфа.

Description: Thallus is rigid, tough cartilaginous, reaching 2–6 cm tall, flattened-cylindrical or flat, uni- or polydichotomously divided, dark burgundy (almost black) blade, tapering to a narrow-cuneate base and attached by a small discoidal holdfast. The margins of blade are strait or bear rare short bumps (papillae). Medulla is composed of loosely arranged narrow-cylindrical cells 6–8 μm in thickness. Subcortex and cortex consist of dense dichotomously branched cell filaments. Gonimoblasts develop in the papillae on the blade's margins.

Habitat: This species is commonly found in the subtidal areas (4–8 m), preferentially growing on boulders and rocks. It grows in dense tufts, arising from the crust-like base (*Petrocelis*-like).

Tichocarpus crinitus (Gmelin) Ruprecht

Ruprecht, 1850: 128[320].

Базионим: *Fucus crinitus* Gmelin, 1768: 160.



Подписи к рисункам

1. Свежесобранное растение *Tichocarpus crinitus*. 2. Одиночное растение *T. crinitus* на каменном морском дне.

Плотные, упругие, хрящеватые, темно-красные, почти черные, густо многократно разветвленные, сдавленно-цилиндрические у основания и уплощенные на верхние кустики 5–25 см длины, с дисковидной подошвой, отходящей от небольшого стволика. Ветвление двустороннее, неправильно дихотомическое, поочередное, изредка супротивное. Центральная ось и боковые ветви в нижней части слоевища вальковатые, 2,5–3,5 мм толщины. В средней и верхней частях они линейные, до 4,5 мм в самых широких местах. Терминальные веточки суженные, до 1 мм ширины, с тонкими и заостренными, иногда тупыми верхушками. По краям ветвей вырастают почти цилиндрические, неразветвленные или разветвленные веточки 2–9 мм длины. Иногда краевые выросты могут отсутствовать. Сердцевина слоевища образована плотно переплетенными, тонкими, толстостеиными нитями. Она имеет отчетливую границу со слоем внутренней коры, нити которой образованы очень крупными, постепенно уменьшающимися к периферии клетками. У самой поверхности слоевища они в 5–6 раз меньше, чем на границе с сердцевинной. Клетки наружной коры мелкие и вытянутые. Тетраспороангии зонально разделенные, погружены в наружную кору, развиваются по всему слоевищу. Гонимобласты до 2 мм в поперечнике, развиваются на боковых отростках ветвей.

Массовый, широко распространенный вид. Предпочитает валунные грунты в местах с умеренной и повышенной прибойностью. Самостоятельных зарослей не образует.

Description: Thallus is firm, cartilaginous, dark red or almost black, profusely branched, bushy, compressed-cylindrical at the base and flattened in the upper portion, reaching 5–25 cm tall, attached by a disc arising from a stipe. The central axis and lateral branches are cylindrical in the lower portion, reaching 2.5–3.5 mm thick. In the middle and upper portions of thallus, they are linear, up to 4.5 mm wide in the widest parts. Terminal branches are up to 1 mm wide, narrowed, usually with thin acuminate (sometimes blunt) tips. On the edges of branches, small, almost cylindrical, branched or unbranched, 2–9 mm long branchlets develop. Sometimes they are absent. Tetrasporangia are zonately divided and submerged into outer cortex, develop on the entire thallus. Gonimoblasts are up to 2 mm in diameter, develop on the lateral branchlets.

Habitat: This species is widely distributed and abundant, preferentially growing on boulders in places with strong or moderate surf. It does not form dense independent cover on the substrate.

Порядок Ahnfeltiales Maggs *et* Pueschel
Семейство Ahnfeltiaceae Maggs *et* Pueschel

Ahnfeltia fastigiata (Endlicher) Makienko

Макиенко, 1970: 1086.

Базионим: *Gigartina fastigiata* Postels *et* Ruprecht, 1840: 20.



Слоевидное в виде жестких, упругих, хрящеватых, обильно разветвленных кустиков 5–10 см высоты, прикрепляется к грунту небольшой плотной подошвой. Цвет растений темный, почти черный. Короткая центральная ось и ветви всех порядков грубонитевидные, 0,3–0,8 мм толщины. Ветвление почти правильно дихотомическое, изредка нарушаемое появлением адвентивных ветвей. Вершинки ветвей вильчатые с равновеликими короткими растопыренными веточками. Сердцевина многоосевая, ложнотканевая, состоит из плотно сомкнутых нитей, образованных длиннотрубчатостенными цилиндрическими клетками. На определенных промежутках длинные клетки пророслаиваются сериями более мелких клеток. Кора образована антиклинальными мелко-

точными нитями. Из-за различий в размерах и пигментации образующих её клеток в ней выделяется несколько нечетко выраженных слоев по 16–20 клеток, но часто у растения бывает только однослойная кора. Размножается моноспорами. Тетраспорофит у этого вида не описан. У остальных представителей рода он коркообразный.

Обнаружены отдельные фрагменты слоевища в выносах на песчаном дие в районе пос. Янский (Тауйская губа).

Подписи к рисункам

1, 3. Внешний вид растений *Ahnfeltia fastigiata*. 2. Увеличенный фрагмент боковой ветви.

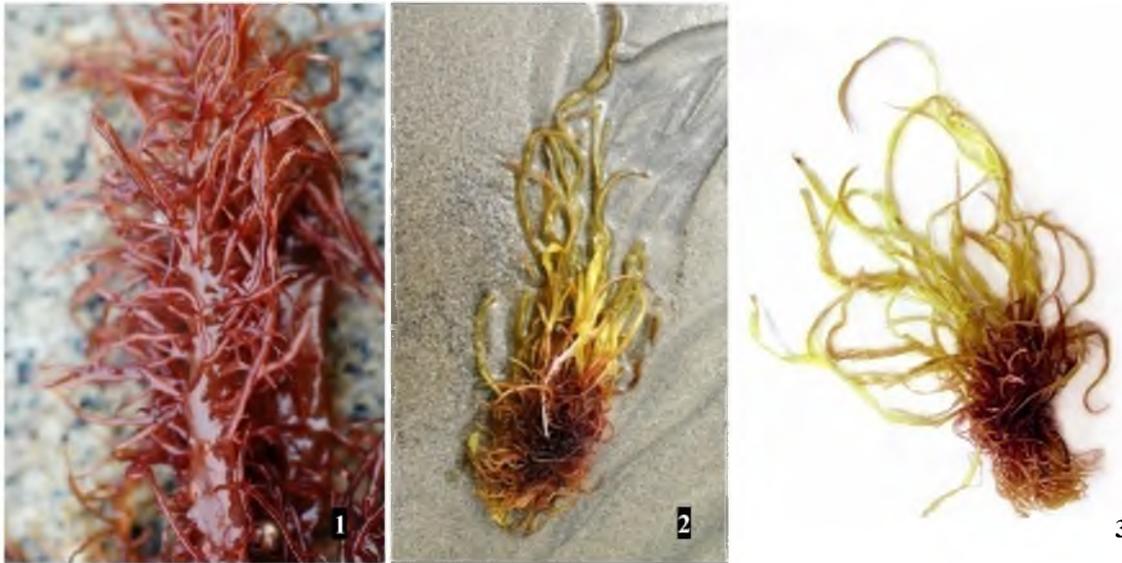
Description: Thallus is 5–10 cm tall, dark or almost black, rigid, elastic, cartilaginous, heavily branched, attached by a small firm disc. The short central axis and all fronds are 0.3–0.8 mm in diameter, composed of rigid filaments. Branching is almost dichotomous, occasionally interrupted by the appearance of adventitious fronds. The tips of fronds are forked. Medulla is multiaxial, pseudoparenchymatous, composed of tight filaments with long cylindrical cells. Cortex is formed by anticlinal small-celled filaments. Due to differences in size and pigmentation, cortex can have several cell layers, but more often it is single-layered. Reproduction is by monosporangia. In this species, tetrasporophyte is unknown.

Habitat: We found only the fragments of thalli of this species on the sand beach in Taujskaya Bay.

Devaleraea microspora (Ruprecht) Selivanova et N. Kloczcova

Н. Клочкова & Селиванова, 1989: 953.

Базионим: *Halosaccion microsporum* Ruprecht, 1850: 85.



Мягкие, пурпурные или выцветшие до светло-желтого цвета, трубчатые, разветвленные кустики 5–30 см высоты. Ветви от 3 до 20 мм толщины, часто с длинными, вальковатыми или уплощенными пролифкациями первого и второго порядков до 8–12 см длиной. Прикрепляются небольшой подошвой. В молодом состоянии слоевища обычно раздутые, с возрастом спадают. Характерной анатомической особенностью представителей рода *Devaleraea* является наличие пристеночных хроматофоров в клетках центрального сердцевинного слоя. Тетраспорангии мелкие, беспорядочно разбросаны по всему слоевищу. Сперматангии собраны в сорусы.

Растет группами или одиночными кустиками в нижней литорали и верхней сублиторали. Самостоятельных поясов и заметных скоплений не образует.

Подписи к рисункам

1. Увеличенный фрагмент активно пролиферирующей ветви *Devaleraea microspora*. 2–4. Разнообразие морфологии представителей вида.

Description: Soft, magenta or bleached to light yellow in color, tubular, branched fronds, reaching 5–30 cm tall, attached by a small disc. Branches are 3–20 mm thick and often bear long, cylindrical or flattened proliferations. Young thalli are swollen, becoming less swollen with age. Parietal chromatophores are present in the medullar cells. Tetrasporangia are small, disorderly located on the entire thallus. Spermatangia are in sori.

Habitat: This species occurs solitary or on groups, in the lower intertidal and upper subtidal areas. It does not form dense cover on the substrate.

Halosaccion firmum (Postels et Ruprecht) Kützing

Kützing, 1843: 439.

Базионим: *Dumontia firma* Postels et Ruprecht, 1840: 19.



Слоевище в виде жесткого кожистого мешка ланцетовидной или линейно-ланцетовидной формы, слегка сдавленное, 6–12 см высоты и 1,5–2,5 см ширины. Внутренняя полость хорошо обнаруживается при разрыве полого мешка и на поперечных срезах слоевища. Основание узкоклиновидное, с коротким стебельком и небольшой подошвой, вершина округлая, тупая или слегка заостренная. Цвет коричнево-красный, выцветающий до желто-белесого. Старые растения могут пролиферировать. Пролификации могут быть одного, редко двух порядков, но иногда

могут быть очень обильными. Тетраспорангии и сперматангии собраны в сорусы, развивающиеся по поверхности слоевища.

Достаточно распространенный, массовый вид. Предпочитает селиться на валунных и скалистых грунтах в литорали, но также встречается и в сублиторальной кайме, предпочитая прибойные места. Может формировать заметные скопления.

Подписи к рисункам

1, 2. Одиночные растения (1) и куртина (2) *Halosaccion firmum*. 3. Растения во время отлива в литоральной зоне шельфа.

Description: Thallus is brownish-red, bleaching to yellowish-white, tough, leathery, saccate, linear-lanceolate, slightly flattened, 6–12 cm tall and 1.5–2.5 cm wide, tapering to a short stipe and attached by a small discoidal holdfast. The hollow cavity is evident in the cross-section. Tetrasporangia and spermatangia are in sori and distribute on the entire blade.

Habitat: This common and abundant species preferentially occurs on stones and rocks in the intertidal areas. It also occurs in the subtidal fringe, preferentially in places with high degree of wave exposure.

Halosaccion hydrophorum (Postels et Ruprecht) Kützing

Kützing, 1843: 439.

Базионим: *Dumontia hydrophora* Postels et Ruprecht, 1840: 19.



Подписи к рисункам

1, 2. Растения *Halosaccion hydrophorum* на песчаном пляже.

Слоевиде в виде грубого, толстоленчатого, цельного или разорванного на вершине, равномерно раздутого, широкого, цилиндрического полого мешка до 8 см высоты и 2 см ширины, суживающегося к основанию. Цвет в основании растений темный с фиолетовым оттенком, в верхней части – красновато-фиолетовый, выцветающий до зеленовато-желтого. Прикрепляется небольшой подошвой. Сердцевина крупноклеточная со звездчатыми хроматофорами. Тетраспоры рассеяны в коровом слое по всему слоевищу. Сперматангии в сорусах. Женские растения имеют вид корочек.

Растет на литорали и в сублиторали до глубины 1 м. Селится на камнях, скалистых платформах в разных условиях прибойности.

Description: Thallus is tough, thick, entire or torn at the tip, evenly swollen, cylindrical hollow sac, reaching 8 cm tall and 2 cm wide, tapering to the base and attached by a small discoidal holdfast. The basal portion of all plants is dark with a tint of violet color and the upper portion is reddish-violet, bleaching to greenish-yellow. Medulla is composed of large cells with a star-shaped plastid. Tetrasporangia are located on the entire thallus in the cortical layer. Spermatangia are in sori. Female plants look like crusts.

Habitat: This species occurs in the intertidal and subtidal areas (up to 1 m), growing on stones and rocks in places with different degrees of wave exposure.

Palmaria moniliformis (Blinova et A. Zinova) Perestenko

Перестенко, 1996[1994]: 71.

Базионим: *Rhodymenia moniliformis* Blinova et A. Zinova, 1967: 107.



Слоевище имеет пластинчатое строение. Пластины в зависимости от возраста мягкие и нежные или грубопленчатые и тонкокожистые. В самом начале роста они одиночные, широкоовальные или округлые с коротким плоским стволиком и крошечной подошвой. По мере развития материнские пластины дают редкие краевые пластинчатые пролификации. На пролификациях первого порядка могут появляться пролификации второго и следующего порядков. При этом все растение имеет единую плоскость. Сердцевина состоит из 2–4 слоев крупных округлопрямоугольных толстостенных клеток. В самом центре пластины они

150–220 мкм в поперечнике, на границе с корой – 52–65 мкм. Кора состоит из 1–5 слоев клеток. При этом клетки соседних 3–5 коровых нитей могут сливаться. Тетраспорангии мелкие, 36–39 × 19–25 мкм, собраны в сорусы иероглифических очертаний.

Охотоморский эндем. Произрастает в виде одиночных растений в сублиторали на глубинах 7–20 м, обычно в местах с повышенной прибойностью на скальных, валунных, валунно-галечных грунтах.

Подписи к рисункам

1. Молодая пластина *Palmaria moniliformis* без пролификаций. 2, 3. Пластины с пролификациями.

Description: Thallus is soft and tender when young and rough-membranous and leathery when old. The blades are broad-oval or spherical, with a short flat stipe, attached to the substrate by a tiny discoidal holdfast. Upon maturation, the blades develop marginal proliferations that in turn can develop small proliferations of the second and next orders. However, the whole blade with proliferations has unified cavity. Medulla is composed of 2–4 layers of large spherical-rectangular thick-walled cells that are 150–220 μm wide in the central portion and 52–65 μm wide near the cortical layer. Cortices are 1–5 cells thick. Tetrasporangia are small, 36–39 × 19–25 μm in size, gathered in hieroglyphically-shaped sori.

Habitat: This species is considered as Okhotsk endemic. It grows as single plants in the subtidal areas at depths of 7–20 m, usually in places with high degree of wave exposure, on rocks, boulders and pebbles.

Palmaria stenogona (Perestenko) Perestenko

Перестенко, 1980: 80.

Базионим: *Rhodymenia stenogona* Perestenko, 1973: 61.



Подписи к рисункам

1. Внешний вид *Palmaria stenogona*. 2. Растения под водой в сублиторальной кайме.

Слоевище пластинчатое, у молодых растений мягкое, у старых более грубое и кожистое, блестящее, красновато-коричневое, темно-красное или почти бордовое, цельное или дихотомически, пальчато- или иным образом разветвленное, с пролификациями, отходящими от краевой части и поверхности слоевища или без них. Зрелые растения до 35 см высоты и 7 см ширины. Толщина пластины равномерная. Основание клиновидное, переходит в небольшую, едва заметную подошву. Растет обычно пучками из нескольких разновозрастных растений. Их общая подошва также небольшая. Сердцевина образована одним или несколькими слоями крупных, плотно сомкнутых клеток. Тетраспорангии крестообразные, равномерно покрывают всю пластину или формируют пятнистые сорусы. Сперматангии продуцируются клетками коры, собраны в сорусы.

Растет в нижнем горизонте литорали и сублиторали до глубины 6 м. Встречается в условиях повышенной и умеренной прибойности на валунных и скалистых грунтах. Образует как самостоятельные, так и смешанные заросли.

Description: Thallus is soft when young and rougher and leathery when old. Mature blades are shiny, reddish-brown, dark red (almost burgundy), entire or dichotomously divided, or palmate, with or without proliferations arising from the blade's margins and surface. The blade is tapering to a cuneate base and attaches by a tiny holdfast. Mature plants reach 35 cm long and 7 cm wide. The entire blade is evenly thick. The plants of different ages usually grow in tufts, arising from the same small holdfast. The medullar part of blade is composed of one or several layers of large, closely located cells. Tetrasporangia are divided crosswise; they can equally cover the entire blade or can make spots on its surface. Spermatangia are in sori and develop from the cortical cells.

Habitat: This species is found on stones and rocks in the low intertidal and subtidal areas (up to 6 m), in places with moderate or strong surf. It forms mono- and multispecies communities.

Sparlingia stipitata (Kylin) N. Klochkova comb. prov.

Н. Клочкова и др., 2009а: 188.

Базионим: *Rhodymenia stipitata* Kylin, 1925: 41.



Подписи к рисункам

1, 2. Свежесобранные жеиские растения *Sparlingia stipitata*, покрытые цистокарпами. 2. После высушивания цвет растений становится фиолетово-карминным. 3. Увеличенный фрагмент высушенной пластины с цистокарпами.

Красновато-коричневые тонкие пленчатые пластины до 10–15 см длины, 3,5–6 см ширины и 120–200 мкм толщины, с очень длинным, оттянутым, узкоклинновидным основанием. Прикрепляются подошвой и ризомами. Стебелек уплощенный, нередко составляет около половины общей длины слоевища. У основания он переходит в вальковатый ствол, который может быть разветвленным. Молодая пластина овальноклиновидная или ланцетовидная, с возрастом она становится перфорированной. Сердцевина состоит из 1–2 слоев плотно сомкнутых округлопрямоугольных клеток. Кора однослойная. Цистокарпы 1–1,2 мм в поперечнике, имеют вид темных бугорков, рассеяны по всей пластине. Сперматангии расположены в небольших сорусах. На каждой материнской клетке развивается по одному сперматангию. Крестообразно разветвленные тетроспорангии образуются из клеток коры без предварительного отделения клетки-ножки. По мере роста они погружаются под кору.

Распространенный вид. Растет в сублиторали на скалистых и валунных грунтах на глубинах 7–30 м.

Description: Thallus is a reddish-brown, thin, membranous blade, reaching 10–15 cm tall, 3.5–6 cm wide and 120–200 µm thick, with very extended narrow-cuneate basal part and long flattened and sometimes divided stipe. The plant attaches by a holdfast with rhizomes. Young blades are oval-cuneate or lanceolate, becoming perforated with age. Medulla is composed of 1–2 layers of closely located spherical-rectangular cells. Cortices are mono-layered, composed of densely pigmented cells. Cystocarps are 1–1.2 mm in diameter; occur as dark bumps on blade surface. Tetrasporangia are divided crosswise; spermatangia are in small sori.

Habitat: This common species is found on rocks and boulders at depths of 7–30 m.

Note: We used the status *comb. prov.* for this taxon until further information is available to assign a correct name to it. Morphologically, it is different from *Sparlingia pertusa* (Postels et Ruprecht) Saunders, Strachan et Kraft.

Глава 4.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ЗАПАСЫ МАССОВЫХ ВИДОВ МАКРОФИТОВ

Типы прибрежного комплекса

Приуроченность водорослевых сообществ к относительно узкой прибрежной полосе обуславливает их существование в пограничной зоне «суша-море», режим которой в значительной степени определяется особенностями береговых условий. В связи с этим, а также с учетом наличия морфогенетической связи «берег-подводный склон» (Вилкова, 2005), представляется целесообразным рассматривать особенности распределения макрофитов в привязке к условиям прибрежного комплекса с использованием строения и рельефа береговой зоны в качестве индикатора.

На основе изучения геоморфологии, подводного рельефа и гидрологии, а также состава, структуры и особенностей распределения макрофитобентоса весь район исследования был разделен на несколько основных биономических типов, являющихся, на наш взгляд, близкими по организации и относительно однородными структурными единицами прибрежной экосистемы. В свете решаемых в настоящей работе задач было признано возможным ограничиться самым общим разделением прибрежного комплекса на структурные единицы. При более детальных исследованиях, вероятно, будет целесообразно как расширить перечень типов, так и выделить внутри них более мелкие категории (подтипы, группы и т.д.).

Следует также отметить, что особенности изменений береговой линии не позволяют провести резкие границы между разными типами прибрежного комплекса, и они плавно переходят один в другой, образуя промежуточные зоны, сочетающие в себе в той или иной степени черты сопредельных типов. Протяженность этих зон может варьировать в достаточно широких пределах и зависит от конкретных особенностей исследуемого участка.

Ниже приводится описание четырех выделенных нами биономических типов прибрежного комплекса.

I тип – Открытые морские скалистые побережья

Этот тип прибрежного комплекса характерен для открытых скалистых мысов и стен, резко обрывающихся в море (рис. 4.1).

Уклон дна очень крутой: от 70° до 90°. Грунт скальный или глыбово-скальный, простирается до глубин 20–40 м. Гидрологический режим характеризуется отсутствием материкового стока, повышенным уровнем водообмена и активной гидродинамикой прибрежных вод, что, в свою очередь, определяет достаточно однородную структуру водной массы с соленостью 32,1–32,8‰ и узким диапазоном колебаний температур в течение года – от -1 до +4,7°C.

На формирование подводной растительности, в первую очередь, оказывают влияние высокая степень прибойности и резкий уклон дна. Водоросли заселяют, как правило, расщелины и впадины между камнями и скалистыми плитами. Литоральные фитоценозы здесь, как правило, обедненные и представлены небольшими мозаичными куртинками *Gloiopeltis furcata* с отдельными мелкими (до 5–7 см высоты) растениями *Fucus evaneszens*. В более низких горизонтах литорали в основном встречаются только отдельные пятна более крупных фукусов и порфиры.

Основная масса водорослей, представленных видами, способными произрастать в условиях повышенной гидродинамической активности, концентрируется на глубинах 8–18 м, где влияние прилива несколько снижено. Наибольшее развитие на указанных глуби-

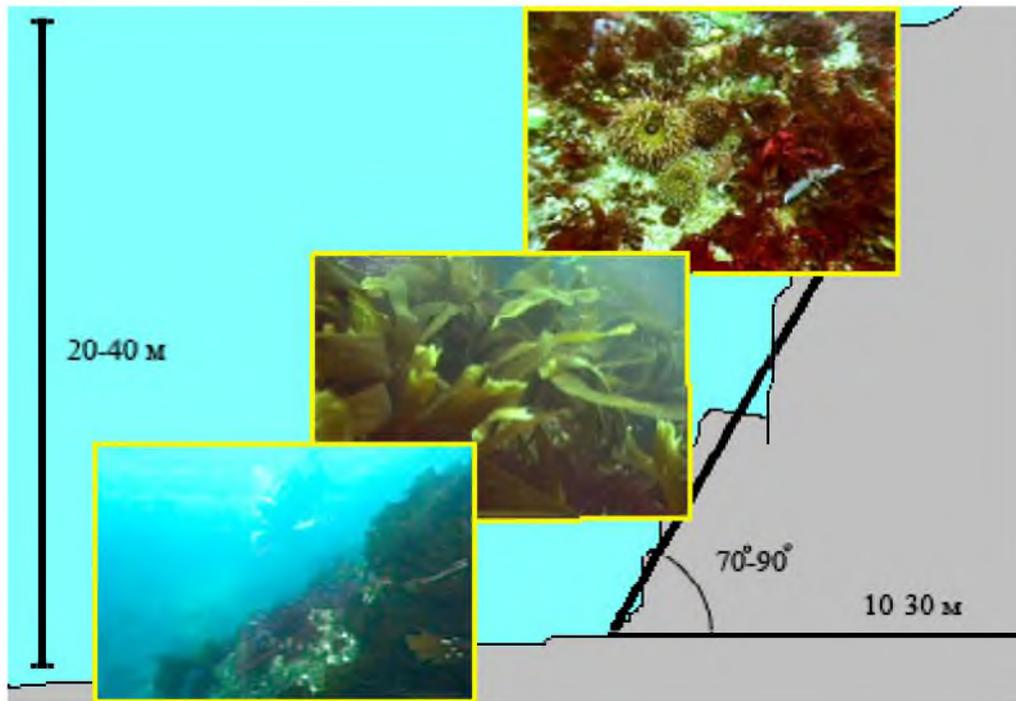


Рис. 4.1. Берег, профиль дна и донное население на участках, принадлежащих к I биомическому типу побережья

нах имеют *Alaria ochotensis* и *Laminaria appressirhiza*, которые местами могут создавать заросли плотностью до 8–25 экз./м². Ламинария ланцетовидная и *Laminaria inclinatorhiza* представлены здесь в меньшей степени, но в относительно затишных местах они могут формировать небольшие пятна самостоятельных зарослей с биомассой до 4–8 кг/м². Цистозира на участках с данным типом прибрежного комплекса бывает представлена, как правило, небольшими одиночными растениями до 60–70 см высоты.

II тип – Открытые морские побережья с хорошо развитыми береговыми галечными пляжами

Этот биомический тип характерен для районов выхода к морю береговых низин и равнин. Обширные галечные или галечно-песчаные береговые пляжи полого уходят в море, образуя в прибойной зоне своеобразную «ступеньку» с перепадом глубины до 3–5 м (рис. 4.2). 10-метровая изобата может проходить в 1–3 милях от береговой линии. Грунты представляют собой мозаику песчаных, песчано-галечных участков, с редкими вкраплениями крупного галечника и отдельных валунов. Гидрологический режим характеризуется повышенной гидродинамикой. Формирующийся в летний период поверхностный слой

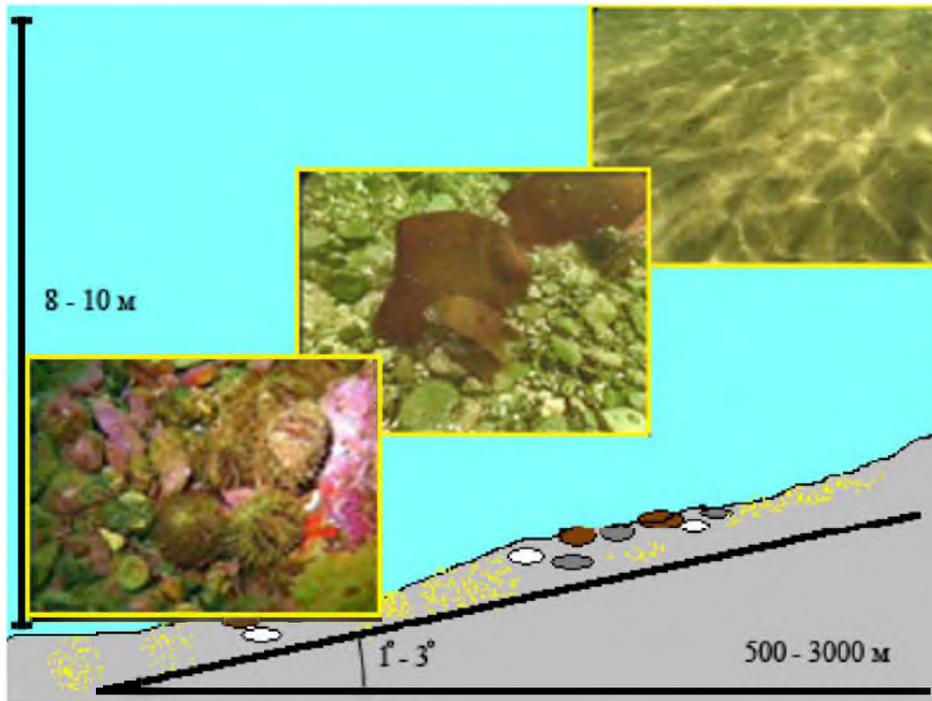


Рис. 4.2. Берег, профиль дна и донное население на участках, принадлежащих ко II биономическому типу побережья

занимает всю толщу воды на глубинах до 4–7 м и определяет прогрев придонного слоя воды до 6–9°C. На глубинах 10–12 м, близких к нижней границе произрастания водорослей, температура придонного слоя не превышает 3,5–5,5°C.

Весьма важным фактором формирования гидрологического режима, особенно в Гижигинской губе, является воздействие речного стока. Береговые равнины и низины естественным образом являются местом сосредоточения многочисленных небольших ручьев и крупных рек, таких как Охота, Кухтуй, Иня, Тауй, Армань, Ола, Гижига и Няхан, вынос из которых в значительной степени воздействует на приэстуарные морские акватории.

Основными факторами, определяющими особенности формирования у таких берегов донных фитоценозов, являются подвижность грунта и повышенное волновое воздействие. В общих чертах распределение макрофитов повторяет мозаичную картину распределения жестких грунтов. Обширные участки с песчаным и мелкогалечным дном, где грунт легко перемещается и перемешивается даже под влиянием приливо-отливной деятельности, практически лишены растительности. Как уникальный случай, можно отметить только произрастание на подобных грунтах ламинарии Гурьяновой на траверзе пос. Янский (Тауйская губа), которая образует локализованное скопление на глубинах 9–10 м в 1–1,5 милях от берега.

На глубинах 3–6 м отдельные куртины водорослей приурочены к участкам с мелко-валунным дном. В своей основе они сформированы видами, которые характеризуются устойчивостью к волновому воздействию: *Alaria ochotensis*, ламинария ланцетовидная, *L. inclinatorhiza*, цистозира. Их представители в условиях открытого низменного берега отличаются небольшими размерами и не превышают в высоту 70–80 см. На акватории Тауйской губы в пределах этого типа побережья встречаются также одиночные мелкие, 60–80 см длины, растения *Tauya basicrassa*.

Совокупная средняя биомасса бурых водорослей в районах, относящихся ко второму типу прибрежного комплекса, как правило, не превышает 1,0–1,5 кг/м². Под их пологом развивается достаточно мощный подлесок багрянок, состоящий из представителей семейства Rhodomelaceae, *Tichocarpus crinitus*, *Congregatocarpus kurilensis*, *Phycodrys vinogradovae* и др. Средняя биомасса красных водорослей может достигать 4,5–5 кг/м².

На глубинах около 8–11 м на разрозненных и ограниченных по площади участках с крупногалечным и мелкогалечным дном водорослевые заросли формируются преимущественно *L. inclinatorhiza* с плотностью не более 1–2 экз./м² и биомассой от 400 до 800 г/м².

Наиболее крупное по площади (около 1,8 км²) скопление водорослей для этого типа побережья обнаружено в бух. Тунгусская (район пос. Охотск) на глубинах 6–8 м и удалении от берега около 600 м. Оно в основном сформировано *Alaria ochotensis* и ламинарией ланцетовидной.

III тип – Полузакрытые побережья со слабо развитыми береговыми пляжами

Характеризуется обрывистыми абразионными берегами, которые в процессе своего разрушения и осыпания образуют узкие полосы валунных или крупногалечных пляжей. Дно от уреза воды и до глубины 15–20 м имеет сильный уклон – 40°–70° и представлено валунными или глыбово-валунными навалами, которые сменяются песчаными или илистыми грунтами, иногда ракушечником (рис. 4.3). Интенсивность водообмена на участках данного типа остается достаточно высокой, а некоторая дробность берегового рельефа обуславливает пониженную степень прибойности. Соленость придонного слоя на всех глубинах достаточно стабильна и колеблется около 31–32‰, возможно наличие незначительного опреснения на глубинах до 3–4 м в местах впадения рек и ручьев. На глубинах до 6–8 м придонный слой воды может прогреваться до 6–10°C, а на глубине 10–12 м до 3–4°C.

Подобный тип прибрежного комплекса встречается, главным образом, в бухтах и заливах, на участках, расположенных от входных мысов до их кутовой части. При продвижении к куту уклон дна, ширина пояса крупнообломочных грунтов и размер преобладающих фракций грунта, как правило, уменьшаются.

Фитоценозы, типичные для этого биономического типа, отличаются наибольшим видовым разнообразием. Наиболее развитые водорослевые заросли обычно располагаются на участках, приближенных к входным мысам. *Alaria* и цистозира местами образуют заросли с очень высокой биомассой – до 30–40 кг/м², а также *Pseudolessonia laminarioides* формирует самостоятельные ассоциации на участках, благоприятных для произрастания. На акваториях Гижигинской губы в районах с данным типом прибрежного комплекса *Pseudolessonia laminarioides* доминирует в макрофитобентосе нижней литорали и верхней сублиторали и создает биомассу до 22–24 кг/м². Под пологом бурых водорослей на глубинах до 5–6 м, как правило, очень мощный подлесок формируют багрянки, совокупная биомасса которых временами может достигать 8–11 кг/м². Преимущественно это представители семейств Rhodomelaceae, Ceramiaceae, Gigartinaeae, Delesseriaceae и Kallymeniaceae.

На глубинах с 5–7 м и до нижней границы фитали наблюдается яркое доминирование ламинариевых: ламинарии ланцетовидной, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Tauya basicrassa*. Общее проективное покрытие достигает 100%, средняя биомасса – 10–20 кг/м² и более. Спорофиты ламинарии ланцетовидной и *T. basicrassa* развитые, крупные: длиной 4,5–5 м, шириной 45–70 см, весом до 3,5 кг. Виды *L. appressirhiza* и *L. inclinatorhiza* в нижнем поясе фитоценозов формируют, как правило, узкие, но довольно плотные скопления – до 10–15 экз./м². Достаточно обычным видом является *Desmarestia intermedia*, которая встречается практически по всей ширине сублиторального пояса водорослей.

Подлесок красных водорослей обычно более разрежен, и в его структуре появляются

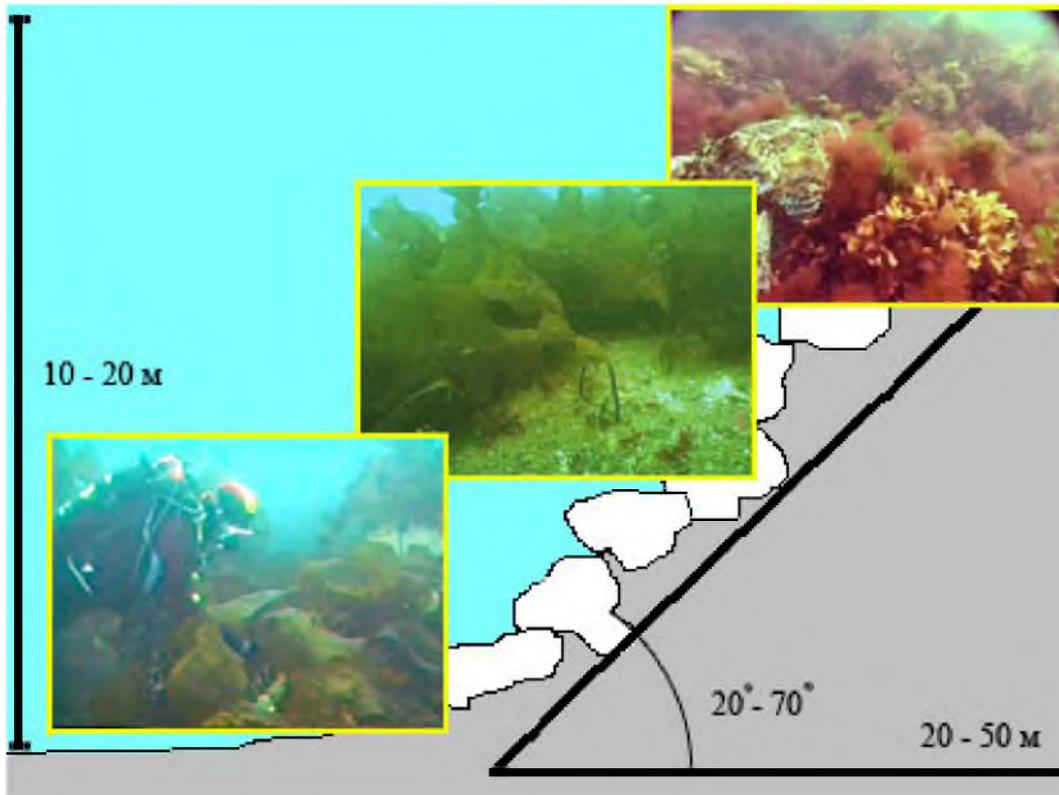


Рис. 4.3. Берег, профиль дна и донное население на участках, принадлежащих к III биономическому типу побережья

глубоководные виды: *Palmaria moniliformis*, *Fimbrifolium dichotomum*, *Turnerella mertensiana*, *Velatocarpus kurilensis*, *V. pustulosus*, *Heteroglossum ochotense*.

По мере продвижения в глубь залива или бухты полоса водорослевого пояса становится значительно уже. Как правило, из фитоценозов исчезает *T. basicrassa*, и их основу составляет ламинария ланцетовидная. Ее размеры становятся заметно меньше, длина не превышает 1,5–2,5 м, ширина – 25–40 см. Плотность заселения этого вида невелика и обычно не превышает 3–4 экз./м². В зависимости от конкретных условий, сопутствующими, а местами и доминирующими видами, являются *Pseudolessonia laminarioides*, цистозира, иногда *Fucus evanescens* или багрянки семейства Rhodomelaceae.

Отметим, что в условиях, соответствующих III биономическому типу, формируются заросли водорослей, имеющие вид мозаичных полей, которые занимают участки, защищенные от волнового воздействия, характеризующиеся хорошим водообменом, пологим дном и галечно-валунными грунтами в диапазоне глубин 4–9 м.

IV тип – Кутовые части бухт и заливов

Этот тип прибрежного комплекса характерен для наиболее защищенных, мелководных кутовых частей бухт и заливов. Особенно выражен у сильно врезанных в берег заливов и бухт. Отличается наличием более или менее выраженных береговых галечных или песчаных пляжей, очень пологого, преимущественно песчаного с отдельными валунами дна, обнажаемого во время отлива (рис. 4.4).

Кутовые части бухт обычно являются местами впадения рек и ручьев, что приводит к заметному снижению солености прибрежных вод, особенно в период отлива. Высокий прогрев воды (до 14–17°C), доминирование песчаных и илистых грунтов, пониженный водообмен и повышенный уровень терригенной минеральной и органической взвеси определяют данный тип как малопригодный для произрастания большинства видов макрофитов.

Для данного типа прибрежного комплекса характерны виды, способные расти на разных видах жестких грунтов в условиях пониженной прибойности: *Cladophora speciosa*, *Rhizoclonium tortuosum*, *Monostroma grevillei*, *Ulvaria splendens*, *Coilodesme bulligera*,

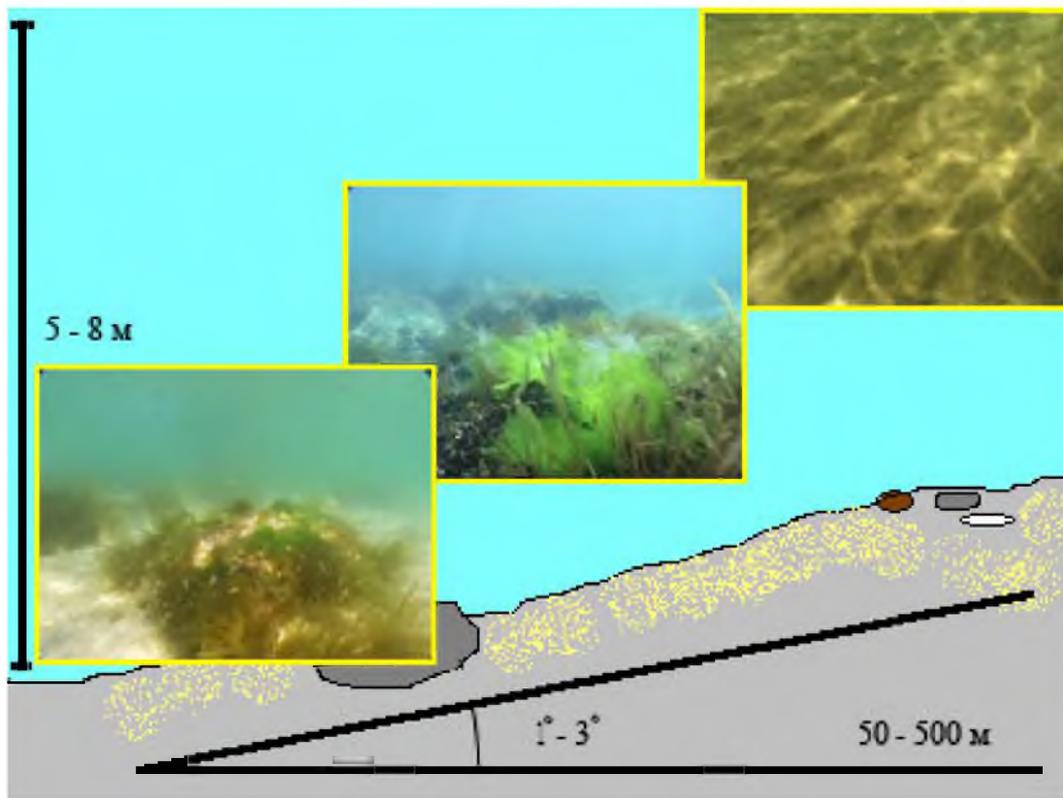


Рис. 4.4. Берег, профиль дна и донное население на участках, принадлежащих к IV биомическому типу побережья

Dictyosiphon foeniculaceus, *Petalonia fascia*, *Scytosiphon lomentaria*, *Halopteris dura*, *Dumontia contorta*, *Polysiphonia urceolata*, *Neorhodomela larix*.

Немаловажным фактором, препятствующим развитию макрофитобентоса, является истирающее воздействие льда в зимний период. Его влиянием можно объяснить угнетенный вид, небольшие размеры и крайне низкую плотность массовых видов водорослей, произрастающих на участках этого типа: *Pseudolessonia laminarioides*, *Stephanocystis crassipes*, *Fucus evanescens*.

Очевидно, что наиболее благоприятные условия для развития водорослевых сообществ присущи участкам, относящимся к третьему биономическому типу прибрежного комплекса, для которого характерны относительная защищенность побережья, высокий уровень водообмена, преобладание каменистых грунтов на глубинах до 20 м, умеренный уклон дна, меньшее, чем в кутах бухт и заливов, воздействие ледового покрова в зимний период. Другие типы прибрежного комплекса можно определить как малопригодные для развития подводной растительности.

С учетом протяженности берегов с определенным биономическим типом и площади дна в пределах глубин, пригодных для произрастания водорослей, нами была сделана экспертная оценка структуры прибрежной зоны Охотско-Тауйского и Гижигинского районов (рис. 4.5 и 4.6).

Результаты выполненных нами расчетов, представленные в таблице 4.1, показывают, что прибрежный комплекс обоих районов преимущественно представлен I, II и IV биономическими типами, малопригодными для развития водорослевых зарослей.

Таблица 4.1

Оценка распространности разных биономических типов побережья в районах исследований

Район	I тип		II тип		III тип		IV тип	
	км ²	%	км ²	%	км ²	%	км ²	%
Охотско-Тауйский	10,5	1,9	440	79,6	43,6	7,9	58,5	10,6
Гижигинский	4,2	0,4	550	57,0	80	8,3	330	34,2

Наиболее же ценный в этом отношении III тип прибрежного комплекса занимает только около 8% площади дна, пригодной для произрастания водорослей, что позволяет охарактеризовать прибрежную зону исследованных районов в целом как малоблагоприятную для развития макрофитов и формирования мощного водорослевого пояса.



Типы прибрежного комплекса:

- I тип
- II тип
- III тип
- IV тип

Мозаичные поля водорослей:

1. Бух. Тунгусская
2. Зал. Амахтонский
3. О. Недоразумения
4. Бух. Батарейная
5. Бух. Старая Веселая
6. Зал. Одян

Рис. 4.5. Карта-схема распределения в Охотско-Тауйском районе разных биономических типов побережья и размещения мозаичных полей водорослей



Типы прибрежного комплекса:

- I тип
- II тип
- III тип
- IV тип

Рис. 4.6. Карта-схема распределения в Гижигинском районе разных биономических типов побережья.

Типы зарослей, формируемых макрофитами

Разнообразие условий прибрежного комплекса исследуемых районов определяет различия видового состава, проективного покрытия, ярусности, поясности, продукционных характеристик фитоценозов, формирующихся на различных участках. Тем не менее, всё многообразие форм прибрежных фитоценозов можно свести к двум основным типам.

1. Прибрежно-ленточные заросли (рис. 4.7), представляющие собой узкие (ширина 10–50 м), сплошные или прерванные пояса водорослей, развивающиеся практически вдоль всего побережья. Наибольшего развития они достигают в районах с III и I типами прибрежного комплекса, где общее проективное покрытие водорослей может достигать до 80–100%, а биомасса достигает 10–15 кг/м² и более. Но промысловые виды ламинариевых при этом произрастают достаточно разреженно и только местами образуют небольшие плотные скопления, которые приурочены, как правило, к резким валунным свалам и практически недоступны для промысла.

Во II и IV типах прибрежного комплекса пояс водорослей развит гораздо слабее, часто прерывист и представлен отдельными куртинами. На значительных по протяженности участках макрофиты могут практически полностью отсутствовать. В структуре фитоценозов роль ламинариевых снижена (их средняя биомасса обычно не превышает 0,5 кг/м²), и на первый план выходят алярии и цистозира. Все это в совокупности определяет непригодность этой категории зарослей для промышленного использования.

На акватории Гижигинской губы прибрежно-ленточные заросли, по результатам на-

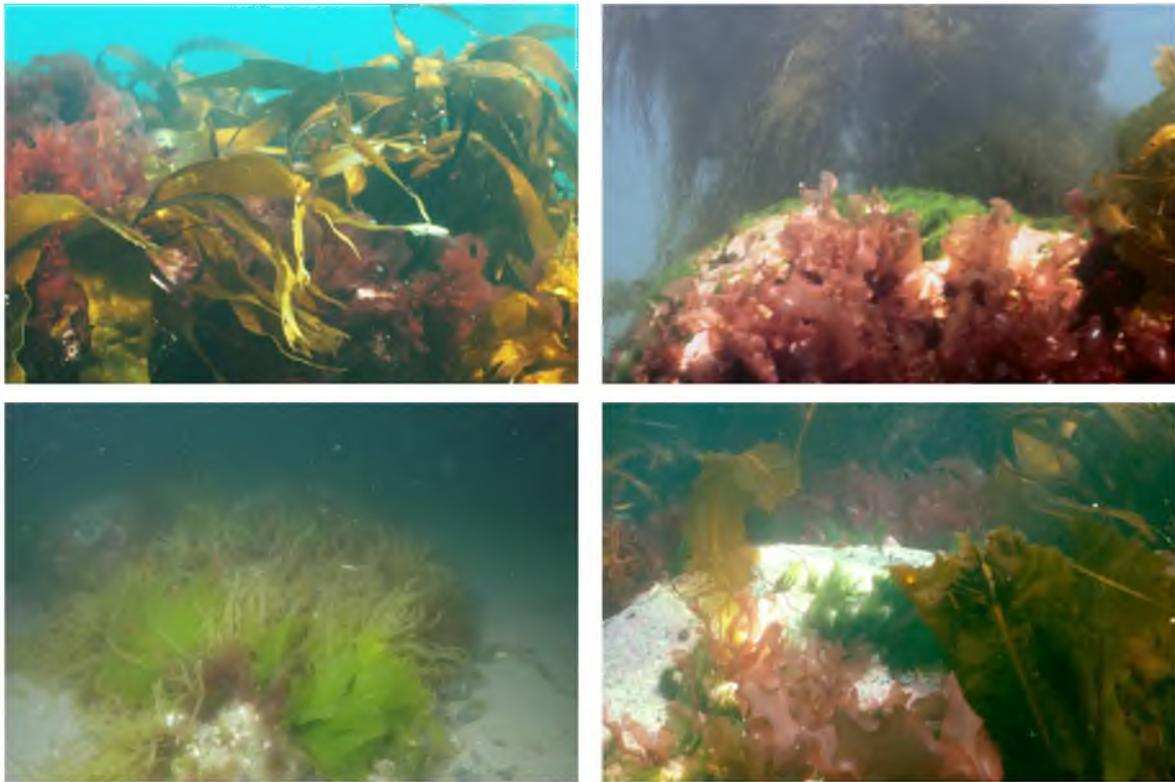


Рис. 4.7. Наиболее типичные водорослевые заросли прибрежно-ленточного типа

ших исследований, являются единственным типом зарослей, формируемых макрофитами. При этом пояс водорослей прерывистый, а на значительных по площади участках, относимых ко II типу прибрежного комплекса, макрофиты произрастают крайне разреженно или полностью отсутствуют. Их относительно плотные, локализованные скопления в основном приурочены к участкам, соответствующим III биономическому типу, расположенным в немногочисленных небольших бухтах. В этих фитоценозах ярко выражено доминирование *Pseudolessonia laminarioides*, биомасса которой может достигать 22–24 кг/м², а в их верхнем поясе достаточно обычен *Fucus evanescens*, формирующий местами монодоминантные заросли с биомассой до 2,2–3,6 кг/м². Ламинария ланцетовидная доминирует в нижнем поясе фитоценозов, где ее плотность может достигать 15–20 экз./м², но ее небольшие размеры, характерные для акватории Гижигинской губы, определяют достаточно скромные для этого вида показатели максимальной биомассы – 2,6–10,8 кг/м².

По условиям своего размещения (уклон дна, рельеф) и величине запаса отдельные локальные скопления *Pseudolessonia laminarioides* и ламинарии ланцетовидной на прибрежных акваториях Гижигинской губы пригодны для ведения местного промысла в ограниченном объеме.

2. Мозаичные поля – достаточно обширные по площади заросли водорослей с высокими показателями плотности и биомассы и, как правило, с ярко выраженным доминированием ламинариевых. Такие заросли встречаются только на участках, соответствующих II и III типам прибрежного комплекса, в относительно защищенных акваториях, где, в диапазоне глубин 3–10 м, имеются выровненные отмостки (отлогие участки дна) с каменистым или песчано-валунным дном (рис. 4.8).

В условиях II биономического типа фитоценозы мозаичных полей выявлены только на двух участках: бух. Тунгусская (Охотский рейд) и зал. Амахтонский Тауйской губы (рис. 4.2). В пределах полей водоросли распределены довольно равномерно, проективное покрытие в среднем составляет 60–80%, средняя плотность заселения ламинариевыми – 4–8 экз./м². Основу мозаичного поля б. Тунгусская, занимающего площадь около 1,8 км², составляют *Alaria ochotensis* и ламинария ланцетовидная, при средней биомассе (в начале июня) 2,0 и 0,5 кг, соответственно. Под их пологом произрастают красные водоросли с совокупной биомассой от 30 до 112 г/м².



Рис. 4.8. Мозаичные заросли ламинарии на участках дна с песчано-валунным грунтом

В зал. Амахтонский мозаичное поле располагается на площади около 2-2,5 км² и в своей основе сформировано ламинарией Гурьяновой со средней биомассой 2,8-5,6 кг/м². В целом, видовая структура фитоценоза этого мозаичного поля достаточно скромна. В ходе выполненных исследований в его пределах было отмечено произрастание одиночных растений следующих видов: *Chondrus platinus*, *Clathromorphum circumscriptum*, *Callophyllis cornu-cervi*, *Odonthalia dentata*, *O. ochotensis*, *Palmaria moniliformis*, *Phycodrys sp.*, *Phymatolithon lenormandii*, *Sparlingia stipitata*.

В условиях III типа прибрежного комплекса мозаичные поля в пределах исследованных районов отмечены на настоящий момент только на акватории Тауйской губы (рис. 4.3, табл. 4.2).

Основным формообразующим видом этих полей является ламинария ланцетовидная, которая в нижнем поясе фитоценозов на глубинах 9–15 м может замещаться *Tauya bassicrasa*. Также, обычно достаточно широко, представлены *Alaria marginata*, *Stephanocystis crassipes* и *Laminaria inclinatorhiza*. Другие виды, отмеченные в фитоценозах мозаичных полей, представлены в значительно меньшей степени: *Acrosiphonia duriuscula*, *Callophyllis cornu-cervi*, *Euthora cristata*, *Fimbriofolium dichotomum*, *Kallymeniopsis lacera*, *Neohypophyllum middendorffii*, *Odonthalia corymbifera*, *O. dentata*, *O. ochotensis*, *O. setacea*, *Palmaria moniliformis*, *Phycodrys sp.*, *Wildemania miniata*, *Porphyra sp.*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Ptilota filicina*, *Rhizoclonium tortuosum*, *Rhodomela tenuissima*, *Tichocarpus crinitus*, *Congregatocarpus kurilensis*, *Ulva fenestrata*, *Velatocarpus pustulosus*. На каменистых, незаиленных участках дна обычно хорошо развит покров из корковых кораллиновых водорослей.

Таблица 4.2

Основные характеристики мозаичных полей Тауйской губы

Район	Глубина, м	Площадь, м ²	Средняя биомасса, кг/м ²
бух. Старая Веселая	7-13	80 000	2,8-4,7
бух. Батарейная	4-12	45 000	4,5-6,5
о. Недоразумения	3-10	675 000	3,0-5,2
зал. Одян	3-8	1 000 000	2,5-4,0

Особенности условий прибрежного комплекса, определяющие формирование того или иного типа зарослей, не могут не отразиться и на морфологии водорослей. В процессе исследований нами была проанализирована линейно-весовая структура зарослей ламинарии ланцетовидной различных типов. К рассмотрению принимались данные промеров растений в возрасте 1 года и старше. Как хорошо видно на рисунке 4.9, основу зарослей типа мозаичных полей составляют растения длиной пластины 2,5–4,5 м и весом от 2 до 3 кг. В прибрежно-ленточных зарослях ламинария ланцетовидная представлена в основном более мелкими растениями с длиной пластины 1,5–2 м и весом 0,5–1 кг. В то же время именно в зарослях этого типа на глубинах 20–25 м встречаются экземпляры, достигающие максимального размера: длина – более 6,5 м, масса – более 5,5 кг.

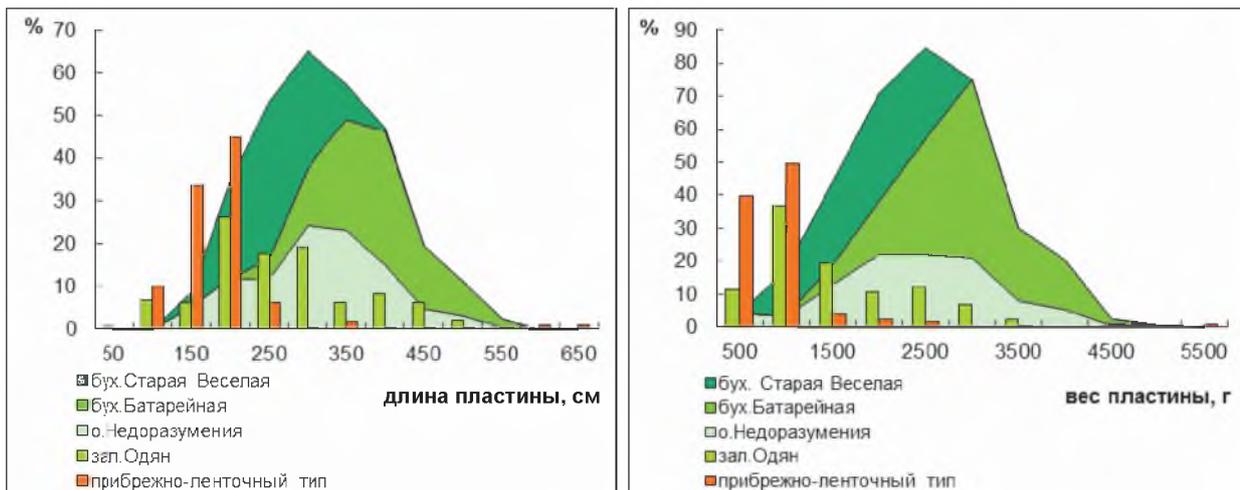


Рис. 4.9. Частота встречаемости ламинарии ланцетовидной по длине (слева) и массе (справа) пластин на различных участках ее обитания

Заросли ламинарии ланцетовидной зал. Одян по своей линейно-весовой структуре представляют некоторый промежуточный вариант. Представители доминирующей группы имеют более крупные размеры (длину 2–3 м и вес 1–1,5 кг), чем таковые в зарослях прибрежно-ленточного типа, но заметно меньшие, чем аналогичные показатели в структуре других мозаичных полей. При этом и само доминирование выражено не столь ярко. В целом, несмотря на то что мы относим заросли водорослей зал. Одян к мозаичным полям, встречающиеся здесь растения по морфометрическим характеристикам проявляют гораздо большее сходство с растениями прибрежно-ленточного типа.

В Гижигинской губе ламинария ланцетовидная, как уже говорилось выше, формирует только заросли прибрежно-ленточного типа. Сбор материала для исследований представилось возможным осуществлять только в начале лета (конец мая – начало июня), когда растения находятся в стадии активного линейного роста. В этот период доминировали ламинарии с длиной пластины 1,5–2,5 м и массой 200–300 г (рис. 4.10).

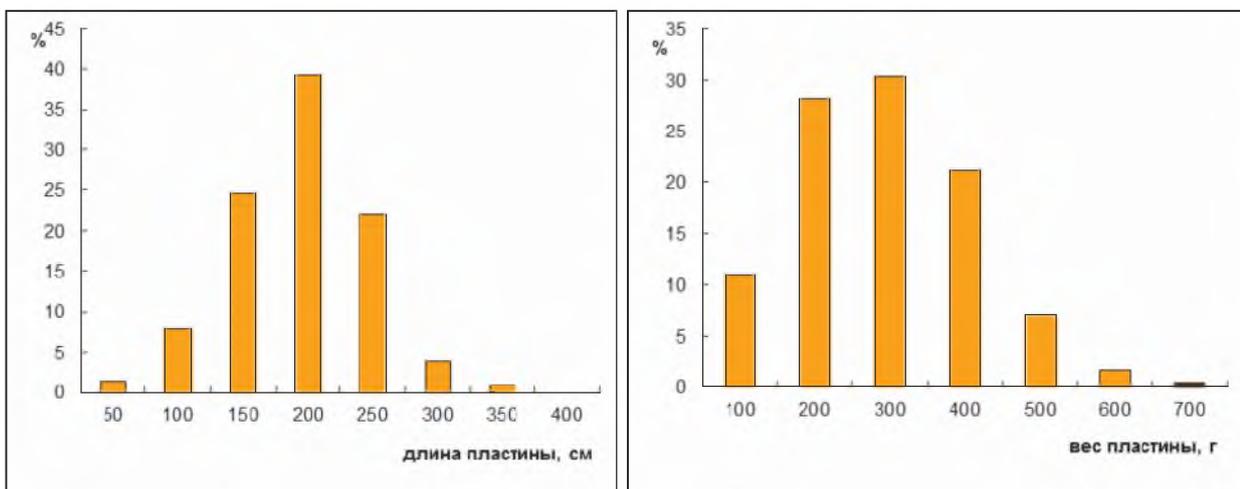


Рис. 4.10. Размерно-массовая структура популяции ламинарии ланцетовидной в акватории Гижигинской губы

Ее максимальные размеры составляли: длина – 332 см, масса – 680 г. Предполагая, что темп роста ламинарии на акватории Гижигинской губы аналогичен таковому в Тауйской губе, можно заключить, что в период своего максимального развития ее пластины будут иметь размеры, сопоставимые с размерами ламинарий прибрежно-ленточных зарослей Охотско-Тауйского района.

Проведение учетных альгологических работ в течение достаточно продолжительно-

го времени позволило определить распределение типов зарослей по типам прибрежного комплекса и дать примерную оценку величины занимаемых ими площадей. Как видно из таблицы 4.3, на акватории исследованных районов прибрежно-ленточные заросли отмечаются во всех биомических типах прибрежного комплекса.

Таблица 4.3

Распределение типов зарослей по типам прибрежного комплекса

Тип зарослей	Тип ландшафта								Всего	
	I		II		III		IV			
	км ²	%*	км ²	%*	км ²	%*	км ²	%*	км ²	%**
Охотско-Тауйский район										
Прибрежно-ленточный	10,5	100	12,3	2,8	39,8	91,3	3,7	6,3	66,3	91,6
Мозаичные поля	-	-	4,3	0,97	1,8	4,1	-	-	6,1	8,4
Гижигинский район										
Прибрежно-ленточный	4,2	100	35,4	6,4	41,7	52,1	3,6	1,1	84,9	100

Примечание: * – от общей площади данного типа прибрежного комплекса;
** – от общей площади, занятой водорослями.

Мозаичные поля отмечены только в Охотско-Тауйском районе, где они формируются в условиях II и III типов прибрежного комплекса. Их суммарная площадь оценивается на уровне 6,1 км², что составляет около 8,4% от общей площади водорослевого пояса. Сопоставление полученных результатов с площадями пояса потенциально пригодных глубин по районам (табл. 4.4) показывает, что фитоценозы занимают весьма незначительную их часть.

Таблица 4.4

Площади водорослевых зарослей по районам

Район	Площадь пояса пригодных глубин, км ²	Площадь водорослевых зарослей	
		км ²	%
Охотско-Тауйский	552,6	72,4	13,1
Гижигинский	964,2	84,9	8,8

Таким образом, вывод о малой пригодности исследованных акваторий для формирования мощного водорослевого пояса, сделанный по результатам анализа климато-гидрологических условий прибрежной зоны Охотско-Тауйского и Гижигинского районов, подтверждается оценкой степени освоения водорослями пояса потенциально пригодных глубин.

Оценка запасов основных групп макрофитов

Предваряя дальнейшее изложение, необходимо обратить внимание на некоторые важные моменты. Оценка запасов на столь значительной площади, как акватории исследуемых нами районов, в связи с неравномерностью распределения водорослей и необходимостью использования экстраполяции данных, полученных при исследовании ограниченных участков на всю площадь района, определяет достаточную условность конечного результата. При этом необходимо учитывать и сезонные колебания биомассы макрофитов, обусловленные особенностями их жизненного цикла, что можно проиллюстрировать следующим примером.

В летний период 2002 г. в ходе наших исследований проводился регулярный отбор проб спорофитов ламинарии ланцетовидной с модельной площадки. По результатам измерений для каждой пробы определялись средние значения длины, ширины и массы пластинок (табл. 4.5), что позволило проследить за изменениями этих параметров.

Анализ данных показывает, что линейный рост пластины происходит непрерывно и достаточно равномерно вплоть до начала ее разрушения. Увеличение же массы пластины, отстающее от ее линейного роста в раннелетний период, резко усиливается в июле, что свидетельствует об интенсификации синтеза и накоплении веществ, необходимых для осуществления процесса воспроизводства. В начале августа у пластин ламинарии ланцетовидной, достигших предельного размера и массы, начинает наблюдаться снижение показателя удельной массы (табл. 4.5), что говорит о расходовании накопленных веществ в процессе спороношения.

Таким образом, заросли ламинариевых водорослей будут иметь максимальную биомассу в период, предшествующий их массовому спороношению (на исследуемых акваториях это конец июля – начало августа), когда растения максимально развиты. Весной же и осенью их биомасса будет значительно ниже, что связано с ростом и разрушением талломов у основной части растений. В связи с этим любые оценки запаса водорослей следует рассматривать как ориентировочные.

Таблица 4.5

Средние параметры слоевищ ламинарии ланцетовидной на разных этапах развития (о. Недоразумения, Тауйская губа, 2002 г.)

Период	Длина, см	Ширина, см	Площадь, см ²	Масса, г	Удельная масса, г/см ²
Июнь	209,9	46,8	9 823,3	623,8	0,064
Июль	297,3	48,2	14 329,9	967,4	0,068
Август	411	54,5	22 399,5	1 277,8	0,057

В настоящей работе оценка общей величины запаса макрофитов, приведенная в таблице 4.7, в пределах исследуемых районов производилась на основании определенных в ходе наших исследований площадей водорослевых зарослей по типам прибрежного комплекса (табл. 4.3) и средним значениям биомассы макрофитов в различных типах фитоценозов (табл. 4.6).

Таблица 4.6

Средние значения биомассы (кг/м²) основных групп макрофитов по типам прибрежного комплекса и типам зарослей на акваториях Охотско-Тауйского и Гижигинского районов

Тип		Группы водорослей			
Ландшафта	Зарослей	Ламинариевые	Аляриевые	Фукусовые	Красные
Охотско-Тауйский район					
I	Прибрежно-ленточный	1,2	0,3	0,1	0,22
II	Прибрежно-ленточный	0,3	0,4	0,15	0,18
	Мозаичные поля	0,5	1,1	0,1	0,2
III	Прибрежно-ленточный	0,72	0,18	0,3	0,45
	Мозаичные поля	3,6	0,18	0,5	0,45
IV	Прибрежно-ленточный	0,27	0,12	1,3	0,44
Гижигинский район					
I	Прибрежно-ленточный	0,6	-	0,08	0,3
II	Прибрежно-ленточный	-	-	-	-
III	Прибрежно-ленточный	0,5	0,1	0,2	0,3
IV	Прибрежно-ленточный	-	-	-	-

Общий запас водорослей на акватории Охотско-Тауйского района, по нашей оценке, составляет 122,6 тыс. т, при средней биомассе 1,7 кг/м² (табл. 4.8). Около 55% запаса примерно в равных долях формируется аляриями, фукусовыми и багрянками. Ламинариевые

водоросли в структуре запаса составляют около 45%. Однако скопления ламинариевых водорослей, пригодные для промышленного освоения (мозаичные поля), концентрируют около 7,7 тыс. т, что составляет всего 14% от общего запаса ламинариевых района.

Здесь следует отметить, что величина общего запаса водорослей, определенная в ходе наших исследований для прибрежных акваторий Охотско-Тауйского района, достаточно близка к ранее сделанной оценке (Суховеева, Прудникова, 1977), согласно которой величина запаса макрофитов на участке от Ейринейской губы до Тауйской губы включительно определена в 115 тыс. т. Это позволяет констатировать достаточно стабильное состояние запасов макрофитов на этой акватории на протяжении последних десятилетий.

Таблица 4.7

Ориентировочная величина запаса (тыс. т) основных групп макрофитов на акватории Охотско-Тауйского и Гижигинского районов

Тип		Группы водорослей			
Ландшафта	Зарослей	Ламинариевые	Аляриевые	Фукусовые	Красные
Охотско-Тауйский район					
I	Прибрежно-ленточный	12,6	3,2	1,1	2,3
II	Прибрежно-ленточный	3,7	4,9	1,9	2,2
	Мозаичные поля	2,2	4,7	0,9	0,9
III	Прибрежно-ленточный	28,7	7,2	11,9	17,9
	Мозаичные поля	6,5	0,3	0,9	0,8
IV	Прибрежно-ленточный	1	0,4	4,8	1,6
Всего по району		54,7	20,7	21,5	25,7
Гижигинский район					
I	Прибрежно-ленточный	2,5	-	0,4	1,3
II	Прибрежно-ленточный	-	-	-	-
III	Прибрежно-ленточный	20,9	4,2-	6,3	12,5
IV	Прибрежно-ленточный	-	-	-	-
Всего по району		23,4	4,2	6,7	13,8

На акватории Гижигинского района запас макрофитов оценивается нами на уровне 48,1 тыс. т, а их средняя биомасса составляет всего 0,6 кг/м² (табл. 4.8). На ламинариевые приходится около 49% от общей величины запаса. На втором месте стоят багрянки – 28%; а фукусовые и аляриевые составляют, соответственно, 14% и 9% от величины общего запаса.

Таблица 4.8

Сравнительная характеристика состояния водорослевых зарослей на акватории Охотско-Тауйского и Гижигинского районов

Район	Площадь, км ²		Запас водорослей, тыс. т		Средняя совокупная биомасса по району, кг/м ²
	Пояс пригодных глубин	Зарослей	Общий	Ламинариевые (мозаичные поля)	
Охотско-Тауйский	552,6	72,4	122,6	7,7	1,7
Гижигинский	964,2	84,9	48,1	-	0,6

Сравнительный анализ основных характеристик водорослевых зарослей двух районов показывает, что, несмотря на большую площадь пояса пригодных глубин и величину площади, занятую водорослями, Гижигинский район значительно уступает Охотско-Тауйскому по величине общего запаса макрофитов (табл. 4.7–4.8). При этом, как свидетель-

ствуют показатели средней совокупной биомассы водорослей, на 1 м² площади водорослевого пояса Гижигинского района приходится почти в 3 раза меньше фитомассы, чем в Охотско-Тауйском районе. Ухудшение продукционных характеристик водорослей в более северном Гижигинском районе, очевидно, определяется более суровыми и менее благоприятными условиями произрастания водорослей.

Особенности промысла водорослей-макрофитов

Несмотря на то что одной из основных целей значительной части альгологических исследований северных акваторий Охотского моря была оценка запаса водорослей и определение перспектив его промышленного освоения, водорослевой промысел в этих районах вплоть до настоящего времени так и не получил своего должного развития. Вплоть до конца XX в. использование водорослей сводилось только к сбору их береговых выбросов населением с последующим использованием для своих личных нужд.

С конца 90-х гг. XX в. с возобновлением ФГУП «МагаданНИРО» исследований бурых водорослей с целью вовлечения их в хозяйственный оборот, удалось привлечь внимание региональных рыбохозяйственных организаций к этому ресурсу. Однако из-за специфики географического положения региона – удаленность, значительная протяженность района и отсутствие транспортных схем – определяют как высокую себестоимость реализации продукции в виде сырья за пределы региона, так и сложность организации его местной глубокой переработки. В связи с этим в настоящее время годовой уровень добычи водорослей на исследуемых нами акваториях не превышает 100 т. При этом в основном эксплуатируется только мозаичное поле в районе о. Недоразумения (Тауйская губа) как наиболее приближенное к береговым базам переработки. Добываемые объемы, основу которых составляют ламинариевые, используются для производства кулинарной продукции – широкого ассортимента салатов, реализуемых на региональном рынке. Существующий уровень добычи водорослевого сырья в целом соответствует потребностям рынка, что позволяет прогнозировать сохранение величины освоения ресурсов водорослей на ближайшую перспективу.

Тем не менее, выполненные нами исследования даже при таком уровне развития промысла водорослей позволили выявить некоторые важные аспекты, которые необходимо учитывать при организации их добычи.

Во-первых, значительная часть водорослевого пояса представлена зарослями прибрежно-ленточного типа, который малопригоден для ведения промысла и, соответственно, основная промысловая нагрузка приходится на запасы мозаичных полей, особенно наиболее приближенных к базам переработки. Таким образом, несмотря на значительную величину запаса водорослей и определяемой на этом основании величины возможного вылова, их объем, который может быть реально освоен существующими технологиями промысла, значительно меньше. Игнорирование этого влечет за собой следующие негативные последствия:

- некорректное информирование рыбопромышленных организаций о состоянии ресурсной базы, что проявляется в неадекватном планировании промысла и низком уровне освоения предусмотренных к вылову объемов;

- сосредоточение промысловой нагрузки на отдельных локальных скоплениях. Эта проблема является общей для объектов, для которых определяется возможный вылов, так как предусмотренное районирование промысла только на уровне подзон создает условия для освоения всей квоты по подзоне на небольшой ограниченной площади. Иными словами, создаются условия для локального превышения добычи объекта промысла вплоть до потенциального уничтожения отдельной группировки или популяции при том, что уровень освоения объемов возможного вылова объекта в целом по подзоне может быть весьма незначительным. Применительно к водорослям это усугубляется еще и оценкой возможного вылова без учета промысловой доступности ресурса.

С учетом этого, представляется крайне необходимым введение в алгоритм расчетов возможного вылова еще одной ступени – определения величины промысловодоступной части запаса, от которой уже и следует рассчитывать величину допустимого вылова. Также, во избежание перепромысла, на отдельных полях необходимо устанавливать объемы изъятия водорослей по конкретным участкам.

Во-вторых, результаты исследований развития спорофитов ламинариевых водорослей указывают на необходимость ограничения срока промысла. Наиболее пригодными сроками для ведения промысла ламинариевых водорослей является период с 20 июня по 10 августа. Возможны колебания сроков в зависимости от конкретных метео- и гидрологических условий года. Ограничение сроков промысла несет в себе следующие положительные моменты:

- качество сырья в указанные периоды является наиболее высоким: близкие к максимальным размер и масса слоевищ; относительно высокая прочность пластин; высокий уровень концентрации веществ и микроэлементов, определяющих пищевую ценность водорослевого сырья;

- высокое качество сырья, ценное само по себе, определяет большую производительность и экономичность промысла. При одинаковом количестве промысловых усилий (и общих затрат) за счет больших размеров слоевища, в июле будет добываться большее количество сырья. При этом уровень отбраковки в процессе промысла и последующей переработки будет значительно ниже;

- эксплуатация зарослей в данные сроки наиболее приемлема и с точки зрения сохранения их потенциала. Для освоения одного и того же объема в июле потребуется изъять примерно в 2 раза меньше экземпляров водорослей, чем в июне.

В-третьих, достаточно актуальным является вопрос разработки и внедрения новых орудий промысла ламинариевых водорослей, позволяющих вести их рентабельную добычу без нарушения состояния популяции и ее воспроизводственного потенциала.

С целью разрешения проблематики, указанной в последнем пункте, ФГУП «МагаданНИРО», с участием автора, проводились специализированные экспериментальные работы, которые позволили определить рабочие возможности различных орудий и способов добычи, а также оценить степень их воздействия на фитоценозы.

В ходе этих исследований рассматривались как разрешенные «Правилами рыболовства на Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне» орудия и способы добычи (канза, полужесткий подсекатель с петлей положительной плавучести и использование водолазов), так и экспериментальные.

Канза. Представляет собой длинный шест с закрепленными на рабочем конце прутьями (рис. 4.11).

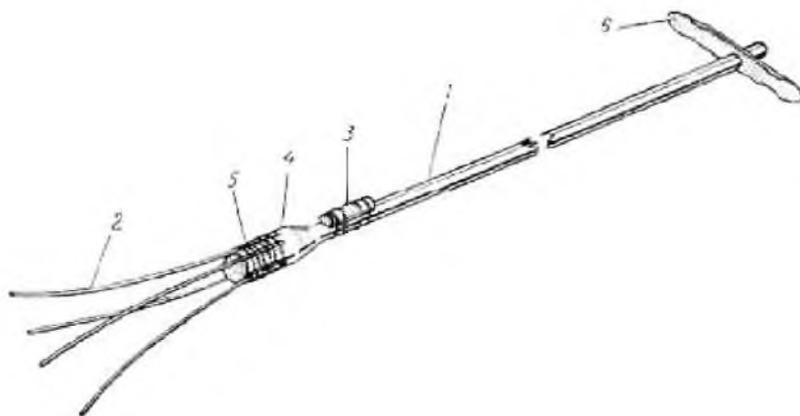


Рис. 4.11. Один из вариантов канзы: 1 – шест, 2 – прутья, 3 – груз, 4 – болванка, 5 – привязка прутьев, 6 – рукоятка.

Лов производится с лодки на глубинах до 4–5 м при визуальном наблюдении водорослей путем помещения прутьев канзы в толщу пучка и последующего наворачивания на них слоевищ. Как показывает практика, в регионе просто отсутствуют ловцы, владеющие техникой применения канзой. Во-вторых, глубина 4 м является минимальной границей существующих промысловых полей и даже на этой глубине гидрологические условия (волнение, прозрачность воды) затрудняют визуальное наблюдение водорослей, что приводит к использованию канзы вслепую. Основной запас полей водорослей сконцентрирован на глубинах 6–8 м, абсолютно недоступных для данного орудия лова. В-третьих, существующие поля имеют мозаичный характер, что приводит к неоправданной трате времени на пе-

ремещения лодки в ходе облова участка в ущерб основному процессу. Ориентировочный средний объем добычи на одного ловца в день при значительных физических нагрузках и низкой стоимости сырья составит в лучшем случае не более 300-350 кг.

Удаленность перерабатывающих предприятий от мест промысловых скоплений водорослей не позволяет вести приемку сырья непосредственно с лодок добытчиков и требует организации переработки на месте, для чего необходимо либо обустроить серьезную береговую базу, либо содержать в районе лова дополнительно судно-приемщик, что повышает себестоимость продукции.

Полужесткий подсекатель с петлей положительной плавучести. За последние годы неоднократно предпринимались попытки прояснить особенности данной конструкции, но не было получено даже приблизительного ее описания. На практике это приводит к тому, что под прикрытием данной формулировки добывающими предприятиями применяются орудия в меру своего разумения, в первую очередь различные тросы.

Правилами рыболовства разрешается применение подсекателя на глубинах более 15 м. В то же время, результаты исследований ФГУП «МагаданНИРО» 1997-2001 гг. показывают отсутствие на данных глубинах не только промысловых, а вообще сколь-либо значимых скоплений водорослей, что делает предусмотренное Правилами рыболовства ограничение по глубине бессмысленным.

Таким образом, предусмотренное Правилами рыболовства применение данного орудия лова способствует, на наш взгляд, только развитию полулегального браконьерства.

Водолазный способ. На настоящее время по своим технологическим параметрам и воздействию, оказываемому на фитоценозы, данный способ является наиболее оптимальным. Сама специфика работ определяет возможность селективного изъятия промысловой фракции из популяции водорослей во всем диапазоне глубин их произрастания. Учитывая, что работа совершается вручную, водолазу экономически выгодно производить сбор только водорослей старших возрастных групп в период их максимального развития на участках с высокой плотностью зарослей. Как показывает практика, при соблюдении этих условий суточная норма добычи одного водолаза составляет 3,5–5,5 т ламинарии. При работе же в неблагоприятный период или сборе однолетней ламинарии производительность водолаза при тех же и даже больших физических затратах снижается до 0,5–0,8 т в день.

Наиболее эффективен водолазный сбор водорослей с использованием маломерного судна с экипажем из 3 человек (включая водолаза). Таким образом, при малой численности персонала и высокой производительности труда обеспечивается максимальное качество сырья при сохранении репродуктивного потенциала популяции.

Сбор штормовых выбросов. Данный способ получения водорослевого сырья применяется только населением прибрежных районов для удовлетворения личных потребностей. С промышленной точки зрения использование штормовых выбросов в условиях региона не представляется целесообразным как в настоящее время, так и на перспективу. Причины этого следующие: малые объемы выбросов, труднодоступность мест их локализации, низкое качество сырья.

Первые исследования по оценке рабочих характеристик орудий добычи ламинариевых, которые представлялись перспективными для введения в промысловую практику, были проведены в 2001 г. В ходе исследований была установлена абсолютная непригодность использования ваерных орудий добычи, которые оказывают крайне негативное воздействие на фитоценозы, имеют чрезвычайно высокие показатели потери объемов (до 70-80%) и качества сырья, особенно при использовании маломерных судов (рис. 4.12).

Работы по оценке воздействия на состояние растительности якорной драги и водорослевой гребенки проводились со значительными перерывами в период 2001–2005 гг. Обобщая результаты исследований, можно отметить следующее:

- принципиального различия в характере работы и воздействия на донные биоценозы в использованных вариантах якорной драги и водорослевой гребенки не выявлено;
- возможный среднесуточный вылов судна типа РС может достигать 5–6 т, типа ВРД – 2,5–3 т;
- драга и гребенка селективно изымают преимущественно лентовидные макрофиты (ламинария ланцетовидная, тауйя), но при этом отсутствует селективность по возрастному составу, что приводит в отдельных случаях к тому, что вылов за промысловое усилие состоит практически на 100% из нетоварных растений первого года жизни;



Рис. 4.12. Промысел ламинариевых водорослей с использованием водорослевой гребенки. На правом снимке хорошо видно соотношение товарной продукции (на переднем плане) и отходов

– на всех этапах использования драги происходят потери собранных с субстрата водорослей, которые в совокупности могут достигать 40–70%, при этом слоевищам растений наносятся значительные механические повреждения, особенно молодым спорофитам.

Водолазное сопровождение этих орудий добычи в процессе их использования показало следующее:

– драга и гребенка в основном проходят на расстоянии 5–40 см над грунтом, но после остановки и после встречи препятствий ложатся на грунт, а затем некоторое расстояние (5–10 м) проходят, перепахивая его на глубину 5–10 см;

– при встрече с водорослями использованные орудия добычи захватывали только те из них, которые цепляются у ризоидов и в основании пластины. У водорослей, захватываемых в средней части пластины, слоевище, как правило, в ходе дальнейшей буксировки разрывается на отдельные части, которые опадают на дно;

– при прохождении драги и гребенки по пучкам водорослей захватываются только отдельные экземпляры, а по большинству растений драга проходит, разрывая их слоевища;

– в момент подъема улова некоторое количество водорослей (5–25%) опадает с нее и оседает на дно, обычно в неповрежденном состоянии;

– при отборе добытого объема водорослей с драги на борту судна происходит наиболее сильное повреждение слоевищ, в результате чего разорванные на куски изъятые ламинарии теряют товарную ценность и выбраковываются в отходы, которые составляют от 20 до 80% от фактического объема вылова;

– в прилове к основным видам встречаются из макрофитов: ламинария апрессириза, цистозира, алярии; из иных гидробионтов: единичная молодь колючего краба, молодь пятиугольного волосатого краба, а также молодь морских ежей. В естественную среду в относительно неповрежденном состоянии в процессе разбора улова возвращается только цистозира, остальные объекты, как правило, получают значительные механические повреждения и выбывают из запаса.

Таким образом, выполненный комплекс исследований показывает, что с использованием драгирующих орудий лова при добыче ламинариевых фактически из популяции изымается на 100-150% сырья больше, чем тот объем, который фиксируется как вылов. При этом попутно оказывается неблагоприятное механическое воздействие на водорослевые

и другие донные сообщества. Соответственно, драгирующие орудия лова (якорная драга, водорослевая гребенка и схожие с ними конструкции) не могут быть признаны пригодными для ведения рационального промышленного лова ламинариевых водорослей, по крайней мере, в условиях северных акваторий Охотского моря. В результате, на настоящий момент, только использование техники водолазных сборов отвечает необходимым критериям по безущербному и рентабельному промыслу ламинариевых водорослей.

Выполненный комплекс исследований позволил рекомендовать внесение некоторых поправок в существующие «Правила рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна» с целью оптимизации промысла водорослей в северных акваториях Охотского моря и сохранения их ресурсного потенциала. Эти рекомендации включают запрет на использование при добыче морской капусты (ламинарии) ваерного способа добычи, якорной драги, гребенки и полужесткого подсекателя, в том числе и с петлей, имеющей положительную плавучесть. Также предусмотрено и ограничение сроков промышленной добычи бурых водорослей периодом с 1 июня по 1 сентября.

Завершая раздел об особенностях промыслового использования водорослей северной части Охотского моря, необходимо еще раз отметить, что прибрежные макрофиты являются важной и неотъемлемой составляющей морских экосистем, находясь в сложных взаимосвязанных ценотических отношениях с другими гидробионтами. Соответственно, при определении стратегии их эксплуатации, следует учитывать не только биолого-экономические показатели водорослей как промыслового ресурса, но и то, как их промышленное использование может повлиять на состояние связанных с ними в рамках сообщества гидробионтов. Таким образом, исследования ценотических связей и определение роли макрофитов в жизненных циклах иных обитателей моря представляет не только академический, но и практический интерес. Рассмотрению одного из аспектов этого сложного вопроса посвящена следующая глава.

Глава 5.

ВОДРОСЛИ-МАКРОФИТЫ КАК НЕРЕСТОВЫЙ СУБСТРАТ СЕВЕРО-ОХОТОМОРСКИХ СЕЛЬДЕЙ

Исследованные нами районы северной части Охотского моря являются местами нереста тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Val. – одного из наиболее массовых и промысловозначимых видов рыб Дальнего Востока. Считается, что Охотско-Тауйский район является восточной частью нерестового ареала охотского стада тихоокеанской сельди, а Гижигинский – основным районом нереста сельди гижигинско-камчатского стада.

Биоценотические взаимоотношения водорослей и северо-охотоморских сельдей, как отмечалось в главе 1, рассматриваются, главным образом, в работах ихтиологов, изучавших особенности их нереста. При этом практически все исследователи, отмечая большую роль подводной растительности как нерестового субстрата сельди, не проводили анализ специфических особенностей макрофитов, определяющих их значение в этом качестве, и не связывали качество кладок и условия развития икры с их морфобиологическими особенностями.

В ходе изучения этого вопроса мы попытались дать количественную оценку места и значения водорослей-макрофитов в общей структуре нерестовых субстратов северо-охотоморских популяций сельди и проанализировать их морфометрические, геометрические и некоторые другие характеристики, определяющие особенности распределения и выживаемости икры. При этом мы исходили из того, что нерестовый субстрат, с одной стороны, представляет собой некую поверхность для размещения икры, с другой – является одним из главных компонентов среды, определяющих особенности ее развития.

Базовыми параметрами, которые были использованы при оценке качества водорослевого субстрата, являлись плотность обывкрения и коэффициент обывкрения, то есть те показатели, которые определяются в ходе стандартной учетной икорной съемки.

Особенности нереста сельди

Нерест северо-охотоморских популяций сельди проходит один раз в год, примерно с середины мая до середины июня. Сельдь обычно нерестится в относительно закрытых акваториях (бухты, заливы и т.п.). В то же время отмечается ее регулярный нерест и у откры-



Рис. 5.1. Нерест охотской сельди в бух. М. Молта, Ейриной губа. (Фото А.М. Панфилова)

тых участков побережья: Охотский и Северо-Эвенский рейды. Однако и на этих участках ядро нереста, как правило, приурочено к изгибу берега, основанию мыса и т.п. (рис. 5.1).

Период нереста сельди совпадает с окончанием разрушения ледового покрова и началом прогрева прибрежных вод. Большинство исследователей, изучавших нерест малопродуктивных сельдей, отмечали определяющее влияние на этот процесс температуры воды (Галкина, 1959, 1960, 1968; Науменко, 2001; Трофимов, 2006; Taylor, 1971; Haegele, Schweigert, 1985; Hay, 1985; Hay et al., 2001; Norcross, Brown, 2001; Farkhutdinov, Belyaev, 2002; Hoshikawa et al., 2002). Б.В. Тюрнин (1973) указывал, что: «Начало массового нерестового хода сельди приурочено к прогреву воды до 2–3°C. Для нормального развития эмбрионов требуется температура порядка 5–8°C... Отсутствие оптимальных температурных условий для размножения – основная причина, заставляющая сельдь избегать участки ареала, длительное время покрытые густым льдом (с. 13–14)». Скорее всего, именно температурный режим определяет то обстоятельство, что северо-охотоморская сельдь нерестится преимущественно на глубинах, не превышающих 10 м (Галкина, 1960). В аномально холодные по температурным и ледовым условиям годы возможны либо повышенная концентрация производителей на ограниченных по площади прогретых участках, либо нерест проходит в местах с неблагоприятными условиями: на песчаном или галечном дне, глубинах свыше 10–15 м и т.п. В любом случае, это приводит к массовой гибели икры и, соответственно, формированию неурожайного поколения (Тюрнин, 1973; Бенко и др., 1987).

Наиболее интенсивные подходы сельди к берегу для нереста отмечаются в период полной воды. Высокие уровни приливов (3–4 м в районе Охотска и 6–8 м в Гижигинской губе), характерные для исследуемой акватории, определяют осушение значительных площадей нерестилищ при отливе (рис. 5.2). В самых верхних горизонтах литорали это приводит к полной гибели отложенной икры (Галкина, 1959, 1960). В более низких горизонтах литорали время экспозиции на воздухе уменьшается и негативное воздействие осушения испытывают только верхние ряды кладок. При этом в более благоприятных условиях находятся кладки на водорослях, слоевища которых частично затеняют их и поддерживают более высокий уровень влажности. В нижней литорали осушение может оказывать и положительное влияние, проявляющееся в ускоренном развитии икры при умеренном повышении температуры. По мнению Л.А. Галкиной (1959), именно особенности температурного режима, определяемого высокими приливо-отливными колебаниями уровня воды в Гижигинской губе, обуславливают короткий (около 14 дней) эмбриональный период гижигинско-камчатской сельди.



Рис. 5.2. Нерестилище сельди в литоральной зоне (зал. Мотыклейский, 2007 г.)

Собственные наблюдения за поведением нерестящейся сельди, как и немногочисленные сообщения о подобных наблюдениях, приводимые в литературе (Павленко, 1914; Фридлянд, 1951; Галкина, 1959; Hourston et al., 1976/1977; Stacey, Hourston, 1982), позволяют полагать, что для вымета половых продуктов производителям сельди необходим тактильный контакт с субстратом.

В целом, обобщая данные, приводимые различными исследователями, можно выделить основные характерные черты, присущие типичным местам нереста северо-охотоморских сельдей:

- относительная защищенность акватории;
- глубины до 10 м;
- каменистый грунт.

Очевидно, что эти же условия обитания являются наиболее пригодными и для произрастания макрофитов. Поэтому неудивительно, что, занимая на таких участках значительные площади дна, они играют заметную роль как нерестовый субстрат, особенно если учитывать необходимость тактильного контакта производителей сельди с субстратом в процессе нереста.

Предваряя следующий раздел настоящей главы, необходимо отметить, что развитие и выживаемость кладок икры сельди в основном определяется совокупным влиянием следующих факторов: температуры, осыхания, толщины кладки, волнового воздействия, заиливания, типа субстрата (Галкина, 1959, 1960; Бенко, 1981; Ковалевская, Бенко, 1986; Душкина, 1988). С учетом этого проанализируем особенности формирования и развития кладок икры сельди на различных субстратах.

Нерестовые субстраты и особенности их использования сельдью

Литературные данные (Пискунов, 1954; Галкина, 1959, 1960; Тюрнин, 1973; Суховеева, 1976; Вышегородцев, 1994; Ehrenbaum, 1904) и собственные наблюдения показывают, что кладки икры сельди отмечаются на различных видах субстрата, которые можно разделить на несколько групп (рис. 5.3):

1. Донный грунт. Используются различные типы грунта: скальный, глыбово-валунный, крупно- и мелковалунный, галечный, песчаный, илисто-песчаный.
2. Подводная растительность.
3. Донные гидробионты. Как правило, ими являются неподвижные или малоподвижные объекты: двустворчатые моллюски, баянусы, крабы, крабоиды и др.
4. Субстраты антропогенного происхождения (преимущественно это орудия лова – сети, ставные невода).

В естественных условиях субстраты последних двух групп, в силу своей специфики, не могут считаться типичными и значимыми для воспроизводства сельди и в ходе дальнейшего изложения рассматриваться не будут.

Большинство исследователей склоняются к выводу, что сельдь явно предпочитает растительный субстрат (Галкина, 1959; Тюрнин, 1973; Душкина, 1988; Науменко, 2001; Vlahter, Holliday, 1963; Naegele et al., 1979; Hourston, Naegele, 1980; Nay, 1985). При этом они указывают, что количество икры, отложенной на грунт, зависит от гидрометеорологических условий (чем менее благоприятны условия, тем больше икры откладывается на грунт) и от интенсивности подхода производителей (чем больше рыбы нерестится на каком-либо участке, тем больше икры оказывается на других видах субстрата, кроме растительного).

Наш опыт изучения нерестилищ северо-охотоморских популяций сельди подтверждает это мнение. Учитывая, что наиболее важным определяющим фактором для нереста сельди является температура воды, представляется целесообразным рассмотреть общую картину формирования гидрологического режима в прибрежной зоне с учетом ее подразделения на биомические типы.

Весной в первую очередь прогреваются мелководные участки, особенно находящиеся под влиянием интенсивного материкового стока. В принятой нами классификации эти участки соответствуют II и IV типам прибрежного комплекса, которые характеризуются абсолютным доминированием подвижных грунтов и наиболее слабым развитием (а часто и полным отсутствием) прибрежного макрофитобентоса. Очевидно, что в годы с неблагоприятной ледовой обстановкой и пониженной инсоляцией необходимый для не-

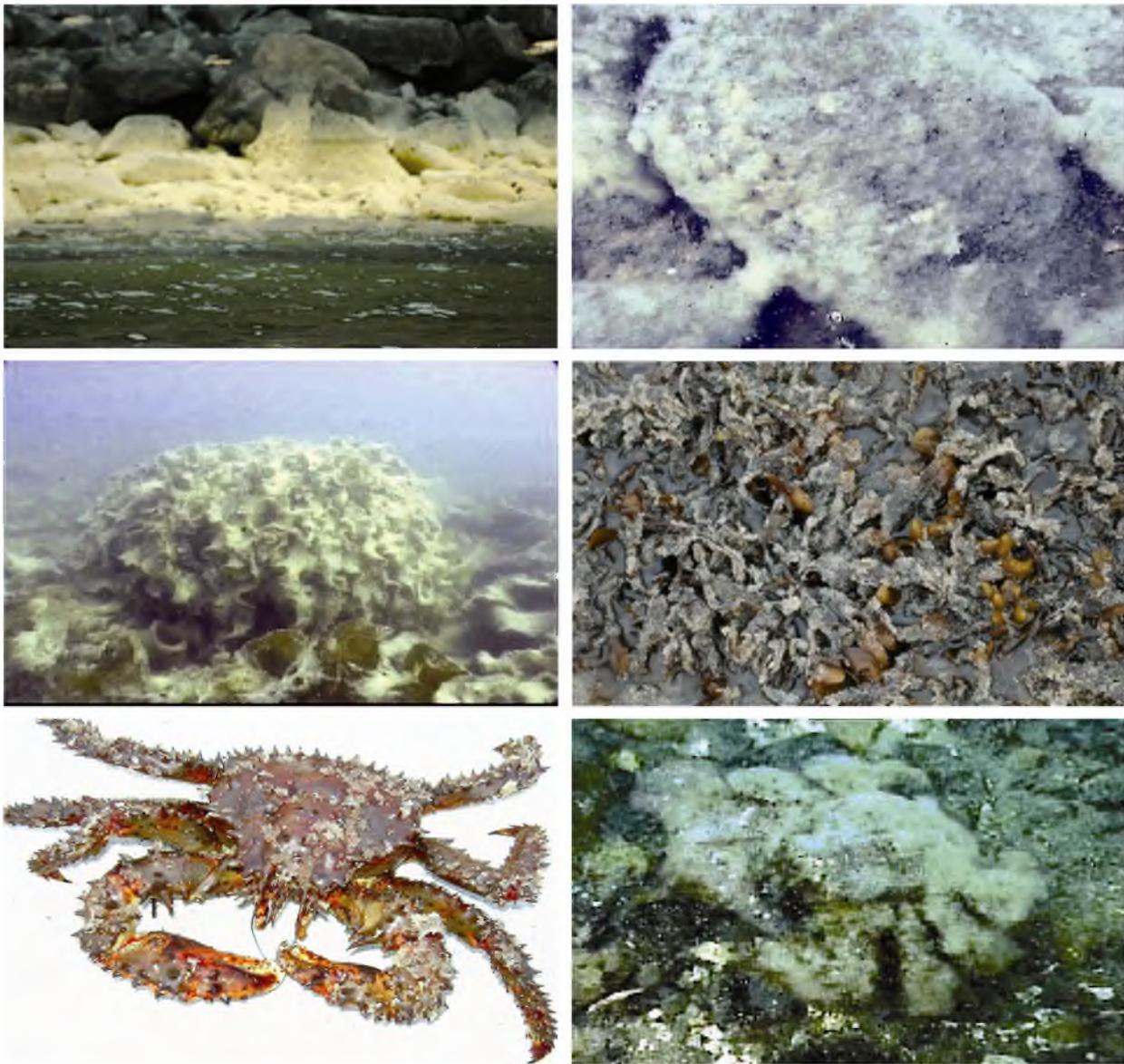


Рис. 5.3. Икра сельди на различных видах субстрата

реста сельди температурный режим прибрежных вод будет соблюдаться только в узкой литоральной полосе на этих участках. Это определяет резкое сокращение пригодных для нереста площадей и его протекание преимущественно в верхней литорали. В таких случаях значительное количество икры (по нашим данным, до 30–40%, а на отдельных нерестилищах до 80–100%) сельдь вынуждена откладывать на грунт (рис. 5.4). При особенно высокой численности нерестового стада наблюдается переполнение задействованных нерестилищ производителями, а плотность обыврения может достигать аномально высоких значений – до 117 млн икринок/м² (Тюрнин, 1973; Бенко и др., 1987; Науменко, 2001).

Как показывают результаты работ Л.А. Галкиной (1959, 1960), икра, отложенная на грунт и обсыхающая по отливу, в подавляющем большинстве гибнет в первые дни развития, независимо от толщины кладок. В несколько лучших условиях находится икра, отложенная на литоральные водоросли, слоевища которых обеспечивают повышенную влажность кладок при осушении и дополнительно несколько затеняют их. Но, тем не менее, почти из всей икры, отложенной в верхней литорали, выклевываются уродливые нежизнеспособные личинки (рис. 5.5). В нижней литорали из икры, отложенной на водоросли, в 1–2-слойных кладках выклевывается до 16–20% нормальных личинок, а в 3–4-слойных – до 40–45%.

Помимо осушения, на развитие и выживаемость икры в литоральной зоне значитель-



Рис. 5.4. Кладка икры сельди, отложенной на песчаный грунт в аномальный год. Видны погибшие черные икринки, находившиеся в нижних слоях кладки

ное влияние оказывают волновое воздействие (особенно на участках, принадлежащих ко II биономическому типу) и заиливание (на участках, принадлежащих к IV типу). Как нами установлено, после штормов подавляющую часть береговых выбросов составляет икра, смытая с грунта (рис. 5.6). Наши исследования показали, что протяженность выбросов обычного субстрата вдоль береговой линии составляет от нескольких десятков метров до нескольких километров, при колебаниях их мощности от 0,5–2 до 20–40 кг на 1 м² берега.

Активное движение воды и терригенные стоки вызывают заиливание кладок, находящихся на грунте и водорослях (рис. 5.7). Частицы ила, детрита, мелкие фракции песка оседают на кладки, заполняя промежутки между икринками, нарушают их газообмен и оказывают повреждающее механическое воздействие (Бенко и др., 1987). По оценке Л.А. Галкиной (1960), средняя выживаемость икры из двух поверхностных рядов таких кладок не превышает 40%. В случаях повышенного содержания в составе илов органических остатков, условия газообмена внутри кладок еще более ухудшаются, радикально снижая выживаемость икры.

Таким образом, гидрологические условия, при которых значительное количество икры откладывается на грунт в литоральной зоне в районах со II и IV типами прибреж-



Рис. 5.5. Икра сельди на литоральных валунах и водорослях



Рис. 5.6. Штормовые выбросы икры сельди

ного комплекса, должны рассматриваться как экстремальные и крайне неблагоприятные для воспроизводства сельди.

При раннем разрушении ледового покрова и интенсивном прогреве прибрежных вод, необходимому для нереста сельди температурному режиму будет соответствовать гораздо более широкая и протяженная полоса прибрежного мелководья. В том числе и на участках, относящихся к III типу прибрежного комплекса, где, как правило, расположены хорошо развитые водорослевые заросли. Более высокий уровень прогрева вод обуславливает расположение ядра нереста в сублиторальной зоне. Кладки икры на грунте отмечаются практически повсеместно, но, как правило, они имеют мозаичный характер и толщину в 1–3 слоя. По нашей оценке, доля икры на грунте от общего количества, отложенного на нерестилищах, составляет от 3 до 15% (Смирнов, Белый, 2004). Остальная масса икры откладывается на водоросли, где, по оценке Л.А. Галкиной (1959, 1960), в зависимости от толщины кладок и степени осушения, ее выживаемость может достигать 50–60%.

Таким образом, вполне очевидна справедливость утверждения (Тюрнин, 1973; Фархутдинов, 2007), что гидрологические условия года, в частности особенности разрушения ледового покрова, определяют степень использования сельдью нерестового ареала, характер распределения икры на нерестилищах и структуру задействованных нерестовых субстратов.

Установив, что использование водорослей как нерестового субстрата северо-охотоморскими популяциями сельди во многом обусловлена экологическими и гидрометеорологическими факторами, мы попытались оценить их привлекательность для производителей сельди, то есть определить наличие у сельди избирательности в выборе нерестового субстрата. Для этого устанавливалась и анализировалась связь между биомассой водорослей и значением коэффициента обикрения.

Коэффициент обикрения (КО) используется для определения количества икры, отложенной на водоросли, и определяется по формуле:

$$КО = \frac{m}{M}, \text{ где}$$

m – масса икры в пробе, г;

M – масса всей пробы (т.е. икры вместе с субстратом), г.

Очевидно, что значение коэффициента равно 0 в случаях, когда икры нет, и, по мере увеличения мощности кладок, будет бесконечно приближаться к 1. Таким образом, коэффициент обикрения показывает, насколько полно был использован в процессе нереста сельди потенциал водорослей как субстрата для откладывания икры: чем ближе значения коэффициента к единице, тем выше степень использования потенциала водорослей.



Рис. 5.7. Заиленные кладки икры сельди на зостере

В ходе корреляционного анализа данных учетной икорной съемки (табл. 5.1) было установлено, что в пределах обследованных в 2006 г. нерестилищ охотской сельди, между величиной биомассы водорослей и значением коэффициента обикрения существует умеренная обратная корреляционная связь. Иными словами, потенциал водорослей как субстрата используется сельдью на нерестилищах с менее развитыми фитоценозами в большей степени, чем на участках с плотными зарослями макрофитов. Это позволяет говорить о некоторой избирательности сельди при выборе нерестового субстрата.

Несколько упрощенно, но более наглядно это видно из данных, приведенных в таблице 5.2. Они показывают, что интенсивность подхода сельди с мощностью водорослевых зарослей никак не связана. Однако, выделяя группы нерестилищ с примерно одинаковой концентрацией производителей, можно отметить, что на участках, где биомасса макрофитов ниже, степень их использования сельдью в качестве нерестового субстрата была больше. Например, в зал. Мотыклейский и на траверзе оз. Соленое плотность производителей сельди составила 77,6 и 82,5 экз./м², соответственно. При этом в зал. Мотыклейский, где средняя биомасса водорослей была 4,98 кг/м², коэффициент их обикрения составил 0,35 и на 1 кг водорослей было отложено 0,53 кг икры. У оз. Соленое биомасса водорослей была ниже – 2,95 кг/м², но на 1 кг водорослей было отложено 1,08 кг икры, что определило и более высокое значение коэффициента обикрения – 0,52.

Таблица 5.1

Корреляционная связь значений величины биомассы водорослей и коэффициента обикрения (КО)

Район и год исследований		Количество станций	Колебания биомассы водорослей, кг/м ²	Пределы колебаний КО	Коэффициент корреляции	Критерий достоверности	Пороговое значение критерия Стьюдента	Уровень значимости
Охотско-Тауйский	2006	63	0,01–9,07	0,09–0,95	-0,33	2,73	2,66	0,01
	2007	74	0,02–6,9	0,17–0,95	-0,15	-	-	-
Гижигинский	2002	31	0,45–10,90	0,29–0,92	-0,51	3,19	2,75	0,01
	2003	38	0,25–14,82	0,29–0,85	-0,09	-	-	-

Аналогичный анализ данных по гижигинско-камчатской сельди показал, что в 2002 г. между биомассой водорослей на нерестилище и значением коэффициента обикрения имеется значительная обратная корреляционная связь. Однако обработка данных 2003 г.

никакой зависимости между этими параметрами не выявила – величина коэффициента корреляции составила всего (-0,09).

Интерпретировать это можно следующим образом. Удаленность и обширность нерестилищ Гижигинской губы крайне затрудняют сбор гидрологической информации, и оценка условий нереста дается по общей картине освобождения акватории Гижигинской губы от ледового покрова. По этим данным, условия 2002 и 2003 гг. для нереста сельди оценивались как средние. Результаты съемки 2003 г. показали, что ядро нереста располагалось в верхней литорали и значительное количество икры (на отдельных нерестилищах до 30–40% против 3–7% в 2002 г.) было отложено на грунт. Это позволило сделать вывод о неблагоприятном температурном режиме прибрежных вод в 2003 г. и ограниченности пригодных для нереста площадей, что заставило сельдь выметывать половые продукты в менее пригодных местах. В 2002 г. условия для нереста были более благоприятны, сельдь более равномерно распределялась по нерестилищам, получая возможность полнее использовать их потенциал.

Обработка материалов икорной съемки нерестилищ охотской сельди 2007 г. также показала отсутствие достоверной корреляции между биомассой водорослей и коэффициентом их обыкрения. По нашему мнению, это объясняется очень высокой интенсивностью нереста в 2007 г. практически на всех обследованных нерестилищах. Количество отложенной икры на основных нерестилищах превышало уровень 2006 г. в 2-3 раза, то есть нерестилища были переполнены.

Таким образом, можно констатировать, что макрофиты как нерестовый субстрат обладают определенной привлекательностью для производителей сельди. При этом как по количеству отложенной на них икры, так и по условиям ее инкубирования водоросли следует признать наиболее значимым и продуктивным нерестовым субстратом для воспроизводства северо-охотоморских сельдей. Степень их доступности и использования в процессе нереста сельди определяются особенностями гидрометеорологического режима прибрежных акваторий в весенний период.

Определив значимость водорослевого субстрата в целом, закономерно попытаться оценить качественные характеристики отдельных видов водорослей, определяющие успех воспроизводства сельди.

Таблица 5.2

Некоторые характеристики нерестилищ охотской сельди (2006 г.)

Нерестилище	Биомасса водорослей, кг/м ²	Плотность нереста производителей, экз./м ²	Плотность обыкрения водорослей, млн шт./м ²	КО	ВК*
Зал. Ушки	1,23	19,0	0,50	0,31	0,46
Зал. Мотыклейский	4,98	77,6	1,36	0,35	0,53
Оз. Соленое	2,95	82,5	2,72	0,52	1,08
Бух. Шилки	0,76	112,8	5,06	0,84	5,13
Бух. Нагаева	1,24	135,3	2,78	0,79	3,77
Губа Эйринейская	1,04	154,3	5,40	0,85	5,46
Бух. Лошадиная	3,50	211,8	4,47	0,68	2,17
Охотск - Марекан	2,60	525,7	9,20	0,87	6,84

Примечание: ВК – весовой коэффициент, определяется как отношение веса икры к весу водорослей, на которые она отложена.

Фитоценозы нерестилищ северо-охотоморских сельдей

В работе Л.А. Душкиной (1988) по обобщенным материалам ее исследований в северной части Охотского моря приводится следующий перечень растений, на которых отмечалась икра северо-охотоморских сельдей: *Ulva* sp., *Laminaria* sp., *Alaria* sp., *Sargassum* sp., *Cystophyllum* sp., *Chondrus* sp., *Halosaccion* sp., *Phycodrys* sp., *Odonthalia* sp., *Zostera* sp. Результаты более поздних исследований позволяют дополнить этот список: *Ulva fenestrata*, *Laminaria inclinorhiza*, *L. appressirhiza*, *L. gurjanovae*, *Pseudolessonia laminarioides*,

Alaria marginata, *Stephanocystis crassipes*, *Halosaccion microsporum*, *Tichocarpus crinitus*, *Neoptilota asplenioides*, *Chondrus platynus*, *Odonthalia ochotensis*, *Neohypophyllum midden-dorffii*, *Callophyllis* sp., *Kallymeniopsis* sp. (Суховеева, 1976), *Ulva linza*, *Alaria ochotensis*, *Fucus evanescens*, *Monostroma crassidermum*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Ptilota filicina*, *Rhodomela tenuissima*, *Ceramium kondoi*, *Mazzaella phyllocarpa*, *Odonthalia setacea*, *O. dentata*, *O. corymbifera* (данные автора).

Учитывая способность сельди использовать для кладок различных субстрат, вероятно, следует полагать, что ее икрой могут покрываться практически все виды водорослей, произрастающие в зоне нереста. Как отмечала Л.А. Душкина (1988), «сельдь, явно предпочитая для нереста растительный субстрат, не проявляет заметной избирательности к определенному виду. Как правило, форма растения, количественно преобладающая в данном районе, является одновременно ведущей в качестве нерестового субстрата (с. 32)».

В целом это подтверждается и данными наших исследований. Очевидно, что на доминирующие виды водорослей откладывается и большее количество икры. Так, на акватории Гижигинского района в 2002 и 2003 гг. основу фитоценозов нерестилищ сельди составляла ложнолессония ламинариевидная (в среднем 81,5% от общей биомассы), на которую было отложено около 83% от общего количества икры. На нерестилищах Охотско-Тауйского района в 2006-2007 гг. на алярии, цистозире и ламинарии, которые составляли в совокупности 79,6% от всей биомассы водорослей, было отложено 79,7% от общего количества выметанной икры.

Однако при более детальном рассмотрении представленных данных, обращает на себя внимание активное использование сельдью цистозире и ламинарии на нерестилищах Охотско-Тауйского района (рис. 5.8). Это дает основание полагать, что степень использования и, следовательно, значимость разных видов водорослей для воспроизводства северо-охотоморской сельди определяется видоспецифическими особенностями макрофитов.

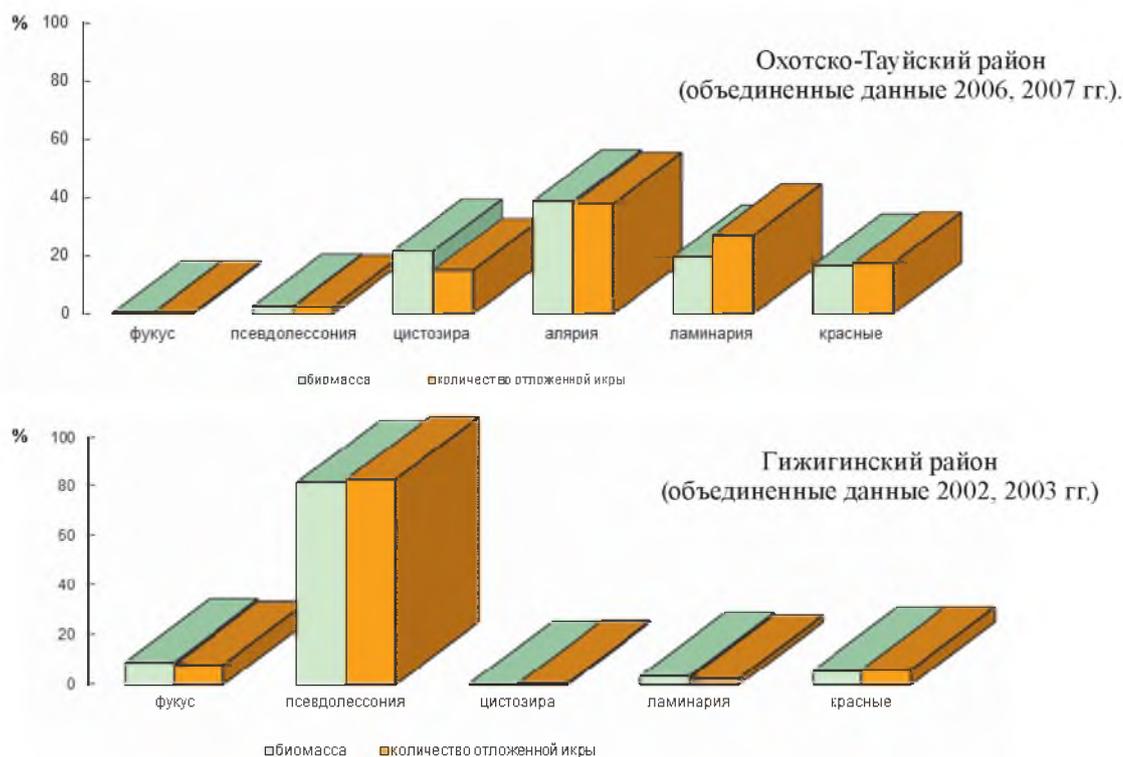


Рис. 5.8. Структура фитоценозов (по биомассе) и распределение отложенной икры по основным группам водорослей на нерестилищах сельди

Как уже было показано в предыдущем разделе настоящей главы, доступность и степень использования макрофитов в процессе нереста сельди определяются особенностями гидрометеорологического режима в весенний период. Соответственно, в неблагоприятные годы, когда ядро нереста сдвигается на литораль, будет возрастать степень использования литоральных видов водорослей: зеленых и фукуса исчезающего.

В более благоприятные годы возрастает роль макрофитов, формирующих основу фитocenозов нижней литорали и верхней сублиторали: алярии, ложнолессонии ламинариевидной, цистозире. Видимо, именно глубиной распространения обусловлено обычно невысокое обикрение ламинарии Гурьяновой, составляющей основу растительности у нижней границы фитали, приходящейся на глубины более 8–12 м, которые для нереста сельди являются экстремальными.

Для более подробного исследования этого вопроса мы ввели понятие «коэффициент использования водорослей» (КИВ), который определяется по формуле:

$$КИВ = \frac{D_u}{D_m}, \text{ где}$$

D_u – количество икры, отложенной на данный вид макрофита в процентах от ее общего количества на водорослях;

D_m – массовая доля данного макрофита в общей биомассе фитocenоза.

В случае когда икра равномерно распределяется по водорослям, значение этого коэффициента для каждого вида будет равно 1. Фактически же обычно наблюдается иная картина (табл. 5.3), свидетельствующая о непропорциональном использовании водорослей сельдью в отношении их доли в структуре фитocenоза.

Данные изучения нереста сельди на акватории Гижигинской губы в 2002 и 2003 гг. (табл. 5.3) показывают, что гидрометеорологические условия изменяют участие разных по экологическому оптимуму водорослей в нересте сельди. Неблагоприятные условия нереста 2003 г. определили его протекание в литоральной зоне. Это, в свою очередь, привело к увеличению кладок икры на фукус и ложнолессонию, о чем свидетельствует увеличение коэффициента использования их биомассы на нерестилищах в бухтах Тихая, Тихая 1, Тихая 2. Степень же использования сублиторальных видов (ламинарий и багрянок) сельдью в том же году была заметно ниже, чем в предыдущем. Сравнение нереста охотской сельди в 2006 и 2007 гг. показывает аналогичную картину. Однако данные, приведенные в таблице 5.3, позволяют отметить и еще одну особенность: достаточно стабильное и высокое значение коэффициента использования багрянок.



Рис. 5.9. Обикрение цистозире при высокой интенсивности нереста сельди

Проводя подводные наблюдения за нерестом сельди, мы обратили внимание на то, что она при этом старается держаться и перемещаться как можно ближе ко дну. Именно поэтому, особенно при малой интенсивности ее подходов, икра откладывается преимущественно на багряных водорослях, формирующих нижний ярус растительности. Этим объясняются высокие значения КИВ багрянок практически на всех нерестилищах. При средней интенсивности подхода сельди обикрению подвергается и средний ярус растительности (ложнолессония, алярии и ламинарии). Нерест высокой интенсивности захватывает и самый верхний ее ярус, формируемый цистозирой. Здесь уместно заметить, что на исследуемых акваториях все крупные водоросли стелются по дну и только цистозира произрастает вертикально, возвышаясь до 2–3,5 м.

Таблица 5.3

**Средние значения коэффициента использования водорослей на нерестилищах северо-охотоморских сельдей
(по материалам учетных икорных съемок 2002, 2003, 2006, 2007 гг.)**

Макрофиты	Охотско-Тауйский район												Гижигинский район											
	зал. Мотыклейский		бух. Нагаева		Охотск-Марекан		оз. Соленое		губа Ейринейская		бух. Лошадина		бух. Шилки		м. Таввагамский	бух. Тихая		бух. Тихая 1		бух. Тихая 2		бух. Тихая 3	Уйкане	бух. Тайночка
	2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007	2002	2002	2003	2002	2003	2002	2003	2003	2002	2002
Фукус исчезающий	-	1,05	-	1,48	-	-	-	-	1,60	-	-	-	-	-	2,85	0,21	1,53	-	2,23	1,26	1,18	1,12	1,36	2,05
Ложнолессония ламинариевидная	-	0,60	0,23	0,96	-	-	0,19	0,44	-	1,30	0,47	1,50	-	0,71	0,87	1,05	1,07	0,95	0,97	0,20	1,37	0,80	0,97	1,07
Цистозира	1,34	1,23	1,18	0,97	-	1,25	6,3	1,51	1,13	1,10	0,84	2,47	1,42	3,01	1,86	-	0,61	-	-	-	0,44	-	0,52	1,66
Алярия	0,63	-	-	-	0,97	0,98	0,83	0,95	0,52	-	1,07	0,62	2,4	0,67	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ламинария ланцетовидная	0,19	0,17	0,24	0,73	1,02	0,87	-	-	0,97	0,36	0,7	0,51	0,53	0,61	0,28	0,4	0,34	-	-	-	-	-	0,68	0,34
Красные	1,30	0,54	1,31	0,79	1,83	1,09	1,07	0,82	0,95	1,44	2,07	1,06	0,98	1,37	1,50	-	0,3	1,38	1,04	0,7	0,43	1,76	1,51	1,11

По данным М.А. Суховеевой (1976) и В.А. Вышегородцева (1994), кладки икры на цистозире встречаются преимущественно в нижней трети слоевища. Это неоднократно отмечалось и в ходе наших исследований при невысокой интенсивности нереста сельди. В 2006 и 2007 гг. на нерестилищах Ейринейской губы, бух. Шилки и Лошадиная нами наблюдалось настолько мощное обыкрение цистозире, что ее слоевища, полностью покрытые икрой, поникали под ее весом, пригибаясь ко дну (рис. 5.9).

Таким образом, доступность и использование водорослей сельдью в качестве нерестового субстрата обуславливается не только гидрометеорологическими условиями, но также морфологическими и эколого-ценотическими особенностями макрофитов и структурой ценозов макрофитобентоса на участке нереста.

Морфологические особенности видов макрофитов, используемых сельдью в качестве субстрата для кладки икры

Применяемый в существующей практике проведения учетных икорных съемок показатель использования водорослей как нерестового субстрата – коэффициент обыкрения (KO), по своей сути, определяется массовым (весовым) соотношением биомассы макрофитов и отложенной на них икры.

Однако, давая оценку разным видам водорослей как нерестовому субстрату, прежде всего необходимо оценивать не столько их массу, сколько площадь поверхности, используемой для откладывания икры, и определять влияние формы растений на ее размещение и выживаемость.

Поверхность субстрата. В альгологических исследованиях для определения функционального состояния растений широко используется такой показатель, как удельная площадь. Он определяется как отношение массы к площади поверхности макрофитов. У водорослей с пластинчатыми слоевищами для этого берется высечка слоевища и далее определяется отношение ее площади к ее массе. При этом учитывается площадь только с одной стороны. Поскольку икра откладывается не на всю поверхность растения, нами предлагается использование иного показателя – *удельной поверхности* (УП). Он представляет собой отношение всей площади поверхности слоевища к его массе:

$$УП = \frac{S_с}{M_с}, \text{ где}$$

$S_с$ – полная площадь поверхности слоевища водоросли, см²;
 $M_с$ – масса слоевища водоросли, г.

Расчет УП производился для трех наиболее массовых видов водорослей: ложнолессонии ламинариевидной, ламинарии ланцетовидной и цистозире. При этом в расчетах использовались морфометрические показатели, которые слоевища водорослей имеют в период нереста сельди.

Из двух необходимых для расчета параметров наиболее просто определить массу слоевища (или пластины), что производится уже при стандартном разборе альгологических проб.

Определение площади слоевищ производилось методом подобия. Для ламинарии и ложнолессонии принималось, что их пластины могут быть приближенно приравнены к вытянутому ромбу. Принимая во внимание, что икра сельди откладывается на обе поверхности пластины, а диагонали представляют собой максимальную длину и ширину пластины (также определяемых в ходе стандартных промеров), формула для примерного расчета полной площади пластины ламинарии и ложнолессонии будет иметь следующий вид:

$$S = HL, \text{ где}$$

H – максимальная ширина пластины, см;
 L – длина пластины, см.

Отношением площади пластины к ее массе определяется показатель удельной поверхности (табл. 5.4).

**Определение показателя удельной поверхности (УП) пластин ложнолессонии
ламинариевидной и ламинарии ланцетовидной**

Вид	Район, год	Длина (min-max), см	Ширина (min-max), см	Масса (min-max), г	Площадь (min-max), см ²	УП, см ² /г
Ложнолессония ламинариевидная	Гижигинский 2002 г.	11–230	4,5–29	2,6–46,8	325–3741	61,9
Ламинария ланцетовидная		40–240	6–23	20–380	400–5520	16,9
Ложнолессония ламинариевидная	Охотско- Тауйский, 2007 г.	7,5–141,5	1,4–12,3	0,1–69	10,5–1740,5	50,4
Ламинария ланцетовидная		21,5–269	4,3–55,7	1,7–907	92,5–14983,3	29,7

Для определения площади поверхности слоевищ цистозеры использовали метод, предложенный К.М. Хайловым и В.П. Парчевским (1983), который сводится к определению и суммированию средних величин площадей поверхности частей талломов. При этом части слоевищ уподоблялись пространственным телам, расчет площадей поверхностей которых известен (рис. 5.10).

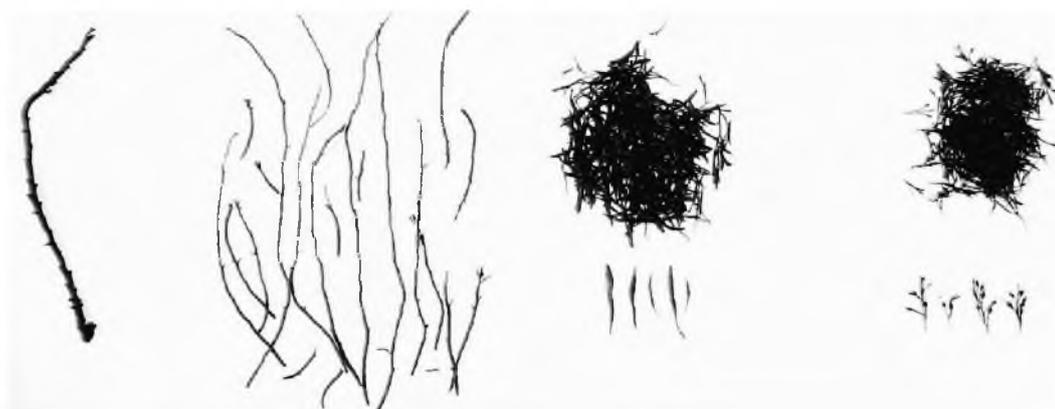


Рис. 5.10. Части слоевища цистозеры: стволик, веточки, филлоиды, рецептакулы

В результате стволики и веточки всех порядков рассматривались как усеченные конусы, площадь поверхности которых определялась по формуле:

$$S = \frac{1}{2} \pi (D_1 + D_2) L, \text{ где}$$

D_1 – диаметр нижней части ветви, см;

D_2 – диаметр верхней части ветви, см;

L – длина ветви, см.

Филлоиды цистозеры рассматривались как вытянутые ромбы, и их площадь определялась так же, как площадь пластин ложнолессонии и ламинарии. Рецептакулы упрощенно рассматривались нами как сфероид, площадь поверхности которого рассчитывалась по формуле площади поверхности шара:

$$S = \pi D^2, \text{ где}$$

D – диаметр (среднее арифметическое между длиной и толщиной рецептакулы), см.

Таким образом, для каждого образца цистозеры определялись площади поверхности, масса и показатели УП по группам частей слоевища, имеющих цилиндрическую (стволик и ветви), сферическую (рецептакулы) и плоскую (филлоиды) поверхность. В целом для растения значение показателя УП определялось отношением суммарной площади поверхности частей слоевища к общей массе таллома (табл. 5.5).

Расчеты производились по результатам промеров 10 экземпляров цистозеры, собранных в прибрежье Тауйской губы в 2007 г. Учитывая сложность строения ее слоевища и необходимость выполнения множественных промеров, исследовались некрупные экземпляры, имеющие массу до 200 г.

Таблица 5.5

Определение показателя удельной поверхности (УП) слоевища цистозеры

Части слоевища	Масса, г (min–max)	Площадь, см ² (min–max)	Средняя доля ко всему слоевищу, %		УП, см ² /г (среднее)
			по весу	по площади	
Стволик, ветви	12,6–104,4	365,6–2061,2	50	45	20,2
Филлоиды	12,4–27,1	442,4–710,1	17	22	29,2
Рецептакулы	6,9–68,5	1046,2–1558,5	33	33	23,9
В целом					23,2

При всей своей условности и усредненности, выполненные расчеты показывают, что все три вида макрофитов характеризуются разной величиной удельной поверхности: ложнолессония – 50,4–61,9, ламинария – 16,9–29,7, цистозера – 23,2 см²/г. Очевидно, что при одинаковой биомассе, заросли этих видов будут формировать различную площадь поверхности, которая может быть использована для размещения кладок икры. При этом для ложнолессонии эта площадь будет в 2-3 раза больше, чем для ламинарии и цистозеры.

Однако, как было отмечено выше, морфология талломов рассматриваемых нами видов различна: ламинарии и ложнолессония имеют лентовидные, то есть плоскостные слоевища, а слоевище цистозеры в своей основе представлено цилиндрическими (или слабоконическими) элементами – стволиком и ветвями. Таким образом, оценивая водорослевой субстрат как поверхность для откладывания икры, необходимо не только определить его площадь, но и рассмотреть характер распределения на ней икры, обусловленный геометрическими особенностями субстрата.

Геометрия поверхности и емкость субстрата. В практических исследованиях величиной, которая характеризует особенности распределения икры по поверхности, является показатель плотности обикрения. Плотность обикрения субстрата (P_c) определяется по формуле:

$$P_c = \frac{N}{S_c}, \text{ где}$$

N – количество икры,

S_c – площадь поверхности субстрата.

В ходе наших исследований (Белый, 2008) было установлено, что на основании геометрических характеристик поверхности основных нерестовых субстратов северо-охотоморской сельди (водоросли и грунт) их можно разделить на две группы: плоскостные и цилиндрические (рис. 5.11).

Достаточно близкое по смыслу разделение водорослевых субстратов на группы (нитчатые и листовидные) принято в практике североамериканских исследователей при изучении нерестилищ тихоокеанской сельди (Humphreys, Hourston, 1978; Haegele et al., 1979, 1981; Hourston, Haegele, 1980; Schweigert, Fournier, 1982).

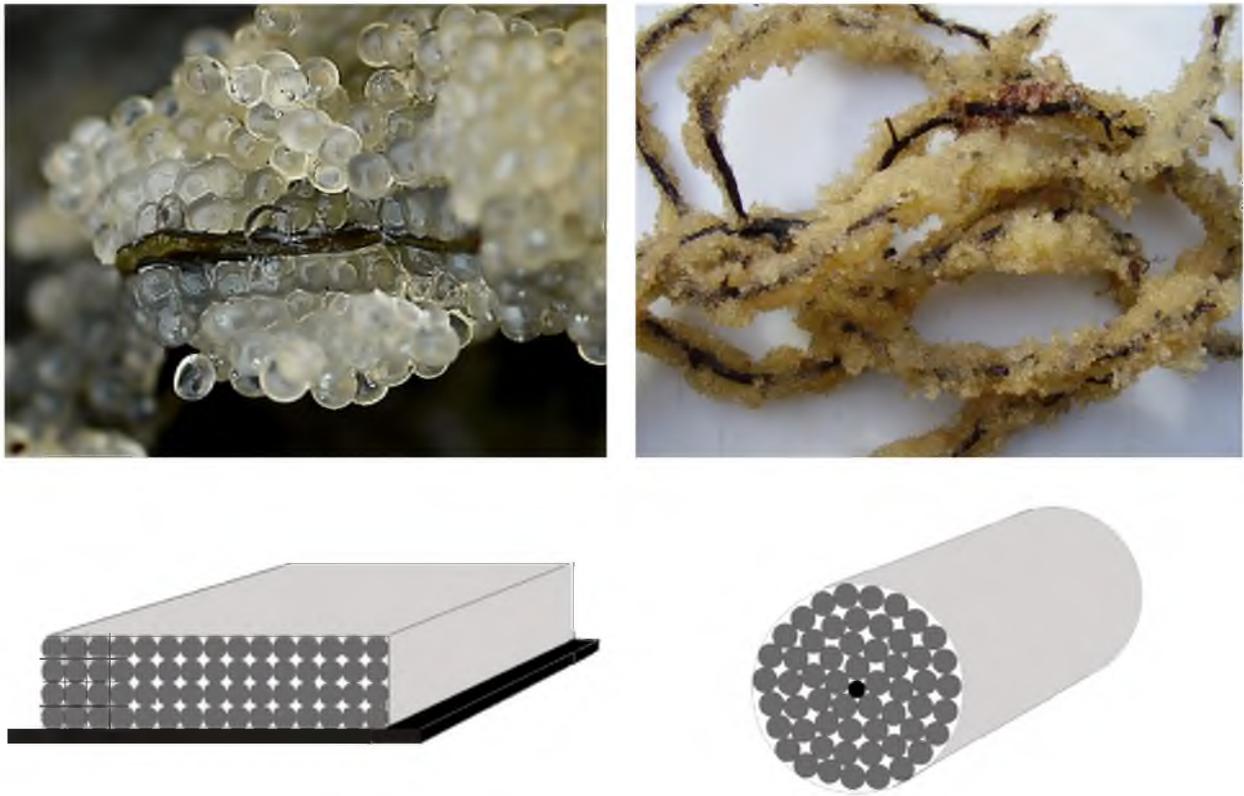


Рис. 5.11. Кладки икры на плоскостном (слева) и цилиндрическом (справа) субстратах

К плоскостным субстратам, на поверхность которых икра откладывается плоским слоем, мы относим грунт и макрофиты с плоскими, лентовидными слоевищами (большинство представителей порядка *Laminariales*). Плотность обикренивания поверхности для этой группы субстратов определяется по формуле:

$$P_c = \frac{n}{d_u^2}, \text{ где}$$

n – количество слоев икры;
 d_u – диаметр икринки.

К цилиндрическим мы относим субстраты, для которых характерно формирование радиальных кладок икры вокруг центрального цилиндрического (или конического) стержня. Макрофиты, представляющие этот тип субстрата, имеют вид трубок, шнуров и разветвленных кустов (цистозира, *Devaleraea microspora*, *Ulva clathrata*, *Scytosiphon lomentaria* и т.п.). Плотность обикренивания поверхности для этой группы субстратов определяется по формуле:

$$P_c = \frac{n}{d_u^2} \times \frac{D + nd_u}{D}, \text{ где}$$

D – диаметр цилиндрического субстрата.

Для общего случая формула плотности обикренивания поверхности субстрата может быть записана в виде:

$$P_c = k \frac{n}{d_u^2} \quad (1)$$

Коэффициент плотности (k) является показателем, определяющим зависимость изме-

нения количества икринок от особенностей геометрии поверхности субстрата и толщины кладки.

Для плоскостных субстратов коэффициент плотности будет величиной постоянной и равен 1.

Для цилиндрических субстратов значение этого коэффициента будет определяться толщиной кладки и диаметром субстрата. При этом его значение будет возрастать при увеличении количества слоев в кладке и уменьшении диаметра субстрата, что хорошо видно из математического выражения этого коэффициента:

$$k = \frac{D + nd_u}{D} = 1 + \frac{nd_u}{D}$$

Таким образом, мы располагаем двумя показателями, характеризующими таллом макрофита как поверхность для откладывания икры: показатель удельной поверхности и коэффициент плотности. Их сведение в единую величину позволяет установить критерий, который создает основу для оценки и сравнения потенциалов различных видов водорослей как нерестового субстрата. Этой вводимой нами величине мы присвоили название «потенциальная емкость субстрата» (ПЕС):

$$ПЕС = УП \times k = УП + \frac{D + nd_u}{D}$$

Показатель ПЕС учитывает и величину площади поверхности субстрата, приходящуюся на единицу биомассы макрофита, и количество икры, которое может разместиться на этой площади. При этом следует обратить внимание, что показатель потенциальной емкости является относительной величиной, которая при одинаковой толщине кладки определяется диаметром таллома макрофитов: чем тоньше талломы, тем выше их потенциальная емкость.

Очевидно, что, при одинаковой плотности обикрения субстрата, количество икры на некотором участке дна площадью S определяется величиной площади поверхности субстрата. При этом, в зависимости от типа субстрата, его площадь определяется следующими выражениями:

1. Грунт: $S_c = S$

2. Водоросли: $S_c = S \times B \times ПЕС$, где B – биомасса водорослей.

В ходе собственных исследований, используя фактические данные по удельной поверхности и потенциальной емкости субстратов, выполнили модельный расчет количества икринок, которое может разместиться в 4-слойной кладке на водорослях разных видов с одинаковой биомассой (Белый, 2008). Результаты приведены в таблице 5.6.

Таблица 5.6

Модельный расчет характеристик субстрата и параметров 4-слойной кладки икры сельди при ее размещении на 1 кг водорослей разных видов

Субстрат	Биомасса, кг	Удельная поверхность (УП), см ² /г	Коэффициент емкости (к)	Потенциальная емкость субстрата (ПЕС)	Плотность обикрения поверхности, шт./см ²	Количество икры		Коэффициент обикрения
						млн шт.	кг	
Ложнолессония ламинариевидная (пластина)	1	56,2	1	56,2	100	5,62	11,24	0,92
Ламинария ланцетовидная (пластина)	1	23,3	1	23,3	100	2,33	4,66	0,82
Цистозира (веточки) D = 0,15 см	1	47,5	6,3	299,3	630	29,93	59,86	0,98
Цистозира (стволик) D = 0,44 см	1	12,1	2,8	33,9	280	3,39	6,78	0,87

Таким образом, очевидно, что наличие водорослей на участке нереста сельди обеспечивает значительное увеличение площади поверхности, на которую непосредственно откладывается икра, по сравнению с площадью самого участка, то есть повышает емкость участка и позволяет разместить большее количество икры в наиболее благоприятных для ее развития условиях. Соответственно, чем выше биомасса водорослей и больше показатели удельной поверхности и потенциальной емкости макрофитов, определяемые особенностями их морфологии, тем значительнее емкость нерестилища в целом.

Геометрия поверхности и характер кладок. Характер и плотность кладок, по мнению большинства исследователей, являются одними из наиболее сильно действующих факторов, определяющих уровень выживаемости сельди на ранних стадиях онтогенеза и обуславливающие отсутствие прямой зависимости между численностью производителей и потомством (Галкина, 1968; Качина, 1981; Ewart, 1884; Lea, 1930; Runnström, 1941; Stevenson, 1949; Taylor, 1963, 1964, 1971; Dragesund, Nakken, 1971; Galkina, 1971). Как показывают результаты многочисленных исследований (Галкина, 1959, 1960; Бенко, 1981; Душкина, 1988; Ковалевская, Бенко, 1988; Lea, 1930; Runnström, 1941; Taylor, 1971), выживаемость икры сельди во многом определяется толщиной кладок: в большинстве случаев наибольшая выживаемость икринок отмечается в двух верхних слоях кладки и резко снижается в более глубоких, где наблюдается дефицит кислорода и избыток метаболитов. Естественно предположить, что высокая плотность обсыпания поверхности субстрата, то есть высокая концентрация икринок на единицу площади поверхности, свидетельствует о неблагоприятных условиях развития и высоком уровне смертности икры. Из формулы (I) следует, что при одинаковой толщине кладок плотность обсыпания цилиндрических субстратов выше, чем плоскостных. Таким образом, следовало бы полагать, что радиальные кладки на цилиндрических субстратах характеризуются повышенным уровнем смертности икры. Однако особенности морфологии талломов водорослей определяют характер распределения икринок не только по поверхности субстрата, но и внутри кладок, что оказывает непосредственное влияние на условия развития и уровень смертности икры.

Очевидно, что при расположении кладки икры на плоскости во всех слоях находится одинаковое количество икринок, в то время как на цилиндрической поверхности по мере удаления от поверхности субстрата количество икринок в каждом слое кладки возрастает (рис. 5.12).

В общем случае, доля икринок, располагающихся в зоне повышенной смертности – зоне риска, исходя из приведенных выше формул, будет определяться соотношением:

$$\frac{N_p}{N} = \frac{S \times P}{S \times P} = \frac{n}{n} \times \frac{k}{k} = \frac{n}{n} \times \frac{D + n_p \times d_u}{D + n \times d_u}, \text{ где}$$

N_p – количество икры в зоне риска;

N – общее количество икринок

Для плоскостных кладок второй множитель последнего выражения будет равен 1, соответственно, доля икринок в зоне риска будет определяться только общим количеством слоев кладки и количеством слоев неблагоприятной зоны.

Для радиальных кладок в каждом конкретном случае диаметр субстрата (D) и диаметр икринок (d) величины постоянные, а толщина слоя зоны риска меньше общей толщины

кладки, соответственно, множитель $\frac{D + n_p \times d_u}{D + n \times d_u}$ меньше единицы, то есть является

понижающим коэффициентом.

Таким образом, очевидно, что при одинаковой толщине кладки количество икринок, располагающихся в зоне риска, на цилиндрических субстратах будет меньше, чем на плоскостных.

Учитывая разнообразие возможных вариантов толщины кладки и условность выделения зоны благоприятных условий для развития икры, мы в своих исследованиях рассмотрели конкретный пример с использованием фактического материала по поверхностным характеристикам трех видов водорослей (Белый, 2008). В результате для четырехслойной кладки, размещенной на различном субстрате, было установлено количество икринок, располагающихся в зоне риска (табл. 5.7).

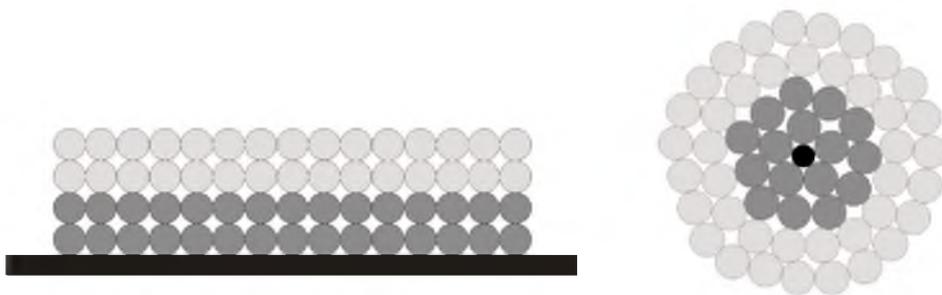


Рис. 5.12. Схема поперечного разреза кладки икры на плоскостном (слева) и цилиндрическом субстрате (справа). Темным цветом выделены икринки, находящиеся в условной «зоне риска»

Таблица 5.7

Доля икринок, располагающихся в зоне риска в 4-слойной кладке, в зависимости от вида субстрата (модельный расчет)

Субстрат	Количество икринок в зоне риска, %
Ложнолессония ламинариевидная (пластина)	50,0
Ламинария ланцетовидная (пластина)	50,0
Цистозира (веточки) D = 0,15 см	29,1
Цистозира (стволок) D = 0,44 см	34,1

Таким образом, следует отметить особую роль макрофитов, слоевища которых имеют цилиндрические или конические элементы строения, как, например у цистозеры и многих видов багрянок. Они не только значительно повышают емкость нерестилищ, но и определяют более высокий уровень выживаемости икры сельди (рис. 5.13).

Справедливость выполненных нами теоретических расчетов мы видим по результатам работ исследователей, изучавших развитие икры сельди в различных условиях. Так, при проведении работ по повышению эффективности воспроизводства охотской сельди с использованием искусственных нерестилищ, было установлено, что в естественных условиях наибольшей выживаемостью характеризуются кладки икры на фертильных ветвях цистозеры (Ковалевская, Бенко, 1986; Ковалевская, 1988). Подобные работы в зал. Петра Великого (Ковалевская, Бенко, 1986) доказали высокую выживаемость икры на искусственных нерестовых субстратах, представляющих собой сетные полотна, которые, по сути, являются цилиндрическим субстратом. Для некоторых других популяций тихоокеанской сельди наиболее оптимальными нерестовыми субстратами являются морские травы (Науменко, 2001; Vlahter, Holiday, 1963; Lisuka, Morita, 1991; Hoshikawa et al., 2001), которые по своей морфологии и характеру формируемых на них кладок икры также являются цилиндрическими субстратами.

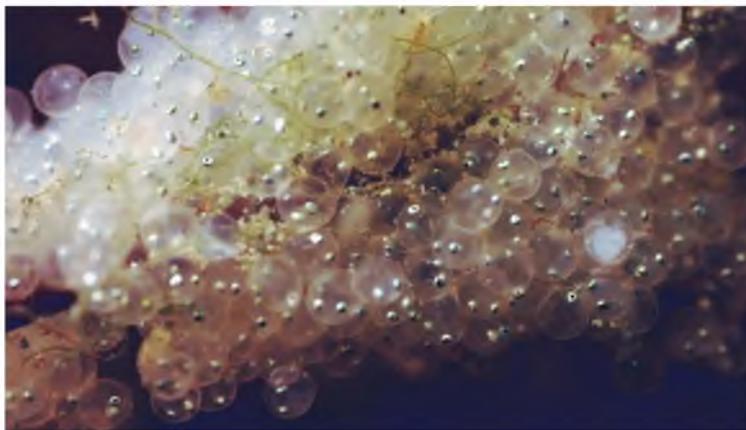


Рис. 5.13. Кладка икры сельди на цистозере. Хорошо видны глаза развивающихся эмбрионов и только одна погибшая (побелевшая) икринка

Морфология талломов и плотность кладок. По мнению Л.А. Галкиной (1968) и Ю.К. Бенко (1981), для развития икры важна не только толщина кладок, но и плотность, с которой икринки располагаются внутри них. В плотных кладках нижние и даже средние ряды икринок практически изолированы верхними слоями от внешней среды, что нарушает газообмен и вывод продуктов метаболизма. В разреженных (рыхлых) кладках, где между икринками сохраняются некоторые промежутки, водообмен, аэрация и вывод метаболитов происходит достаточно свободно и в нижних слоях икринок, что повышает их выживаемость.

По нашим наблюдениям, при высокой интенсивности нереста плотные кладки икры встречаются практически на всех видах водорослей, что обусловлено не столько свойствами субстрата, сколько концентрацией производителей. При средней же интенсивности нереста плотность кладок определяется упорядоченностью размещения икринок. Наиболее компактно и упорядоченно икринки группируются при размещении на гладких однородных неразветвленных или слабо разветвленных слоевищах или их отдельных частях: ламинарии, фукусы, стволик и ветви первого порядка для цистозира и т.п.

К более разреженным многорядным кладкам следует отнести кладки на плоскостных субстратах с микрорельефной поверхностью. Типичным примером таких субстратов является ложнолессония ламинариевидная. На поверхности ее слоевищ икринки располагаются также достаточно упорядоченно и плотно, но сложный рельеф пластин обуславливает наличие многочисленных свободных полостей как между отдельными группами икринок, так между ними и поверхностью таллома. Эти полости, способствуя водообмену и выводу метаболитов из нижних рядов кладки, видимо, и обуславливают достаточно высокий уровень выживаемости икры на этом виде макрофита, независимо от толщины кладок, что было отмечено Р.А. Ковалевской и Ю.К. Бенко (1986).

Наиболее разреженные кладки образуются на макрофитах с многократно ветвящимися талломами (большинство видов багрянок и веточки верхних порядков деления на цистозире). Сложность морфологии их слоевищ обуславливает нарушение порядка группировки икринок и формирование многочисленных разрывов и полостей в структуре кладки. При этом, чем сложнее морфология таллома и меньше толщина веточек или других элементов, тем более разреженные кладки на них формируются.

Таким образом, уровень сложности морфологической организации растения обуславливает характер и плотность размещения на нем кладки икринок и в значительной мере влияет на их развитие и выживание. Наибольшей ценностью в этом плане обладают виды макрофитов со сложной морфологической структурой талломов и множественным ветвлением, например, цистозира и многие багрянки.

Оценка качества водорослевых нерестовых субстратов

Как было показано в предыдущих разделах настоящей главы, морфологическая организация макрофитов в значительной степени определяет их свойства как нерестового субстрата. Однако для общей оценки качества разных видов водорослевых субстратов необходимо рассмотреть и другие их особенности, не связанные с морфологией и имеющие значение для развития икры сельди.

Для нормального развития икры на субстрате необходимо, чтобы кладки икры на нем достаточно надежно удерживались. Значение влияния штормов на отложенную икру сельдей Дальнего Востока отмечалось многими исследователями (Павленко, 1914; Амброз, 1931; Крыжановский, 1956; Тюрнин, 1965; Качина, 1981; Hart, Tester, 1934; Tester, 1949; Norurston, Rosental, 1976; Barton, Steinhoff, 1980). Применительно к водорослям, их удерживающая способность определяется как устойчивостью самой водоросли и отдельных ее частей к волновому воздействию, так и надежностью прикрепления икры к поверхности слоевища. Изучение береговых выбросов водорослей в местах нереста сельди показывает, что они преимущественно сформированы целыми слоевищами или фрагментами макрофитов, имеющих достаточно крупные и легко повреждаемые пластины: ламинарии, ложнолессония, алярии, зеленые водоросли. Низкорослые фукусы и багрянки в выбросах встречаются значительно реже. Цистозира встречается в выбросах почти исключительно в виде отдельных однолетних побегов, что, наряду с высокой штормоустойчивостью этого вида, отмечала и Р.А. Ковалевская (1988).

Цистозира также отличается хорошим сцеплением кладок икры с поверхностью таллома. Другие виды водорослей, по нашим наблюдениям, в этом отношении достаточно равны и, хотя несколько уступают цистозире, но в нормальных условиях обеспечивают надежное прикрепление кладки к поверхности слоевища. Исключением является ламинария ланцетовидная. На акватории Гижигинской губы кладки икры на ее пластинах удерживаются крайне слабо. При сборе проб икра свободно отделялась от пластины. При усилении волновой активности она осыпается и смывается с ламинарией практически полностью. В то же время на нерестилищах Охотско-Тауйского района подобного не наблюдается, икра прочно удерживается на пластинах ламинарии и с трудом отделяется даже при обработке проб. В чем причина такого явления, ответить пока затруднительно.

Одним из наименее изученных вопросов взаимодействия кладок икры сельди и водорослей является влияние физиологических особенностей макрофитов на развитие икринок. По мнению некоторых авторов, обильное слизиотделение, свойственное ламинариевым водорослям, затрудняет прикрепление к ним икры (Фридлянд, 1951) или приводит к ее повышенной смертности, особенно в нижних рядах кладки (Душкина, 1988). Проведенное нами изучение развития икры сельди на ламинариевых водорослях, подтверждает мнение Л.А. Душкиной и показывает, что повышенная смертность икры на ламинариях зависит не только от прямого неблагоприятного воздействия на нее слизи, но и от повышения уровня заиливания кладки, поскольку слизь на поверхности ламинарии способствует активному накоплению в толще кладок частиц грунта и ила.

Также в ходе наших исследований в 2002 г. на акватории бух. Тихая (Гижигинская губа) были выполнены наблюдения за изменениями в кладках икры на ложнолессонии ламинариевидной, связанными с развитием ее спороносной ткани. На момент обнаружения нерестилища икра, отложенная в нижней литорали на ложнолессонию, полностью покрывала ее пластины, хорошо на них удерживалась и находилась на I стадии развития. Спороносная ткань на ложнолессонии была представлена небольшими пятнышками только в верхней части пластины, занимавшими не более 2–3% от ее площади. Примерно через 5–7 дней спороносная ткань стала хорошо выраженной и занимала 15–20% от площади пластины, располагаясь в ее верхней части и спускаясь по центральной линии до ее середины. На этих участках икринки на стадии «глазка» держались крайне слабо, а значительная их часть осыпалась. Еще через 3 дня фертильные участки занимали уже 25–30% площади пластины и были полностью лишены икры. В то же время икринки, которые располагались на участках, где репродуктивная ткань отсутствовала, продолжали достаточно надежно удерживаться. Вероятно, развитие спороносной ткани, увеличивая толщину пластин, механически разрушает кладки либо изменяет свойства поверхности слоевищ, определяющие их удерживающую способность. Насколько преждевременное отделение икринок от субстрата влияет на их развитие, сказать трудно. Но представляется, что в целом это оказывает негативное воздействие, так как, вероятно, значительная часть опавшей икры под воздействием волновой и приливо-отливной деятельности выбрасывается на берег либо выносятся в более глубокие и холодные воды, где нормальный выклев и дальнейшее развитие личинок вряд ли возможны.

С учетом всех рассмотренных в процессе исследований качественных характеристик макрофитов, определяющих их свойства как нерестового субстрата, они были разделены нами на две категории.

Первая категория – особо ценные (продуктивные для воспроизводства сельди) макрофиты. К ним мы относим виды, обитающие в нижней литорали и верхней сублиторали, со сложнодифференцированными талломами, имеющими форму цилиндрических трубок, шнуров, нитевидных, вальковатых или уплощенных кустиков (цистозира и массовые виды багрянок, имеющие шнуровидные или сложноразветвленные слоевища: одонталлии, неоптилоты, тихокарпус и т.п.). Благодаря своему строению, они обеспечивают максимальное увеличение емкости нерестилищ и относительно высокий уровень выживаемости икры. При этом слоевища этих видов практически не выделяют слизи, а цистозира обладает также повышенной штормоустойчивостью и надежностью прикрепления икринок к поверхности слоевища, что дополнительно повышает выживаемость кладок икры.

Практически сопоставимым по ценности субстратом является и ложнолессония ламинариевидная, слоевища которой обладают высокой удельной поверхностью, а малое

слизеотделение и своеобразный рельеф пластины создают благоприятные условия для развития икры.

Вторая категория – менее ценные как нерестовый субстрат макрофиты. Они имеют преимущественно плоские, цельные или слаборазветвленные слоевища с гладкой поверхностью (фукус, ламинарии, алярии, пластинчатые виды багрянок и зеленых водорослей). Как правило, эти водоросли характеризуются низкой величиной удельной поверхности, а особенности их морфологии определяют формирование плоскостных кладок повышенной плотности, что не является благоприятным фактором для развития икры. Дополнительным негативным фактором являются экологические особенности этих видов. Для кладок икры на фукусе актуальным является фактор осушения и высоких колебаний температуры, для кладок на ламинарии – заиливание и пониженный температурный уровень. Ламинария к тому же характеризуется и повышенным слизеотделением, что увеличивает смертность икры в кладках.

Различия условий, создаваемых субстратами разных категорий для развития икры сельди, определяют не только уровень выживаемости икры и, как следствие, урожайность поколений сельди, но и разнокачественность личинок (Душкина, 1988), обуславливая асинхронность их развития и появление многочисленных морфофизиологических отклонений, не являющихся критичными для их жизни. С учетом этого можно заключить, что субстраты 1-й категории ценности, создавая наилучшие условия для нормального развития икры сельди, обеспечивают основу воспроизводства в существующих условиях среды, а субстраты 2-й категории определяют разнообразие сценариев развития кладок и морфобиологическое разнообразие поколений сельди, повышая уровень ее популяционной адаптации к изменениям условий среды обитания.

Таким образом, полученные результаты исследований по оценке качества макрофитов как нерестового субстрата создают основу для бонитировки нерестилищ, определения эффективности прошедшего нереста и предварительной оценки уровня урожайности поколений северо-охотоморских сельдей.

С учетом полученных результатов представлялось интересным провести сравнительный анализ структуры и качества водорослевых субстратов, используемых охотской и гижигинско-камчатской популяциями тихоокеанской сельди, нерест которых протекает в разных, географически изолированных, удаленных друг от друга районах, различающихся гидрологическими и климато-географическими условиями, а также особенностями формирования и распределения водорослевых зарослей.

Как видно из представленного рисунка 5.14, на нерестилищах Охотско-Тауйского района сельдью в качестве нерестового субстрата используются все основные группы макрофитов в соотношении, достаточно близком к их долям в общей структуре прибрежных фитоценозов.

На нерестилищах этого района сельдь активно использует алярии и фукусовые, которые приурочены к литорали и верхней сублиторали. Вместе с тем здесь хорошо используются красные водоросли и ламинариевые, произрастающие вплоть до нижней границы фитали. При этом виды макрофитов, относимые нами к 1 категории по их значимости как нерестового субстрата сельди, составляют 41% от объема задействованных водорослевых субстратов.

На акватории Гижигинского района наблюдается иная ситуация. Здесь соотношение видов разных таксономических групп в структуре задействованных водорослевых субстратов очень неравномерно. Наиболее востребованными в качестве нерестового субстрата являются макрофиты нижней литорали: фукусовые и ламинариевые, представленные в фитоценозах нерестилищ этого района преимущественно ложнолессонией ламинариевидной. Водоросли, произрастающие в сублиторали – багрянки и ламинарии – используются сельдью незначительно. При этом в структуре задействованных сельдью субстратов 87% приходится на долю макрофитов, относящихся к наиболее ценным, в отношении воспроизводства сельди, водорослевым субстратам.

Выполненный нами анализ использования сельдью водорослевых субстратов Охотско-Тауйского и Гижигинского районов, позволяет предположить, что условия Гижигинского района являются более экстремальными для воспроизводства сельди, определяя необходимость максимального использования высокоценных видов нерестового субстрата для обеспечения эффективности нереста и поддержания высокой популяционной численно-

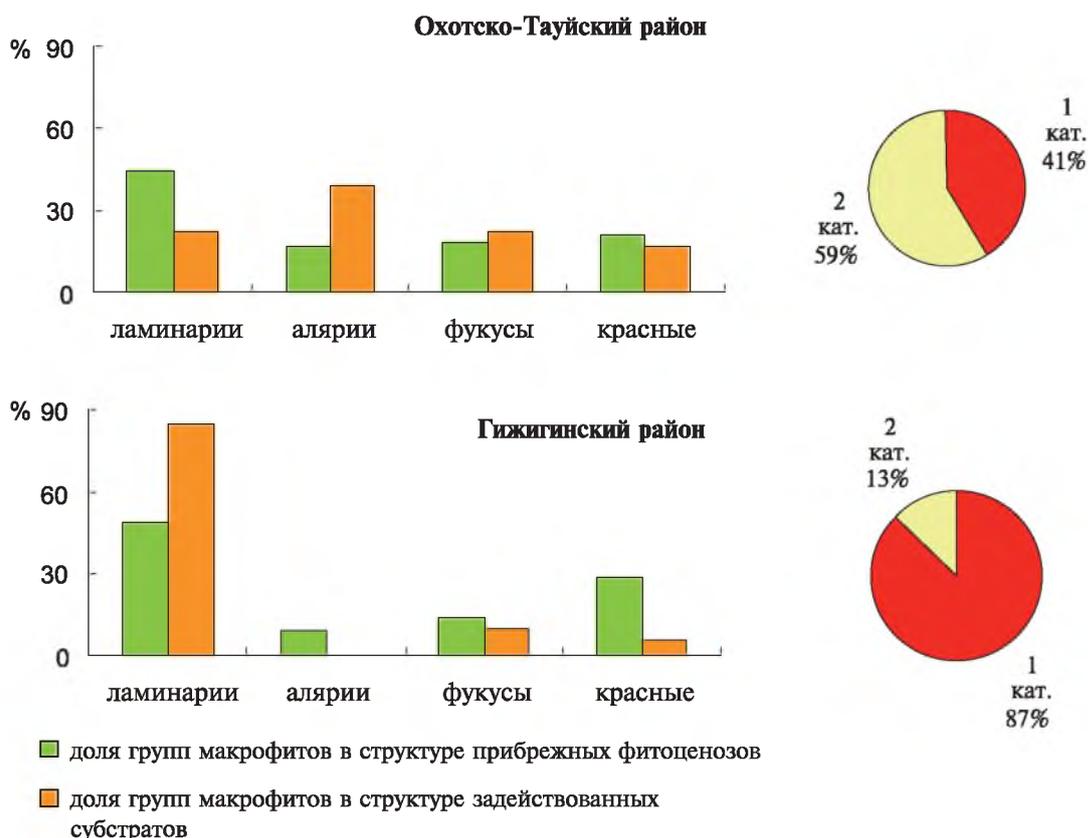


Рис. 5.14. Структура макрофитобентоса (по биомассе) в местах нереста сельди и его использование в качестве нерестового субстрата

сти. При этом невысокий уровень использования водорослевых субстратов 2-й категории, позволяет предполагать более низкий потенциал адаптационных возможностей гижигинско-камчатской сельди и ее большую уязвимость к условиям нереста при существенных изменениях условий обитания.

Таким образом, условия среды обитания предопределяют особенности использования сельдью потенциала прибрежных макрофитов в качестве нерестового субстрата как одного из адаптационных механизмов, направленных на повышение эффективности воспроизводства и реализации стратегии выживания популяции. Соответственно, стабильность состояния прибрежных фитоценозов является одним из гарантов высокого репродукционного потенциала и поддержания численности северо-охотоморских популяций сельди.

Заключение

Обобщая результаты выполненных исследований по изучению альгофлористического разнообразия, структуры и особенностей распределения запасов основных видов водорослей в северных акваториях Охотского моря, оценки их роли в процессе воспроизводства северо-охотоморской сельди, можно сделать следующее заключение.

1. До сих пор представления о видовом разнообразии альгофлоры северных акваторий Охотского моря не являются полными и окончательно установленными. С учетом полученных нами данных, альгофлора района исследования включает 171 вид, в том числе: 25 видов Chlorophyta, 53 вида Ochrophyta и 93 вида Rhodophyta. Наиболее массовыми представителями флоры являются ламинариевые, которые выступают доминантами и кодоминантами sublitorальных (а в Гижигинской губе и литоральных) растительных сообществ. Особенно велика ценотическая роль лентовидных форм ламинариевых, занимающих господствующее положение в структуре прибрежных фитоценозов.

2. Изучение особенностей берегового и подводного рельефа, гидрологического режима, грунтов, состава и структуры макрофитобентоса, выполненное в ходе наших много-

летних исследований, позволило выделить 4 основных биономических типа прибрежного комплекса исследуемых акваторий и определить величины занимаемых ими площадей. Было установлено, что прибрежный комплекс Охотско-Тауйского и Гижигинского районов преимущественно представлен I, II и IV биономическими типами, малопригодными для развития водорослевых зарослей. Наиболее же ценный в этом отношении III тип прибрежного комплекса занимает только около 8% площади дна, потенциально пригодной для произрастания водорослей.

3. В сравнительном плане наибольшей экстремальностью условий для произрастания макрофитов отличается Гижигинский район, что подтверждается особенностями распределения водорослей и характеристиками формируемых ими зарослей:

- площадь пояса пригодных глубин освоена макрофитами в Охотско-Тауйском районе на 13%, в Гижигинском – только на 9%;

- в Гижигинском районе отсутствуют заросли типа мозаичных полей;

- средняя биомасса водорослевых зарослей в Гижигинском районе составляет $0,6 \text{ кг/м}^2$, что почти в 3 раза меньше, чем в Охотско-Тауйском районе – $1,7 \text{ кг/м}^2$.

4. Расчет величины запасов массовых видов водорослей показал, что в Охотско-Тауйском районе они составляют 122,6 тыс. т, а в Гижигинском, из-за резкого снижения продукционных возможностей макрофитов – 48,1 тыс. т. Общий запас ламинариевых, сосредоточенный в зарослях типа мозаичных полей на акватории Охотско-Тауйского района, составляет 7,7 тыс. т.

5. Исследования, выполненные в местах нереста сельди, показали, что как по количеству отложенной икры, так и по условиям ее инкубирования, водоросли являются наиболее значимым и ценным нерестовым субстратом для воспроизводства северо-охотоморских популяций сельди. Степень их использования определяется особенностями гидрометеорологического режима прибрежных акваторий в весенний период. В благоприятные годы на водоросли откладывается до 95% от общего количества выметанной икры.

6. Отличительными качествами водорослевого субстрата являются:

- резкое увеличение емкости нерестилищ, что позволяет разместить большее количество икры в наиболее благоприятных для ее развития условиях;

- формирование кладок, характер которых способствует повышению уровня выживаемости икры.

В наибольшей степени эти качества присущи макрофитам с тонкими множественно разветвленными вальковато-цилиндрическими слоевищами и развитым микрорельефом поверхности.

7. Разнообразие экобиоморф водорослей, служащих нерестовым субстратом, определяет разнообразие сценариев развития икры и морфобиологическое разнообразие поколения, повышая тем самым уровень адаптации популяции сельди к изменениям условий среды и обеспечивая эффективность ее воспроизводства.

8. Особая ценность прибрежных макрофитов в процессе воспроизводства северо-охотоморских популяций сельди определяет необходимость учета ценотической роли водорослей при планировании эксплуатации их запасов, особенно на акватории Гижигинского района, условия которого, как это было выявлено в ходе наших исследований, являются достаточно экстремальными как для развития водорослей, так и для воспроизводства сельди.

9. Выявленные в ходе исследований закономерности распределения макрофитов в северной части Охотского моря, оценка величин их запасов, определение их роли в процессе воспроизводства северо-охотоморских популяций сельди, разработанные методические приемы проведения учетных альгологических съемок и обследования нерестилищ сельди значительно повысили точность определения запасов этих промысловых видов гидробионтов и создали основу для расчетов объемов допустимого вылова и разработки рекомендаций по их освоению с учетом ценотических связей этих объектов.

Список литературы

- Авиационно-климатическая характеристика Северо-Восточной Азии. М.: «Воениздат». 1983. 187 с.
- Амброз А.И.** Сельдь залива Петра Великого // *Изв. ТИНРО*. 1931. Т. 6. 313 с.
- Белый М.Н.** Оценка перспектив промышленного освоения бурых водорослей в северной части Охотского моря // Тез. докл. междунар. конф. «*Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем*». Мурманск: «Апатиты». 2001а. С. 31–32.
- Белый М.Н.** Промысловые водоросли северной части Охотского моря: видовой состав, биологическая характеристика, распределение и оценка запасов // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря (Ред.: И.Е. Хованский). Магадан: МагаданНИРО. 2001б. Т. 1. С. 255–262.
- Белый М.Н.** Ресурсы бурых водорослей прибрежной зоны Магаданской области // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря (Ред.: В.В. Волобуев). Магадан: МагаданНИРО. 2004. Т. 2. С. 435–439.
- Белый М.Н.** Некоторые особенности использования нерестовых субстратов сельдью в северной части Охотского моря // *Вопросы рыболовства*. 2008. Т. 9. С. 355–373.
- Беляев В.А., Хованский И.Е., Дуленин А.А.** Перспективные направления развития прибрежного рыболовства Хабаровского края // Мат. I междунар. науч.-практ. конф. «*Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки*». М.: ВНИРО. 2002. С. 59–63.
- Бенко Ю.К.** Изучение особенностей эмбрионального развития охотской сельди на искусственных и естественных нерестилищах // Отчет МоТИНРО. 1981. Архив МагаданНИРО. № гос. рег. 02825005276. 63 с.
- Бенко Ю.К., Богаткин Ю.Н., Фархутдинов Р.К.** Биологические основы применения искусственных нерестилищ для воспроизводства охотской сельди // *Биол. Моря*. 1987. Т. 1. С. 56–61.
- Блинова Е.И.** Видовой состав и вертикальное распределение морских водорослей в Пенжинской губе (Охотское море) // *Океанология*. 1968а. Т. 2. С. 279–287.
- Блинова Е.И.** Морские водоросли северо-восточной части Охотского моря // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1968б. Т. 5. С. 33–38.
- Блинова Е.И.** Подводные исследования водорослевого пояса в северо-восточной части Охотского моря // Сб.: *Морские подводные исследования*. М.: «Наука». 1969. С. 114–120.
- Блинова Е.И.** Основные водоросли северо-восточной части Охотского моря (распределение, экология, фитомасса) // *Раст. Ресурсы*. 1971. Т. 7. № 2. С. 252–259.
- Блинова Е.И.** Фитобентос литорали и сублиторали северной части Охотского моря (Тауйская губа, полуострова Кони и Пьягина) // *Тр. ВНИРО*. 1977. Т. 124. С. 12–21.
- Блинова Е.И.** Ресурсы морских водорослей и трав в океане // Сб.: *Биологические ресурсы Мирового океана*. М.: «Наука». 1979. С. 179–192.
- Блинова Е.И., Возжинская В.Б.** Морские макрофиты и растительные ресурсы океана // Сб.: *Основы биологической продуктивности океана и ее использование*. М.: «Наука». 1971. 295 с.
- Блинова Е.И., Возжинская В.Б.** Водорослевая флора и растительность залива Шелихова (Охотское море) // *Тр. ВНИРО*. 1974. Т. 121. С. 143–153.
- Блинова Е.И., Зинова А.Д.** Новый вид *Rhodomenia* из северо-восточной части Охотского моря // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1967. Т. 4. С. 107–109.
- Васьковский А.П.** Морские побережья // Геология СССР. Т. XXX. Северо-Восток СССР. Геологическое описание. Книга 2. М.: «Недра». 1970. С. 454–459.
- Вилкова О.Ю.** Рельеф подводного берегового склона как индикатор ландшафта и распределения биоресурсов. Автореф. дис. ... к.г.н. М.: ВНИРО. 2005. 24 с.
- Виноградова К.Л.** К систематике порядка Ulvales (Chlorophyta) // *Бот. Журн.* 1969. Т. 54. С. 1347–1355.
- Виноградова К.Л.** Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. Л.: «Наука». 1974. 112 с.
- Виноградова К.Л.** 1979. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л.: «Наука». 145 с.
- Витвицкий Г.Н.** Зональность климата Земли. М.: «Мысль». 1980. 252 с.
- Возжинская В.Б.** Распределение водорослей у берегов западной Камчатки // *Океанология*. 1965. Вып. 2. С. 17–23.
- Возжинская В.Б.** Экология и распределение водорослей материкового берега Охотского моря // *Тр. ИО АН СССР*. 1966. Т. 8. С. 153–175.

- Возжнинская В.Б.** Новые водоросли для северных побережий Охотского моря // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1967. С. 138–140.
- Возжнинская В.Б., Селицкая (Вишневская) Н.М.** Видовой состав, распределение и запасы фукоидов в Охотском море // *Тр. ИО АН СССР.* 1970а. Т. 88. С. 281–286.
- Возжнинская В.Б., Селицкая (Вишневская) Н.М.** Морская растительность побережья о-ва Большой Шантар (Охотское море) // *Тр. ИО АН СССР.* 1970б. Т. 88. С. 288–297.
- Вышегородцев В.А.** Особенности обикрения нерестового субстрата гижигинско-камчатской сельдью // *Изв. ТИНРО.* 1994. Т. 115. С. 137–141.
- Гайл Г.И.** Сырьевые ресурсы йодовой промышленности ДВК // *Рыб. Хоз. Дальнего Востока.* 1931. № 3–4. С. 41–43.
- Гайл Г.И.** К вопросу о рационализации добычи в водорослевом хозяйстве // *Рыб. Хоз. Дальнего Востока.* 1935. Вып. XIII. С. 109–117.
- Гайл Г.И.** Ламинариевые водоросли дальневосточных морей // *Вестник ДВФ АН СССР.* 1936. № 19. С. 31–65.
- Галанин Д.А.** Прибрежные сообщества беспозвоночных и водорослей-макрофитов Берингова и Охотского морей. (На примере Анадырского лимана и Тауйской губы) // *Тр. НИЦ «Чукотка».* Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 1997. Вып. 6. 91 с.
- Галкина Л.А.** О размножении сельди Гижигинской губы // *Изв. ТИНРО.* 1959. Т. 46. С. 86–99.
- Галкина Л.А.** Размножение и развитие охотской сельди // *Изв. ТИНРО.* 1960. Т. 47. С. 3–40.
- Галкина Л.А.** Выживание икры и личинок сельди на нерестилищах в Белом море в периоде ее многочисленных подходов // *Вопр. Ихтиологии.* 1968. Т. 8. Вып. 4 (51). С. 679–688.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей.** Т. IX. «Охотское море». Вып. 1. Гидрометеорологические условия. С.-Пб.: «Гидрометеоиздат». 1993. 342 с.
- Душкина Л.А.** Биология морских сельдей в раннем онтогенезе. М.: «Наука». 1988. 192 с.
- Емельянова А.А.** Флора водорослей-макрофитов северных районов охотского моря, юга Камчатки и северных Курильских островов. Автореф. дис. ... к.б.н. Петр.-Камчатский. 2005. 25 с.
- Жигалов И.А., Матвеев В.И.** Пространственная структура поверхностных вод Охотского моря // *Сб.: Океанологические основы биологической продуктивности северо-западной части Тихого океана.* Владивосток. 1992. С. 40–46.
- Жмакин А.Ф.** Современное состояние сырьевых ресурсов и экология ламинариевых у Шантарских островов // *Тез. докл. всесоюз. семинара «Проблемы производства продукции из красных и бурых водорослей».* Владивосток: ТИНРО. 1987. С. 39–40.
- Жмакин А.Ф.** Морские сообщества водорослей у Шантарских островов // *Тез. докл. III всесоюз. конф. по морской биологии.* Киев: «Наукова Думка». 1988. С. 173–174.
- Закс И.Г.** К познанию донных сообществ Шантарского моря // *Изв. ТОНС.* 1929. Т. 3. Вып. 2. 112 с.
- Зенкевич В.П.** Основы учения о развитии морских берегов. М.: АН СССР. 1962. 712 с.
- Зинова Е.С.** Морская капуста (*Laminaria*) и другие водоросли, имеющие промышленное значение // *Изв. ТОНС.* 1928. Т. 1. Вып. 1.
- Зинова Е.С.** Водоросли Охотского моря с побережий большого Шантарского острова // *Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт.* 1930. Т. 60. Вып. 3. С. 81–125.
- Зинова Е.С.** Водоросли Охотского моря // *Тр. Бот. инст. АН СССР.* 1954. Вып. 9. С. 259–307.
- Зинова А.Д.** Новый вид *Laminaria* у берегов Сахалина // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1964. Т. 1. С. 125–126.
- Зинова А.Д.** Дополнение к статье о новом виде ламинарии с острова Сахалин // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1969. Т. 6. С. 65–68.
- Зинова А.Д.** Представители сем. Delesseriaceae (Rhodophyta) в северной части Тихого океана // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1972. Т. 9. С. 65–82.
- Зинова А.Д.** De positione systematica Nitophylli (Myriogrammes) yezoensis (Yamada et Tokida) Mikami (Delesseriaceae) // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1981. Т. 18. С. 10–15.
- Зинова А.Д., Гусарова И.С.** Виды *Kallymeniopsis* Perest. (Crossocarpaceae, Rhodophyta) prope Insulae Kurilenses (Urup et Simuschir) // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1977. Т. 14. С. 24–28.
- Качина Т.Ф.** Сельдь западной части Берингова моря. М.: «Пищ. пром.». 1981. 120 с.
- Кашин И.А.** Водоросли-макрообрататели экспериментальных пластин Тауйской губы Охотского моря // *Сб.: Обрастания в Японском и Охотском морях.* Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1975. С. 180–183.
- Климатические параметры Восточно-Сибирского и Дальневосточного экономических районов. (Ред.: Анапольский Л.Е., Копанев И.Д.). Л.: «Гидрометиониздат». 1979. 390 с.
- Клочкова Н.Г.** О новом виде рода *Bossiella* Silva (Corallinaceae, Rhodophyta) // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1978. Т. 15. С. 22–25.
- Клочкова Н.Г.** Кораллиновые водоросли (Corallinaceae, Rhodophyta) дальневосточных морей СССР. *Bossiella* Silva и *Alatocladia* (Yendo) Johanses // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1980. Т. 17. С. 10–23.
- Клочкова Н.Г.** Морские водоросли-макрофиты // *Сб.: Редкие растения Камчатской области и их охрана.* Петр.-Камчатский. 1993. С. 152–199.

- Клочкова Н.Г.** Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток: «Дальнаука». 1995. 289 с.
- Клочкова Н.Г., Белый М.Н.** Дополнение к описанию ламинариевой водоросли *Tauya basicrassa* Kloczova et Klurpova из Охотского моря // Мат. VII междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петр.-Камчатский. 2006. С. 391–394.
- Клочкова Н.Г., Белый М.Н.** О нахождении необычной ламинариевой водоросли в Тауйской губе (Охотское море) // Вестник КамчатГТУ. 2010. № 11. С. 55–58.
- Клочкова Н.Г., Белый М.Н., Емельянова А.А.** Новые интересные данные о ламинариевых водорослях северной части Охотского моря // Тез. докл. III междунар. науч.-практич. конф. «Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки». Владивосток: ТИНРО. 2008. С.79–80.
- Клочкова Н.Г., Березовская В.А.** Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. Владивосток: «Дальнаука». 1997. 154 с.
- Клочкова Н.Г., Березовская В.А.** Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. Владивосток: «Дальнаука». 2001. 205 с.
- Клочкова Н.Г., Демешкина Ж.В.** Кораллиновые водоросли (Rhodophyta, Corallinales) дальневосточных морей СССР. Род *Clathromorphum* Foslie emend. Adey // Нов. Сист. Низш. Раст. 1985. Т. 22. С. 72–85.
- Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э.** Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Петр.-Камчатский: «Камчатпресс», КамчатНИРО. 2009а. Т. 1. 216 с.
- Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э.** Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Петр.-Камчатский: «Камчатпресс», КамчатНИРО. 2009б. Т. 2. 300 с.
- Клочкова Н.Г., Крупнова Т.Н.** Новые и интересные таксоны ламинариевых водорослей (Laminariales, Rhodophyta) дальневосточных морей России. *Tauya basicrassa* Kloczc. et Klurp. gen. et sp. nov. // Альгология. 2004. Т. 14. С. 52–61.
- Клочкова Н.Г., Селиванова О.Н.** Виды *Halosaccion* и *Devaleraea* (Palmariales, Rhodophyta) в дальневосточных морях СССР // Бот. Журн. 1989. Т. 74. С. 953–958.
- Ковалевская Р.А.** Выживание икры тихоокеанской сельди *Clupea harengus* Pallasi (Val.) на растительных субстратах // Тез. докл. всесоюз. совещ. «Исследование и рациональное использование биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана». Владивосток: ТИНРО. 1985. С. 38.
- Ковалевская Р.А.** Цистозира толстоногая: субстрат для нереста сельди // Рыб. Хоз. 1988. Т. 9. С. 83–85.
- Ковалевская Р.А., Бенко Ю.К.** Выживаемость икры охотской сельди на искусственных и естественных субстратах // Рыб. Хоз. 1986. Т. 6. С. 29–32.
- Крыжановский С.Г.** Материалы по развитию сельдевых рыб // Тр. Ин-та морфолог. животных им. А.Н. Северцева АН СССР. 1956. Вып. 17. 254 с.
- Макиенко В.Ф.** К систематике видов *Ahnfeltia* Fries из дальневосточных морей СССР // Бот. Журн. 1970. Т. 55. № 8. С. 1077–1088.
- Михайлов С.Р., Кашин И.А.** Обрастание пирсов и затонувших судов в бухтах Рассвет и Нагаева, Тауйской губы Охотского моря // Сб.: Организмы обрастания дальневосточных морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 3–15.
- Науменко Н.И.** Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петр.-Камчатский: «Камчатский печатный двор». 2001. 330 с.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Многолетние данные. Ч. 1–6. Вып. 33. Л.: «Гидрометеиздат». 1999. 566 с.
- Огородников В.С.** Водоросли-макрофиты Северных Курильских островов. Автореф. дис. ... к.б.н. Петр.-Камчатский. 2007. 25 с.
- Павленко М.Н.** Материалы по исследованию восточной сельди *Clupea pallasi* // Материалы к познанию русского рыболовства. Петроград: Типография В. Киришаума. 1914. Т. 3. Вып. 10. 189 с.
- Перестенко Л.П.** *Rhodomela larix* (Turn.) S. Ag. на советском побережье Тихого океана // Нов. Сист. Низш. Раст. 1967. С. 141–149.
- Перестенко Л.П.** De specibus novis *Rhodymenia* Grev. et *Odonthalia* Grev. notula // Нов. Сист. Низш. Раст. 1973. Т. 10. С. 61–68.
- Перестенко Л.П.** Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (Пор. Cryptonemiales, Rhodophyta) // Бот. Журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1676–1689.
- Перестенко Л.П.** Красные водоросли дальневосточных морей СССР. *Turnerella* Schmitz, *Opuntiaella* Kylin (Solieriaceae, Gigartinales) // Нов. Сист. Низш. Раст. 1976. Т. 13. С. 39–50.
- Перестенко Л.П.** Род *Odonthalia* в морях Дальнего Востока // Нов. Сист. Низш. Раст. 1977. Т. 14. С. 33–41.
- Перестенко Л.П.** О видах рода *Callophyllis* Kütz. (Kallymeniaceae, Rhodophyta) в морях Дальнего Востока // Нов. Сист. Низш. Раст. 1978. Т. 15. С. 30–37.
- Перестенко Л.П.** Водоросли залива Петра Великого. Л.: «Наука». 1980. 232 с.
- Перестенко Л.П.** Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. I // Нов. Сист. Низш. Раст. 1982. Т. 19. С. 16–19.

- Перестенко Л.П.** Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. II // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1983а. Т. 20. С. 35–45.
- Перестенко Л.П.** De genere *Phycodryis* Kütz. et proprietatibus eius notula // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1983б. Т. 20. С. 45–51.
- Перестенко Л.П.** Обзорный ключ семейства Delesseriaceae Näg. дальневосточных морей // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1983в. Т. 20. С. 51–54.
- Перестенко Л.П.** Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Новые представители семейства Crossosarpacaceae Perest. // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1986. Т. 23. С. 88–97.
- Перестенко Л.П.** Дополнение к флоре красных водорослей Берингова моря // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1988. Т. 25. С. 54–56.
- Перестенко Л.П.** Красные водоросли дальневосточных морей России. С.-Пб.: «Ольга». 1996[1994]. 330 с.
- Петров Ю.Е.** Род *Cystoseira* C. Ag. в дальневосточных морях СССР // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1966. С. 96–99.
- Петров Ю.Е.** Систематика некоторых дальневосточных видов *Laminaria* Lamour. // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1972. Т. 9. С. 47–58.
- Петров Ю.Е.** Род *Alaria* в морях СССР // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1973а. Т. 10. С. 49–59.
- Петров Ю.Е.** Ламиinarieвые и фукусовые водоросли морей СССР // *Раст. Ресурсы.* 1973б. Т. 9. № 1. С. 123–127.
- Петров Ю.Е.** Обзорный ключ порядков Laminariales и Fucales морей СССР // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1974. Т. 11. С. 153–169.
- Петров Ю.Е.** Ламиinarieвые и фукусовые водоросли морей СССР. Автореф. дис. ... д.б.н. Л. 1975. 53 с.
- Петров Ю.Е., Возжисинская В.Б.** Новый род и вид ламиinarieвых водорослей из Охотского моря // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1966. Т. 3. С. 100–102.
- Петров Ю.Е., Возжисинская В.Б.** Новые виды рода *Laminaria* из Охотского моря // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1970. Т. 7. С. 81–87.
- Петров Ю.Е., Суховеева М.В.** *Laminaria multiplicata* sp. nov. из Охотского моря // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1976. Т. 13. С. 51–53.
- Пискунов И.А.** Материалы по биологии сельди Гижигинской губы // *Изв. ТИНРО.* 1954. Т. XXXIX. С. 59–81.
- Потехина А.В.** Распределение и видовой состав макрофитов сублиторали о. Большой Шантар (Охотское море) // *Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО.* 1972. Вып. 7. С. 100–108.
- Потехина А.В.** Промысловая характеристика зарослей ламиinarieвых у берегов Шантарских островов // *Изв. ТИНРО.* 1973. Т. 87. С. 139–144.
- Потехина А.В., Паймеева Л.Г.** Морские водоросли, новые для побережья Шантарских островов (Охотское море) // *Нов. Сист. Низш. Раст.* 1972. Т. 9. С. 37.
- Правоторова Е.П.** Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебаниями ее численности и изменением ареала нагула // *Изв. ТИНРО.* 1965. Т. 59. С. 102–128.
- Рыбаков О.С.** Промысловые водоросли прибрежных вод Шантарских островов // *Изв. ТИНРО.* 1971. Т. 75. С. 160–164.
- Север Дальнего Востока. М.: «Наука». 1970. 488 с.
- Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г., Хэнсен Г.И.** Пересмотр систематики водорослей порядка Laminariales (Phaeophyta) из Дальневосточных морей России на основании молекулярно-генетических данных // *Биол. Моря.* 2007. Т. 33. С. 329–340.
- Семирякова Н.В.** Предварительный список водорослей острова Талан // Сб.: *Биологические проблемы Севера.* Магадан: ДВО РАН. 1992. С. 28–32.
- Смирнов А.А., Белый М.Н.** Некоторые данные о нерестовом субстрате сельди Гижигинской губы Охотского моря // *Мат. V науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей».* Петр.-Камчатский. 2004. С. 310–313.
- Смирнов А.А., Васильева О.В.** Некоторые результаты икорной водолазной съемки нерестилищ гижигинско-камчатской сельди в июне 1999 г. // *Тез. докл. всерос. конф. молодых ученых.* Владивосток: ТИНРО-центр. 2001. С. 46–47.
- Суховеева М.В.** Запасы промысловых водорослей дальневосточных морей и перспективы их использования // *Тез. докл. всесоюзн. совещ. «Биологические ресурсы морей Дальнего Востока».* Владивосток: ТИНРО. 1975а. С. 96–98.
- Суховеева М.В.** Распределение и видовой состав макрофитов северо-западного побережья Охотского моря // *Тез. докл. всесоюзн. совещ. «Биологические ресурсы морей Дальнего Востока».* Владивосток: ТИНРО. 1975б. С. 100–101.
- Суховеева М.В.** Видовой состав и распределение макрофитов в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря // *Изв. ТИНРО.* 1976. Т. 100. С. 144–149.
- Суховеева М.В., Подкорытова А.В.** Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки. Владивосток: ТИНРО-центр. 2006. 243 с.

- Суховеева М.В., Прудникова Л.Т.** Распределение макрофитов, состояние их запасов и видовой состав в Охотском море // *Отчет ТИНРО «Биология, состояние запасов промысловых водорослей и морских трав»*. 1977. № гос. рег. 76086638. 30 с.
- Трофимов И.К.** О влиянии температуры и солености воды, качества нерестового субстрата на размножение тихоокеанской сельди // *Изв. ТИНРО*. 2006. Т. 146. С. 111–121.
- Тюрнин Б.В.** К вопросу о запасах охотской сельди // *Изв. ТИНРО*. 1965. Т. 59. С. 71–81.
- Тюрнин Б.В.** Запасы сельди в водах северо-западной части Охотского моря и их рациональное использование. // Сб.: *Проблемы развития производительных сил Магаданской области*. Магадан. 1969. Т. 3. С. 16–23.
- Тюрнин Б.В.** Нерестовый ареал охотской сельди // *Изв. ТИНРО*. 1973. Т. 86. С. 12–21.
- Удинцев Г.Б.** Геоморфология и динамика развития впадины Охотского моря // Сб.: *Строение дна Охотского моря*. М. 1981. С. 145–167.
- Ушаков П.В.** Литораль Охотского моря // *Докл. АН СССР*. 1951. Т. 76. № 1.
- Ушаков П.В.** Фауна Охотского моря и условия ее существования. М.: АН СССР. 1953. 459 с.
- Фархутдинов Р.К.** Динамика ледовитости и сроки нереста охотской сельди // *Изв. ТИНРО*. 2007. Т. 150. С. 180–189.
- Фридлянд И.Г.** Размножение сельди у юго-западного берега о-ва Сахалина // *Изв. ТИНРО*. 1951. Т. 35. С. 105–145.
- Хайлов К.М., Парчевский В.П.** Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев: «Наукова Думка». 1983. 253 с.
- Чернявский В.И.** Циркуляционные системы Охотского моря // *Изв. ТИНРО*. 1981. Т. 105. С. 13–19.
- Шуитов В.П.** Биологические ресурсы Охотского моря. М.: «Агропромиздат». 1985. 224 с.
- Adey W.H.** 1966. The genera *Lithothamnium*, *Leptophytum* (non. gen.) and *Phymatolithon* in the Gulf of Main. *Hydrobiologia*. 28: 321–370.
- Agardh C.A.** 1811. *Dispositio algarum Sueciae*, quam publico examini subjiciunt Carl Adolph Agardh... & Johannes Bruzelius, Scanus. Die xi decembris mdcccxi. p. ii. h. & l. s. pp. Pars 2: [i], 17–26. Lund: Berling.
- Agardh C.A.** 1817. *Synopsis algarum Scandinaviae*, adjecta dispositione universali algarum. pp. [i]–xl, [1]–135. Lundae [Lund]: ex officina Berlingiana.
- Agardh C.A.** 1820. *Species algarum rite cognitae, cum synonymis, differentiis specificis et descriptionibus succinctis*. Volumen primum. Pars prima. pp. [i–iv], [1]–168. Lundae [Lund]: ex officina Berlingiana.
- Agardh C.A.** 1821. *Icones algarum ineditae*. Vol. Fasc. 2 pp. [1–4], plates XI–XX. Holmiae [Stockholm]: ex Officina Ecksteiniana, sumtibus auctoris.
- Agardh C.A.** 1822. *Species algarum rite cognitae, cum synonymis, differentiis specificis et descriptionibus succinctis*. Volumen primum pars posterior. pp. [v–vi], 169–398. Lundae [Lund]: ex officina Berlingiana.
- Agardh C.A.** 1824. *Systema Algarum*. pp. [i]–xxxvii, [1]–312. Lundae [Lund]: Literis Berlingianis [Berling].
- Agardh J.G.** 1847. Nya alger från Mexico. *Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Adademiens Förhandlingar, Stockholm*. 4: 5–17.
- Agardh J.G.** 1851. *Species genera et ordines algarum*. Gleerup, Lundae. Vol. I. Pars 1. pp. 1–351.
- Agardh J.G.** 1852. *Species genera et ordines algarum, seu descriptiones succinctae specierum, generum et ordinum, quibus algarum regnum constituitur*. Gleerup, Lundae. Vol. II. Pars 2. pp. 352–720.
- Agardh J.G.** 1863. *Species genera et ordines algarum, seu descriptiones succinctae specierum, generum et ordinum, quibus algarum regnum constituitur*. Volumen secundum: algas florideas complectens. Part 2, fasc. 3. pp. 787–1138, 1158–1291. Lundae [Lund]: C.W.K. Gleerup.
- Agardh J.G.** 1876. *Species genera et ordines algarum, seu descriptiones succinctae specierum, generum et ordinum, quibus algarum regnum constituitur*. Volumen tertium: de Florideis curae posteriores. Part 1. pp. [ii*–iii*], [i]–[vii], [1]–724. Lipsiae [Leipzig]: C.W.K. Gleerup.
- Agardh J.G.** 1883. Till algernes systematik. Nya bidrag. (Tredje afdelningen.). *Lunds Universitets Års-Skrift, Afdelningen för Matematik och Naturvetenskap*. 19: 1–177, 4 plates.
- Areschoug J.E.** 1842. Algarum (phycearum) minus rite cognitarum pugillus primus. *Linnea*. 16: 225–236.
- Areschoug J.E.** 1852. Ordo XII. Corallineae. In: *Species genera et ordines algarum...* Volumen secundum: algas florideas complectens. (Ed.: Agardh J.G.), pp. 506–576. Lundae [Lund].
- Areschoug J.E.** 1866. Observationes phycologicae. Particula prima. De Confervaceis nonnullis. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, Ser.* 3. 6: 26.
- Barton L.H., Steinhoff D.I.** 1980. Assessment of spawning herring (*Clupea harengus pallasii*) stocks at selected coastal areas in the eastern Bering Sea. *Inform. Leaflet № 187*. 60 p.
- Blaxter J.H.S., Holliday F.L.T.** 1963. The behavior and physiology of herring and others clupeids. *Adv. Mar Biol.* 1: 261–293.
- Bliding C.** 1969 [1968]. A critical survey of European taxa in Ulvales. Part II. *Ulva, Ulvaria, Monostroma, Kornmannia*. *Bot. Notis*. 121: 535–629.
- Chamberlain Y.M.** 1991. Observations on *Phymatolithon lamii* (Lemoine) Y. Chamberlain comb. nov. (Rhodophyta. Corallinales) in the British Isles with an assessment of its relationship to *P. rugulosum*, *Lithophyllum lamii* and *L. melobesioides*. *Br Phycol. J.* 26: 219–233.

- Cho G.Y., Klochkova N.G., Krupnova T.N., et al.** 2006. The reclassification of *Lessonia laminarioides* (Laminariales, Phaeophyceae): *Pseudolessonia* gen nov. *J. Phycol.* 42: 1289–1299.
- De Saunders A.** 1901. Papers from the Harriman Alaska Expedition XXV. The algae. *Proc. Wash. Acad. Sci.* 3: 391–486.
- Dillwyn L.W.** 1805. *British Confervae; or colored figures and descriptions of the British plants referred by botanists to the genus Conferva.* Plates 45–56 (with text). London: W. Phillips
- Dillwyn L.W.** 1809. *British Confervae; or colored figures and descriptions of the British plants referred by botanists to the genus Conferva.* pp. 1–87, 1–6 (Index and Errata), plates 69, 100–109, A–G (with text). London: W. Phillips.
- Dixon P.S.** 1964. Taxonomic and nomenclatural notes on the Florideae. *IV Botaniska Notiser.* 117 p.
- Dragesund O., Nakken O.** 1971. Mortality of herring during the early larval stages in 1967. *Rapp. et Proc.-Verb. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 160: 142–146.
- Draisma S.G.A., Ballesteros E., Rousseau F., et al.** 2010a. DNA sequence data demonstrate the polyphyly of the genus *Cystoseira* and other Sargassaceae genera (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 46: 1329–1345.
- Draisma S.G.A., Prud'homme van Reine W.F., Kawai H.** 2010b. A revised classification of the Sphacelariales (Phaeophyceae) inferred from a *psbC* and *rbcL* based phylogeny. *Eur. J. Phycol.* 45: 308–326.
- Ehrenbaum E.** 1904. Eier und Larven von Fischen der deutschen Buch. III. Fische mit feststehender. *Helgoland. Wiss. Meeresuntersuch. Bd. 6.* S. 127–200.
- Esper E.J.C.** 1804. *Icones fucorum cum characteribus systematicis, synonymis (sic) auctorum et descriptionibus novarum specierum. Abbildungen der Tange mit beygefügten systematischen Kennzeichen, Anführungen der Schriftsteller, und Beschreibungen der neuen Gattungen. Vol. Zweyter Theil. Part 2.* pp. 53–101, plates CXXXVI–CLVII. Nürnberg.
- Ewart J.C.** 1884. Natural history of the herring. *Rep. Fish. Board Scot.* 2: 61–73.
- Falkenberg P.** 1901. *Die Rhodomelaceen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte.* Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Monographie 26. pp. i–xvi, 1–754, 10 figs, 24 plates. Berlin.
- Farkhutdinov R.K., Belyaev V.A.** 2002. Time of spawning run and ice-covered waters over the spawning period as factors determining the Okhotsk herring generation productivity. *Proc. Int. Symp. on Okhotsk Sea and sea ice.* Hokkaido, Japan. pp. 205–209.
- Foslie M.** 1891. Contribution to the knowledge of the marine algae of Norway. II. Species from different tracts. *Tromsø Museums Aarshefter* 14: 36–58.
- Foslie M.** 1898. Systematical survey of the *Lithothamnia.* *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter* 1898(2): 1–7.
- Galkina L.A.** 1971. Survival of spawning of the Pacific herring (*Clupea harengus pallasii* Val.) related to the abundance of the spawning stock. *Rapp. et Proc.-Verb. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 160: 30–33.
- Gardner N.L.** 1927. New Rhodophyceae from the Pacific coast of North America. III. *Univ. Cal. Publ. Bot.* 13: 333–368.
- Gmelin S.G.** 1768. *Historia fucorum.* pp. [i–xii], [i]–239, [i]–6 expl. tab., 35 plates [IA, IB, IIA, IIB, III–XXXIII]. Petropoli [St. Petersburg]: Ex typographia Academiae scientiarum.
- Greville R.K.** 1824. *Flora edinensis: or a description of plants growing near Edinburgh, arranged according to the Linnean system, with a concise introduction to the natural orders of the class Cryptogamia, and illustrated plates.* pp. i–lxxxii, 1–478. Edinburgh: Printed for William Blackwood, Edinburgh; and T. Cadell, Strand, London.
- Greville R.K.** 1830. *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. 218 p.
- Grunow A.** 1870. Reise der Österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859. In: (Eds.) Vol. Theil. Erster Bd. Algae, pp. 1–104.
- Gunnerus J.E.** 1772. *Flora norvegica, observationibus praesertim oeconomicis panosque norvegici locupletata. Pars posterior, cum iconibus.* pp. [i]–viii, [1]–148, indices, plates I–IX. Nidrosia [Trondheim]; Hafnia [Copenhagen]: Vinding; F.C. Pelt.
- Haegele C.W., Humphreys R.D., Hourston A.S.** 1981. Distribution of eggs by depth and vegetation type in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) spawning in British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 381–386.
- Haegele C.W., Miller D.C., Humphreys R.D. et al.** 1979. Assessment of 1978 herring spawning in the Trench creek and qualicum herring sections, using new eggs determination procedures. *Fish. Mar. Serv. Tech. Rept. № 896.* p. 43.
- Haegele C.W., Schweigert J.F.** 1985. Distribution and characteristics of herring spawning grounds and description of spawning behavior. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 39–55.
- Hansen G.I.** 1980. A morphological study of *Fimbrifolium*, a new genus in the Cystocloniaceae (Gigartinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 16: 207–217.
- Hart J.L., Tester A.L.** 1934. Quantitative studies on herring spawning. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 64: 307–312.
- Harvey W.H.** 1858. *Nereis boreali-americana...* Part III. Chlorospermeae. *Smithsonian Contributions to Knowledge.* Vol. 10, plates 37–50.
- Hauck F.** 1883. Die Meeresalgen Deutschlands und Österreichs. In: *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Zweite Auflage.* (Ed.: Rabenhorst L.) Vol. 2, pp. 113–320. Leipzig: Eduard Kummer.

- Hay D.E.** 1985. Reproductive biology of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42(Suppl. 1): 111–126.
- Hay D.E., Toresen R., Stephenson R., et al.** 2001. Taking stock: An inventory and review of world herring stocks in 2000. *Herring expectations for a new millennium*. Anchorage, Alaska: Univ. of Alaska Sea Grant College Program. pp. 381–454.
- Hoshikawa H., Tajima K., Kawai T., et al.** 2001. Spawning bed selection by Pacific herring (*Clupea pallasii*) at Atsuta, Hokkaido, Japan. *Herring expectations for a new millennium*. Anchorage, Alaska: Univ. of Alaska Sea Grant College Program. pp. 199–226.
- Hoshikawa H., Tajima K., Kawai T.** 2002. Water temperature and salinity in the spawning bed of herring (*Clupea harengus pallasii*), and estimating of spawning period based on the water temperature. *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. St.* 62: 105–111.
- Hourston A.S., Rosental H., Stacey N.** 1976/1977. Observation on spawning behavior of Pacific herring in captivity. *Meeresforschung*. Bd. 25. H. 3/4. S. 156–162.
- Hourston A.S., Haegle C.W.** 1980. Herring of Canada's pacific coast. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 1–23.
- Hourston A.S., Rosental H.** 1976. Viable hatch from herring eggs torn loose from substrate by storm. *Tech. Rep. Fish. Mar. Serv. № 653*. p. 5.
- Hudson W.** 1762. *Flora anglica; exhibens plantas per regnum angliae sponte crescentes, distributas secundum systema sexuale: cum differentiis specierum, synonymis auctorum, nominibus incolarum, solo locorum, tempore floreandi, officinalibus pharmacopoeorum*. pp. [i]–viii, [1– 8], 1–506, [1–22, ind.]. Londini [London].
- Humphreys R.D., Hourston A.S.** 1978. British Columbia herring spawn (survey) deposition survey manual. *Fish. Mar. Serv. Misc. Spec. Publ.* 38. 30 p.
- Hus H.T.A.** 1900. Preliminary notes on west-coast *Porphyras*. *Zoe*. 5: 61–70.
- Kjellman F.R.** 1872. *Bidrag till kannedomen om Skandinavians Ectocarpeer och Tilopterider*. pp. 1–112, 2 plates. Stockholm: Akademisk afhandling Upsala.
- Kjellman F.R.** 1875. Om Spetbergens marine, klorofyllförende Thalloyter, I. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*. 3: 1–34.
- Kjellman F.R.** 1883. Norra Ishafvets algflora. *Vega-expeditionens Vetenskapliga Iakttagelser*. 3: 1–431, 4 tables, plates 1–31.
- Kjellman F.R.** 1889. Om Beringhafvets algflora. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*. 23: 1–58, plates I–VII.
- Klochkova T.A., Kim G.H., Lee K.M., et al.** 2010. Brown algae (Phaeophyceae) from Russian Far Eastern seas: Re-evaluation of *Laminaria multiplicata* Petrov et Suchovejeva. *Algae*. 25: 77–87.
- Klochkova T.A., Kim G.H., Belij M.N., et al.** 2012a. Morphology and phytogeography of *Laminaria appressirhiza* and *L. inclinatorhiza* (Phaeophyceae) from the Sea of Okhotsk. *Algae*. 27: 139–153.
- Klochkova T.A., Klochkova N.G., Belij M.N., et al.** 2012b. Morphology and molecular phylogeny of *Chordaria okhotskensis* sp. nov. (Ectocarpales, Phaeophyceae) from the Sea of Okhotsk. *Cryptogamie, Algologia*. 33: 3–20.
- Klochkova T.A., Kim G.H., Klochkova N.G., et al.** 2013. *Callophyllis cornu-cervi* (Perestenko) comb. nov. (Gigartinales, Rhodophyta): re-evaluation of the endemic monotypic genus *Ionia* from the Sea of Okhotsk based on morphology and molecular evidence. *Bot. Mar.* 56: 119–129.
- Kuntze O.** 1898. *Revisio generum plantarum*. Pars III (3). pp. 1–576. Leipzig, London, Milano, New York, Paris.
- Kützing F.T.** 1843. *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange...* Mit 80 farbig gedruckten Tafeln, gezeichnet und gravirt vom Verfasser. pp. [part 1]: [i]–xxxii, [1]–142, [part 2:] 143–458, 1, err.], plates 1–80. Leipzig: F.A. Brockhaus.
- Kützing F.T.** 1845. *Phycologia germanica, d. i. Deutschlands Algen in bündigen Beschreibungen. Nebst einer Anleitung zum Untersuchen und Bestimmen dieser Gewächse für Anfänger*. pp. i–x, 1–340. Nordhausen: W. Köhne.
- Kützing F.T.** 1849. *Species algarum*. pp. [i]–vi, [1]–922. Lipsiae [Leipzig]: F.A. Brockhaus.
- Kylin H.** 1925. The marine red algae in the vicinity of the Biological Station at Friday Harbor, Wash. *Lunds Universitets Årsskrift, Ny Följd, Andra Afdelningen*. 21: 1–87.
- Kylin H.** 1947. Über die Fortpflanzungsverhältnisse in der Ordnung Ulvales. *Kungl. Fysiografiska Sällskapets i Lund Förhandlingar*. 17: 174–182.
- Lane C.E., Mayes C., Druehl L.D., et al.** 2006. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyta) supports substantial taxonomic re-organization. *J. Phycol.* 42: 493–512.
- Lea E.** 1930. Mortality in the tribe of Norwegian herring. *Rapp. et Proc.-Verb. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 65: 100–165.
- Lee R.E.** 1989. *Phycology. Second edition*. London: Cambridge Univ. Press. 645 p.
- Le Jolis A.** 1863. Liste des algues marines de Cherbourg. *Mémoires de la Société Impériale des Sciences Naturelles de Cherbourg*. 10: 5–168.
- Lemoine M.** 1931. Les algues mélobésiées de la région de Saint-Servan. *Bull. Lab. Mar. Mus. Hist. Nat. Saint-Servan*. 7: 1–20.

- Lepechin J.** 1775. Quattuor Fucorum species descriptae. *Novi Commentarii Academiae Scientiarum imperialis Petropolitanae*. 19: 476–481.
- Lindstrom S.C., Cole K.M.** 1992. A revision of the species of *Porphyra* (Rhodophyta: Bangiales) occurring in British Columbia and adjacent waters. *Can. J. Bot.* 70: 2066–2075.
- Link H.F.** 1833. *Handbuch zur Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse. Dritter Theil*. Berlin. pp. i–xviii, 1–536.
- Linnaeus C.** 1753. *Species plantarum*, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. Vol. 2 pp. [i], 561–1200, [1–30, index], [i, err.]. Holmiae [Stockholm]: Impensis Laurentii Salvii.
- Linnaeus C.** 1767. *Mantissa plantarum generum editionis VI et specierum editionis II*. Holmiae [Stockholm].
- Lisuka A., Morita S.** 1991. Review of herring fishery and its biological research in Japan. *Mar Behav. Physiol.* 18: 227–302.
- Lyngbye H.C.** 1819. *Tentamen hydrophytologiae danicae* continens omnia hydrophyta cryptogama Daniae, Holsatiae, Faeroae, Islandiae, Groenlandiae hucusque cognita, systematice disposita, descripta et iconibus illustrata, adjectis simul speciebus norvegicis. pp. [i]–xxxii, [1]–248, 70 plates. Hafniae [Copenhagen]: typis Schultzianis, in commissis Librariae Gyldendaliae.
- Masuda M.** 1982. A systematic study of the tribe Rhodomeleae (Rhodomelaceae, Rhodophyta). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. V (Botany)*. 12: 209–400.
- McNeill J., Barrie F.R., Burdet H.M., et al.** 2006. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code). 17th Int. Bot. Congress. Vienna, Austria. July 2005. Regnum Vegetabile 146, A.R.G. Gantner Verlag KG, Vienna. 568.
- Montagne C.** 1837. Centurie de plantes cellulaires exotiques nouvelles. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Seconde série*. 8: 345–370.
- Müller O.F.** 1778. *Flora danica*. Vol. 5, fasc. 13, p. 8, plates 721–780. Havniae [Copenhagen].
- Mumford T.F. Jr.** 1976. Observations on the distribution and seasonal occurrence of *Porphyra schizophylla* Hollenberg, *Porphyra torta* Krishnamurthy, and *Porphyra brumalis* sp. nov. (Rhodophyta, Bangiales). *Syesis*. 8: 321–332.
- Nagai N.** 1941. Marine algae of the Kurile Islands, II. *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ.* 46: 139–310, 3 tables.
- Norcross B.L., Brown E.D.** 2001. Estimation of first-year survival of pacific herring from a review of recent stage-specific studies. *Herring expectations for a new millennium*. Anchorage, Alaska: Univ. of Alaska Sea Grant College Program. pp. 535–558.
- Outram D.N., Humphreys R.D.** 1974. The Pacific herring in British Columbia waters. *Fish. Mar. Serv. Pacif. Biol. Stat. Nanaimo. №100*. pp. 1–25.
- Pallas P.S.** 1766. *Elenchus zoophytorum* sistens generum adurnbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones cum selectis auctorum synonymis. pp. [i]–xvi + [17]–451. Hagae-Comitum [‘s Gravenhage; The Hague]: apud Petrum van Cleef.
- Papenfuss G.F.** 1967. Taxonomic and nomenclatural notes on three species of brown algae. *Botaniste*. 50: 319–330.
- Postels A., Ruprecht F.** 1840. *Illustrationes algarum* in itinere circum orbem jussu imperatoris Nicolai I. Atque auspiciis navarchi Friderici Lütke annis 1826, 1827, 1828 et 1829 celoce Seniavin exsecuto in Oceano pacifico, inprimis septemtrionale ad littora rossica asiatico-americana collectarum. pp. [i–vi]+ [i]+ iv + 28. [1–2, index], [Latin:] [–iv], [1]–22, [1–2, index], 40 plates. Petropoli [St. Petersburg]: Typis Eduardi Pratz.
- Reinke J.** 1889. Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Antheils. Eine systematisch-pflanzengeographische Studie. *Bericht der Kommission zur Wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel*. 6: [i–] iii–xi. 1–101, 8 figs.
- Roth A.G.** 1806. *Catalecta botanica* quibus plantae novae et minus cognitae describuntur atque illustrantur. Fasciculus tertius cum tabulis aenaeis XII. pp. [i–viii], [1]–350, [1–2, index pi.], [1–6, index] [1, err.], plates I–XII. Lipsiae [Leipzig]: in Bibliopolio Io. Fr. Gleditschiano.
- Runnström S.** 1941. Racial analysis of the herring in Norwegian waters. *Rep. Norweg. Fish. Invest.* 6: 1–110.
- Ruprecht F.J.** 1850. *Algae ochotenses. Die ersten sicheren Nachrichten über die Tange des Ochotskischen Meeres*. St. Petersburg: Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. 243 p.
- Sakai Y.** 1964. The species of *Cladophora* from Japan and its vicinity. *Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 5: 1–104.
- Sasaki H., Kawai H.** 2007. Taxonomic revision of the genus *Chorda* (Chordaceae, Laminariales) on the basis of sporophyte anatomy and molecular phylogeny. *Phycologia*. 46: 10–21.
- Sauvageau C.** 1927. Sur le *Colpomenia sinuosa* Derb. et Sol. *Bulletin de la Station Biologique d Arachon*. 24: 309–355.
- Scagel R.F., Garbary D.J., Golden L., et al.** 1986. *A synopsis of the benthic marine algae of British Columbia, northern Washington and southeast Alaska*. Vol. 1. pp. 1–444. Vancouver: Department of Botany, University of British Columbia.
- Schmitz F.** 1889. Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen. *Flora oder Allgemeine botanische Zeitung*. 72: 435–456.

- Schweigert J.F., Fournier D.** 1982. A model for predicting Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) spawn density from diver observations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 1361–1365.
- Setchell W.A., Gardner N.L.** 1903. Algae of northwestern America. *Univ. Cal. Publ. Bot.* 1: 165–418.
- Setchell W.A., Gardner N.L.** 1924. Phycological contributions, VII. *Univ. Cal. Publ. Bot.* 13: 1–13.
- Stacey N.E., Hourston A.S.** 1982. Spawning and feeding behavior of captive Pacific herring, *Clupea harengus pallasii*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 489–498.
- Stevenson J.C.** 1949. The extent of herring spawning in British Columbia in 1949. *Progr. Rept. Pac. Coast. St. Fish. Res. Board. Can. № 80.* pp. 57–59.
- Strömfelt H.F.G.** 1886. *Om algvegetationen vid Islands Kuster.* Göteborg: Akademisk Afhandling. 89 p.
- Sutherland J.E., Lindstrom S.C., Nelson W.A., et al.** 2011. A new look at an ancient order: generic revision of the Bangiales (Rhodophyta). *J. Phycol.* 47: 1131–1151.
- Taylor F.H.C.** 1963. The stock-recruitment relationship in British Columbia herring population. *Rapp. et Proc.-Verb. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 6: 279–292.
- Taylor F.H.C.** 1964. Life history and present status of British Columbia herring stocks. *Bull. Fish. Res. Board. Can.* 143: 1–81.
- Taylor F.H.C.** 1971. Variation in hatching success in Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) eggs with water depth, temperature, salinity and eggs mass thickness. *Rapp. et Proc.-Verb. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 160: 34–41.
- Tilden J.E.** 1900. *American algae.* Vol. Century IV, № 301–400. Minneapolis.
- Tokida J.** 1932. The marine algae from Robben Island (Kaihyō-tō) Saghalien. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 2: 1–34.
- Tokida J.** 1943. On the so-called *Dilsea edulis* of Japan. *Bot. Mag., Tokyo.* 57: 93–97.
- Tokida J.** 1948. Notes on new or little known marine algae, 3. *J. Jpn. Bot.* 22: 100–103.
- Tokida J.** 1954. The marine algae of southern Saghalien. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 2: 1–264.
- Tokida J., Masaki T.** 1956. Studies on the reproductive organs of red algae II. On *Erythrophyllum gmelini* (Grun.) Yendo. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 7: 63–71.
- Thuret G.** 1854. 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.* 2: 17–32.
- Turner D.** 1809–1811. *Fuci sive plantarum fucorum generi a botanicis ascriptarum icones descriptiones et historia.* Fuci, or colored figures and descriptions of the plants referred by botanists to the genus *Fucus*. Vol. 3 pp. [i], [1]–148, [1–2], pl. 135–196 (col. copp. by W.J. Hooker and others). Londini [London]: typis J. M'Creery, impensis J. et A. Arch.
- Turner D.** 1811–1819. *Fuci sive plantarum fucorum generi a botanicis ascriptarum icones descriptiones et historia.* Fuci, or coloured figures and descriptions of the plants referred by botanists to the genus *Fucus*. Vol. 4 pp. [i, iii], [1]–153, [1–2], [1–7], pl. 197–258 (col. copp. W.J. Hooker). Londini [London]: typis J. M'Creery, impensis J. et A. Arch.
- Velley T.** 1795. *Coloured figures of marine plants, found on the southern coast of England; illustrated with descriptions and observations: accompanied with a figure of the arabis stricta from St. Vincent's rock, to which is prefixed an inquiry into the mode of propagation peculiar to sea plants.* pp. 1–9, 1–8 (1–18), plates (1–5). Bath: Hazard.
- Wittrock V.B.** 1866. *Försök till en Monographie öfver Algsläktet Monostroma.* pp. 1–66, IV plates, folded scheme [= 14 figs]. Stockholm: Akademisk Afhandling.
- Wynne M.J.** 1969. Life history and systematic studies of some Pacific North American Phaeophyceae (brown algae). *Univ. Cal. Pub. Bot.* 50: 1–88.
- Wynne M.J.** 1983. The current status of genera in the Delesseriaceae (Rhodophyta). *Bot. Mar.* 26: 437–450.
- Wynne M.J.** 1985. Concerning the names *Scagelia corallina* and *Heterosiphonia wurdemannii* (Ceramiales, Rhodophyta). *Cryptogamie, Algologia.* 6: 81–90.
- Wynne M.J.** 1997. Taxonomic and nomenclatural notes on the Delesseriaceae (Rhodophyta). *Contributions from the University of Michigan Herbarium.* 21: 319–334.
- Wynne M.J.** 2005. Re-examination of the type of *Delesseria kurilensis* Ruprecht (Delesseriaceae, Rhodophyta). *Algae.* 20: 271–278.
- Wynne M.J., Heine J.N.** 1992. Collections of marine red algae from St. Matthew and St. Lawrence Islands, the Bering Sea. *Nova Hedwigia.* 55: 55–97.
- Yamada Y.** 1935. Notes on some Japanese algae, VI. *Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 1: 27–35.
- Yendo K.** 1916. Notes on algae new to Japan. V. *Bot. Mag., Tokyo.* 30: 243–263.
- Yendo K.** 1919. A monograph of the genus *Alaria*. *J. Coll. Sci., Tokyo Imperial Univ.* 43: 1–145, plates I–XIX.
- Yendo K.** 1920. Novae algae japoniae. Decas I–III. *Bot. Mag., Tokyo.* 34: 1–12.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1

Научно-исследовательские экспедиции, материалы которых использованы в настоящей монографии

Год	Экспедиция	Район исследований	Количество станций
Основные материалы			
1998	Альгологическая съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (бух. Старая Веселая и Батарейная)	18
1999	Альгологическая съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (от бух. Нагаева до о. Недоразумения)	34
2000	Альгологическая съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (от зал. Мотыклейский до зал. Одян, включая о. Завьялова), зал. Бабушкина (от м. Братьев до бух. Средняя)	137
2001	Альгологическая съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (зал. Одян, о. Недоразумения)	16
	Опытные работы по оценке рабочих характеристик якорной драги	Тауйская губа (о. Недоразумения)	6
2002	Учетная икорная съемка нерестилищ сельди ФГУП «МагаданНИРО»	Гижигинская губа (от м. Тавватам до бух. Екатерины)	120
	Альгологическая съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (о. Недоразумения, бух. Батарейная, бух. Старая Веселая, зал. Одян)	28
	Экспериментальные работы по разработке биотехники искусственного воспроизводства ламинарии	Тауйская губа (о. Недоразумения, бух. Батарейная, бух. Старая Веселая, зал. Одян)	32
2003	Учетная икорная съемка нерестилищ сельди ФГУП «МагаданНИРО»	Гижигинская губа (Вархаламская губа, бух. Тайночка и Имповеем)	48
	Альгологические исследования при проведении работ по изучению морских ежей	Тауйская губа (зал. Одян, о. Недоразумения)	7 разрезов
2004	Альгологическая съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (о. Недоразумения, бух. Батарейная, бух. Старая Веселая)	26
2005	Альгологическая съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (зал. Амахтонский, оз. Соленое, бух. Нагаева, Гертнера, Старая Веселая, Батарейная, Светлая).	44
	Совместная (ФГУП «МагаданНИРО» и ФГУП «ВНИРО») бентосная съемка прибрежной зоны	Тауйская губа (зал. Одян)	14 разрезов
2006	Учетная икорная съемка нерестилищ сельди ФГУП «МагаданНИРО»	От Охотского рейда до Тауйской губы	88
	Альгологическая съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (о. Недоразумения, бух. Нагаева, зал. Амахтонский)	14 разрезов

Год	Экспедиция	Район исследований	Количество станций
2007	Учетная икорная съемка нерестилищ сельди ФГУП «МагаданНИРО»	От Охотского рейда до Тауйской губы	116
	Альгологическая съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (о. Недоразумения, бух. Нагаева)	14 разрезов
2008	Альгологическая съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (о. Недоразумения, бух. Нагаева, зал. Амахтонский)	63
	Учетная икорная съемка нерестилищ сельди ФГУП «МагаданНИРО»	От Охотского рейда до Тауйской губы	92
2009	Бентосная съемка ФГУП «МагаданНИРО»	Тауйская губа (о. Недоразумения, п-ов Старицкого, зал. Амахтонский)	42
	Учетная икорная съемка нерестилищ сельди ФГУП «МагаданНИРО»	От Охотского рейда до Тауйской губы	117
Дополнительно привлекаемые материалы			
1997	Совместная экспедиция ФГУП «МагаданНИРО» и ФГУП «ТИНРО» по изучению особенностей биологии и распределения морских ежей и водорослей в прибрежной зоне северной части Охотского моря	Зал. Бабушкина, Тауйская губа (зал. Одян, бух. Нагаева, о. Недоразумения)	24
1998	Учетная икорная съемка нерестилищ сельди ФГУП «МагаданНИРО»	Гижигинская губа (от бух. Морская Матуга до бух. Средняя)	12 разрезов
2002	Учетная икорная съемка нерестилищ сельди ФГУП «КамчатНИРО»	Гижигинская губа (м. Матугин – бух. Имповеем)	64
2000	Совместная экспедиция ФГУП «МагаданНИРО» и ФГУП «ТИНРО» по изучению особенностей биологии и распределения морских ежей и водорослей в прибрежной зоне северной части Охотского моря	Тауйская губа (бух. Гертнера, зал. Одян, устье р. Армань – м. Островной), зал. Бабушкина (от м. Братьев до бух. Средняя)	276

Научное издание

М. Белый

**ВОДОРОСЛИ-МАКРОФИТЫ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ
ОХОТСКОГО МОРЯ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ КАК НЕРЕСТОВОГО СУБСТРАТА СЕЛЬДИ**

Технический редактор
Корректор *А.К. Андреева*
Компьютерная верстка *В.И. Носырев*

Подписано в печать 07.10.2013 г. Формат 60x84/8. Бумага мелованная.
Гарнитура Times. Печать офсетная. Усл.-печ. л. 22,6. Заказ 263. Тираж 100 экз.
Отпечатано в ООО «Новая полиграфия», 685000, г. Магадан, пл. Горького, 9

ISBN 978-5-90553-016-6



9 785905 530166