

РАСПРОСТРАНЕНИЕ РЕДКОЙ ЭНДЕМИЧНОЙ ВОДОРОСЛИ *PHYLLARIELLA OCHOTENSIS* (LAMINARIALES, PHAEOPHYCEAE) В ОХОТСКОМ МОРЕ

Климова А.В., Клочкова Т.А., Клочкова Н.Г.

Камчатский государственный технический университет, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Ключевская, 35.

Обсуждаются особенности распространения и распределения у материкового побережья Охотского моря эндемичного для его альгофлоры вида ламинариевых водорослей *Phyllariella ochotensis* Petrov et Vozzhinskaya, 1966, а также его отличия от представителей разных семейств порядка Laminariales. Материалом для работы послужили результаты изучения его популяций у западной Камчатки (о. Птичий, 2020 г.) и в ряде районов Тауйской губы (2021 г.), гербарных сборов других исследователей и сведений из литературных источников, содержащих информацию по этому виду. Для альгофлоры Тауйской губы, ранее активно изучавшейся морскими гидробиологами и альгологами, он указывается впервые. Здесь у о. Недоразумения было обнаружено монодоминантное сообщество *P. ochotensis* с биомассой более 4 кг/м². Столь неожиданное появление и усиление ценотической роли вида в районе побережья, где он ранее отсутствовал, возможно, объясняется происходящими в последние годы изменениями гидрологического режима в северных районах Охотского моря. Об этом свидетельствует проведенный анализ данных изменения усредненных показателей летней температуры поверхностного слоя воды у о-вов Птичий и Недоразумения (Тауйская губа) за период 1900–2020 гг. В целом показано, что *P. ochotensis* распространена у материкового берега Охотского моря: в центральных районах западной Камчатки, в северных заливах Гижигинский и Тауйский, южнее она встречается только у Шантарских островов и близлежащих заливов Ульбинский, Тугурский и Екатерины. По таксономическим признакам, традиционно используемым для выделения семейств ламинариевых водорослей, этот вид близок к Alariaceae и Laminariaceae, но для уточнения его семейственной принадлежности необходимы молекулярно-генетические исследования.*

Ключевые слова: *Phyllariella ochotensis*, ламинариевые водоросли, виды-эндемы, Тауйская губа, Охотское море.

DISTRIBUTION OF RARE ENDEMIC ALGA *PHYLLARIELLA OCHOTENSIS* (LAMINARIALES, PHAEOPHYCEAE) IN THE SEA OF OKHOTSK

Klimova A.V., Klochkova T.A., Klochkova N.G.

Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Klyuchevskaya Str. 35.

We discuss the peculiarities of distribution and dispersal of the endemic Laminariacean species, *Phyllariella ochotensis* Petrov et Vozzhinskaya, 1966, on the continental coast of the Sea of Okhotsk, as well as its differences from other taxa from the order Laminariales. We studied specimens personally collected near western Kamchatka, Ptichij Island in 2020 and from several sites in the Taui Bay in 2021, as well

* Исследование выполнено при поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-04-00285 А (This study was supported by the grant from Russian Foundation for Basic Research (RFBR) (project № 19-04-00285 A)).

as herbarium collections by other researchers and references containing information on this species. We report this species for the first time in the flora of the Tauí Bay, which was actively studied previously by marine hydrobiologists and phycologists. On Nedorazumeniya Island, we discovered the monodominant species community of *P. ochotensis* with a biomass of more than 4 kg/m². The unexpected appearance and strengthening of the biocoenotic role of *P. ochotensis* in this coastal area, where it was previously absent, is most likely caused by recent changes in the hydrological regime in the northern regions of the Sea of Okhotsk. The data analysis of changes in the surface water layer's average temperature near Ptichij and Nedorazumeniya Islands (Tauí Bay) for July – August confirms this idea. As generally shown, *P. ochotensis* is distributed near the continental coast of the Sea of Okhotsk: in the central areas of western Kamchatka, in the Gizhiginsky and Tauí Bays, to the south only off Shantar Islands and in the proximate Ulbinsky, Tugursky and Ekaterina Bays. According to the taxonomic features traditionally used to distinguish kelp families, this species has affinity to the Alariaceae and Laminariaceae. It is necessary to survey *P. ochotensis* molecular-phylogenetically for clarifying its family affiliation.

Key words: *Phyllariella ochotensis*, laminariacean species, endemic species, Tauí Bay, Sea of Okhotsk.

ВВЕДЕНИЕ

Ламинариевые водоросли – основные продуценты морских прибрежных вод в холодо-умеренных и умеренных широтах Северного полушария [Teagle et al., 2017; Wernberg et al., 2019]. Уменьшение или увеличение их ценотической роли и изменение ареалов влечет за собой значительные перестройки состава, структуры и продуктивности донных сообществ во всей мелководной зоне шельфа [Krumhansl et al., 2016; Krause-Jensen et al., 2020]. Наблюдаемые в настоящее время глобальные изменения климата вызывают указанные выше изменения. Это отмечают специалисты, отслеживающие состояние сообществ ламинариевых, распространение и распределение. Их наблюдения позволяют получать актуализированные данные и прогнозировать дальнейшее развитие ситуации [Duffy et al., 2019]. Эта информация, кроме того, может быть использована для реконструкции истории формирования современных альгофлористических комплексов и интерпретации результатов филогенетических исследований.

Альгофлора материкового побережья Охотского моря включает в свой состав

несколько эндемичных представителей порядка Laminariales: *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Pseudolessonia laminarioides*, *Tauya basicrassa* и *Phyllariella ochotensis*. Для нее в свое время был описан еще один вид-эндем – *Laminaria multiplicata* [Петров, Суховеева, 1976], но более поздние исследования показали, что отнесенные к нему образцы, в том числе типовой, на самом деле являются представителями широко распространенного на российском Дальнем Востоке вида *L. gurjanovae* (= *S. latissima*) [Klochkova et al., 2010]. Аномалии их морфологии Ю.Е. Петров и М.В. Суховеева приняли за видовые признаки нового для науки вида.

Из трех указанных выше эндемиков Охотского моря *L. inclinatorhiza*, *L. appressirhiza* и *P. laminarioides* являются доминантами подводных сообществ и широко распространены вдоль всего его материкового берега. Их количественное и вертикальное распределение хорошо изучено. Сведения об их биомассе и распределении по глубинам содержатся в публикациях В.Б. Возжинской [1966], В.Б. Возжинской и Е.И. Блиновой [1970], Л.П. Перестенко [1996] и М.Н. Белого [2013]. Представления об ареалах *T. basicrassa* и *P. ochotensis*

еще окончательно не сформированы, поскольку они более требовательны к условиям обитания и встречаются гораздо реже. Упоминания о них в указанных выше работах и отчетах научно-исследовательских организаций, проводивших альгопромисловые съемки у материкового побережья Охотского моря, скудны или совсем отсутствуют.

В августе 2020 г. авторы с целью проведения таксономической ревизии ламинариевых российского Дальнего Востока провели альгологические исследования у западной Камчатки, а в августе 2021 г. обследовали разные районы Тауйской губы. Оба раза среди ламинариевых была встречена *P. ochotensis*. Изучение ее образцов и анализ литературных данных по этому виду позволили сформировать обновленное представление о его распространении и количественном распределении в Охотском море. Изучение разновозрастных образцов представителей *P. ochotensis* позволило также определить размах ее морфологической изменчивости и сравнить с представителями всех известных семейств порядка Laminariales по ключевым таксономическим признакам, используемым для его деления на семейства в традиционной фенотипической систематике.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Экспедиционные исследования, в ходе которых обнаружен обсуждаемый вид, были проведены авторами у западной Камчатки в 2020 г. и в Тауйской губе у материкового побережья Охотского моря в 2021 г. В первом районе *Phyllariella ochotensis* была собрана в литоральной зоне о. Птичий 15.08.2020 г., во втором – на литорали кутовой части бух. Нагаева 03.08.2021 г., в бух. Веселая, у небольшого о. Вдовушка – 05.08.2021 г. и в Амахтонском заливе,

у о. Недоразумения – 07–08.08.2021 г. Все вышеупомянутые экспедиционные исследования были выполнены при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-04-00285 А.

Для формирования представлений о современном распространении *P. ochotensis* были использованы собственные и литературные данные о ее нахождении в Охотском море. Дополнительно авторы изучили сборы охотоморских ламинариевых в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, LE), Северо-восточном государственном университете (СВГУ, г. Магадан) и гербарии Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО, г. Владивосток). В собственной водорослевой коллекции были повторно изучены образцы *P. ochotensis*, собранные А.А. Емельяновой и Н.Г. Ключковой у о. Птичий в августе 2004 г. В общей сложности авторы настоящей работы проанализировали более 800 образцов охотоморских ламинариевых водорослей, в том числе около 130 разновозрастных представителей *P. ochotensis*.

Для анализа данных по температурным аномалиям поверхностного слоя моря (SST, °C), для районов, обследованных в 2020 и 2021 гг., были использованы сведения с портала National Centers for Environmental information (<https://www.ncdc.noaa.gov/cag/>) [NOAA, 2021]. Для пространственной визуализации и построения графиков, отражающих их межгодовые колебания, применяли компьютерные программы Surfer 11.6.1159 (Golden Software) и Prism 9.2.0 (GraphPad Software).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У побережья о. Птичий *P. ochotensis* была обнаружена в литоральных ваннах, в сублиторальной кайме и среди дрей-

фьюющих сублиторальных выбросов ламинариевых (рис. 1, А). Среди собранных образцов встречались представители разных возрастных групп: ювенилы, водоросли первого и второго годов жизни. Последние были найдены только в выбросах. Все они имели хорошо развитые сорусы спорангиев (рис. 1, В). В литоральной зоне растущие водоросли встречались на скалистом грунте и валунах. Максимальная плотность их зарослей здесь превышала 30 экз/дм² (рис. 1, С). Все собранные образцы имели округлую подошву 0,3–1,4 см в поперечнике. Максимальная длина пластин у представителей второго года жизни достигала 175 см. Следует отметить, что по данным других авторов она не превышает 1 м [Петров, Возжинская, 1966] или 1,2 м [Клочкова и др., 2009]. Судя по нашим наблюдениям, *Phyllariella* имеет сжатый период размножения. Ю.Е. Петров и В.Б. Возжинская в процитированной выше работе писали, что он приходится у нее на конец августа – сентябрь. В наших сборах все водоросли второго года жизни и 2% водорослей первого года жизни имели созревшие сорусы спорангиев уже к 15 августа [Клочкова и др., 2020].

В Тауйской губе единичные стерильные образцы *P. ochotensis* первого года жизни были собраны на скалистой литорали в бух. Веселая, и только два стерильных слоевища были обнаружены в выбросах в бух. Нагаева у побережья г. Магадана. Длина этих водорослей не превышала 60 см. На литорали о. Недоразумения со стороны, обращенной к берегу бух. Ахматонская, мы обнаружили монодоминантные заросли *P. ochotensis* (рис. 1, D и E). Они занимали средний и нижний горизонты литорали и были представлены ювенилами и первогодними водорослями (рис. 1, F). Самые крупные из них достигали 1,2 м длины. Плотность этих зарослей была со-

поставима с таковой у о. Птичий, а их максимальная биомасса превышала 4 кг/м². Интересно отметить, что в этом районе все водоросли были также стерильными, и что некоторые из них имели не подошву, а лопастные ризоиды (рис. 1, G). Часть образцов являлась эпифитами бурой водоросли *Fucus distichus*.

Анализ собственных и литературных данных по распространению *P. ochotensis* в Охотском море (табл. 1) позволяет говорить о том, что она имеет разорванный ареал и весьма неравномерную в пределах своего произрастания ценотическую роль. На юге материкового побережья ее указывали у Шантарских островов и в разных районах на участке побережья мыс Литке (зал. Екатерины) – Тугурский залив (рис. 2, А). Севернее Тугурского залива вплоть до зал. Удачи (зал. Шелихова) она не отмечалась ни в публикациях В.Б. Возжинской [1966], Ю.Е. Петрова и В.Б. Возжинской [1966] и Л.П. Перестенко [1996], ни в научных отчетах сотрудников ТИНРО. *P. ochotensis* не встречалась здесь также сотруднику Магаданского института рыбного хозяйства и океанографии (МагаданНИРО) М.Н. Белому во время проведения им альгопромысловых исследований в период 2001–2011 гг. (устное сообщение).

Сборы водорослей в Тауйской губе в разное время вели сотрудники ТИНРО, Института Биологии моря ДВО РАН, МагаданНИРО и СВГУ. В 2006, 2008 и 2016 гг. здесь проводила альгофлористические исследования также один из авторов настоящей статьи. Однако, несмотря на высокий уровень изученности альгофлоры этого района [Белый, 2013] и специальный поиск *P. ochotensis* в предыдущие годы, ее здесь никто не встречал.



Рис. 1. *Phyllariella ochotensis* в разных районах Охотского моря: *A – C* – о. Птичий (западная Камчатка); *A* – место сбора образцов; *B* – образец второго года жизни, собранный 15.08.2020 г. со спороносной тканью (отмечена стрелками); *C* – базальная часть ювенильных водорослей. *D – G* – о. Недоразумения (Тауйская губа); *D* – место сбора образцов 08.08.2021 г.; *E* – литоральные заросли вида; *F* – образцы первого года жизни; *G* – лопастные ризоиды и хорошо заметные криптостомы (отмечены стрелками) на поверхности пластины

Fig. 1. *Phyllariella ochotensis* from the Sea of Okhotsk: *A – C* – Ptichij Island (western Kamchatka); *A* – collection site of the studied specimens; *B* – 2nd year old plant collected on 15.08.2020 with a spore-bearing tissue (marked with arrows); *C* – attachment of algae to the substrate with the discoidal holdfast. *D – G* – Nedora-zumeniya Island (Tauy Bay); *D* – collection site of the specimens collected on 08.08.2021; *E* – species beds in the tidal zone; *F* – 1st year old plant; *G* – rhizoids and well-marked cryptostomes on the surface of the blade

Таблица 1. Данные по распространению *Phyllariella ochotensis* у побережья Охотского моряTable 1. Distribution of *Phyllariella ochotensis* in the Sea of Okhotsk

| Места сбора образцов | Сборщики и дата сбора | Место хранения образцов | Публикация | Видовое название в публикации |
|--|--|------------------------------------|---|---|
| Шангарские острова | | | | |
| остров Большой Шангар (Яшкина губа, залив Николая) | И.Г. Закс, 1927 | LE | Закс, 1929 Зинова, 1930, 1954 Зинова, 1953 | <i>Laminaria 'C'</i> <i>Phyllaria dermatodea</i> |
| остров Большой Шангар (Яшкина губа) | А.В. Потехина, 1968 | ТИПРО | Потехина, 1972 | <i>Phyllariella ochotensis</i> |
| Шангарское море | А.И. Разин, 1930–1934 | – | Гайл, 1936, | <i>Phyllaria dermatodea</i> |
| Тугурский залив (бухта Мамга) | В.Г. Аверинцев, Б.И. Сиренко, | LE | Перестенко, 1996 | <i>Phyllariella ochotensis</i> |
| Ульбанский залив (мыс Заржецкого) | А.М. Шереметевский, 1978 | | | |
| залив Екатерины (мыс Литке) | | | | |
| Материковое побережье Охотского моря | | | | |
| Тауйская губа (остров Недоразумения, бухта Нагаева, бухта Гернера) | А.В. Климова, Т.А. Клочкова, 2021 | КамчатГТУ | Настоящее исследование | <i>Phyllariella ochotensis</i> |
| Гижигинская губа (мыс Арегичинского) | В.Б. Возжинская, Е.И. Блинова, 1964 | LE | Петров, Возжинская, 1966*; Возжинская, Блинова, 1970 | <i>Phyllariella ochotensis</i> |
| залив Шелихова (залив Удачи) | В.Б. Возжинская, 1964 | LE | Возжинская, 1966 | <i>Phyllariella ochotensis</i> |
| Западная Камчатка | | | | |
| остров Птичий (типовое местообитание) | В.Б. Возжинская, 1963; В.Б. Возжинская, Е.И. Блинова, 1964 А.А. Емельянова, Н.Г. Клочкова, 2004 А.В. Климова, Н.Г. Клочкова, 2020 | LE LE КамчатГТУ КамчатГТУ | Петров, Возжинская, 1966 Петров, Возжинская, 1966 Емельянова, 2005; Клочкова и др., 2009 Клочкова и др., 2020 | <i>Phyllariella ochotensis</i> |

* В публикации приведено таксономическое описание *Phyllariella ochotensis*.* References containing taxonomical description of *Phyllariella ochotensis*.

Нахождение этого вида в Тауйской губе в 2021 г. в качестве доминанта литорального альгоценоза можно объяснить происходящими в последние годы изменениями ее гидрологического режима. Анализ данных по изменению усредненных показателей температуры поверхностного слоя воды за июль – август в период 1900–2020 гг. свидетельствует об этом (рис 2, В). В течение последних 15 лет устойчивое превышение средних значений температуры имеет место в разных районах Охотского моря (рис. 2, В и С). При этом у о. Недоразумения максимальные положительные аномалии SST в 2018 г. превысили средние за последние 120 лет значения для июля – августа на 1,34°C. У о. Птичий в 2016 г. они достигали 1,77°C.

Повышение температуры за последние 15 лет оказалось достаточным для расширения ареала *P. ochotensis*, вселения ее в Тауйскую губу и формирования там монодоминантных зарослей. Отметим, что место ее массового произрастания у о. Недоразумения отличается пониженной гидродинамикой и повышенной концентрацией биогенных веществ, и что именно здесь распространен другой узкоареальный охотоморский эндемик *T. basicrassa* [Н. Ключкова, Крупнова, 2004]. Наблюдаемое в настоящее время повышение температуры прибрежных вод Охотского моря повлекло за собой не только изменение ее распространения *P. ochotensis*, но и фенологического развития, в частности к более ранней закладке и созреванию зооспор.

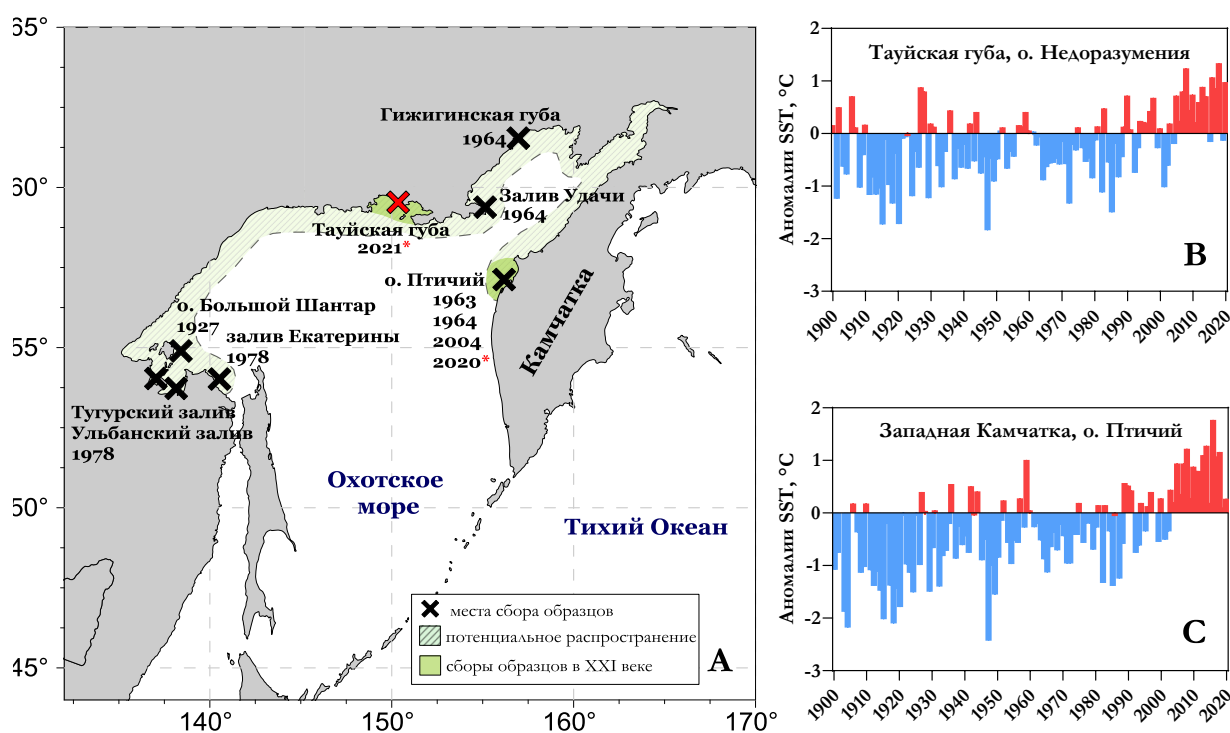


Рис. 2. Распространение *Phyllariella ochotensis* в Охотском море (А) и данные изменений усредненных показателей температуры поверхностного слоя воды (SST, °C) за июль – август у о. Недоразумения, Тауйская губа (В), и о. Птичий, западная Камчатка (С)

Fig. 2. Distribution of *Phyllariella ochotensis* in the Sea of Okhotsk (A) and sea surface temperature (SST, °C) anomalies in July-August registered near Nedrozumeniaj Island in the Taui Bay (B) and Ptichij Island on the western Kamchatka (C)

Ю.Е. Петров и В.Б. Возжинская [1966], несмотря на внешнее сходство *P. ochotensis* с североатлантическим видом *Phyllaria dermatodea* (= *Saccorhiza dermatodea*, порядок Tilopteridales), включили описанный ими вид в порядок Laminariales, семейство Laminariaceae, на основании особенностей анатомического строения. Важным признаком морфологической организации *P. ochotensis* является наличие на поверхности ее пластины криптостом. Этим она отличается от всех известных во флоре Мирового океана представителей семейства Laminariaceae и близка к представителям семейства Alariaceae (табл. 2).

По совокупности приведенных в таблице 2 таксономических признаков обсуждаемый вид имеет сходство с представителями обоих семейств. Неудивительно, что неопределенность его семейственной принадлежности выявляется при анализе работ, содержащих таксономические списки ламинариевых водорослей. В публикациях одних авторов *P. ochotensis* указывается в составе семейства Laminariaceae [Петров, Возжинская, 1966; Селиванова и др., 2007; Ключкова и др., 2009; Белый, 2013; Bolton, 2010]. В международной базе данных по водорос-

лям Algaebase.org [Guiry, Guiry, 2021] и работе Т. Silberfeld с соавторами [Silberfeld et al., 2014] она приводится без указания семейства (Laminariales familia incertae sedis).

Современное понимание объема семейства Arthrothamnaceae требует разъяснения (табл. 2). Первоначально это семейство было описано Ю.Е. Петровым [1974] на основе морфологических признаков. Он включил в него только один род *Arthrothamnus*, отличавшийся от всех других родов ламинариевых неповторимыми особенностями формирования разветвленных черешков и отходящих от них пластин. На основании современных молекулярно-филогенетических данных объем этого семейства был расширен. В него перевели представителей других родов [Jackson et al., 2017; Starko et al., 2019], принципиально отличающихся от *Arthrothamnus* типом морфогенеза. При этом типовой вид рода *A. kurilensis* в исследованиях цитированных выше авторов остался неизученным, а диагноз семейства – неизменным. Учитывая эти обстоятельства, при сравнении *P. ochotensis* с представителями семейства Arthrothamnaceae мы рассматривали его в объеме, описанном Ю.Е. Петровым [1974].

Таблица 2. Сравнение морфологических признаков представителей разных семейств порядка Laminariales

Table 2. Comparison of the morphological characters in the families from the order Laminariales

| Характеристика | <i>Phyllariella</i> | Aureophycaceae | Alariaceae | Agaraceae | Arthrothamnaceae*** | Laminariaceae | Lessoniaceae |
|--|---------------------|----------------|------------|-----------|---------------------|---------------|--------------|
| Единственная основная пластина* | + | + | -/+ | - | - | +/- | - |
| Сорусы развиваются на основной пластине | + | - | + | + | + | + | + |
| Наличие криптостом | + | - | +/- | - | - | - | - |
| Простой ствол** | + | + | +/- | + | - | + | - |
| Базальный диск | + | + | - | - | - | +/- | - |
| Распространение в дальневосточных морях России | + | - | + | + | + | + | - |

* Пластина без разрывов, дополнительных выростов, ребер, поверхность гладкая без перфораций. ** Ствол без разрывов, ветвлений, дополнительных ризоидов и спорофиллов. *** Объем семейства Arthrothamnaceae представлен согласно Ю.Е. Петрову [1974].

* Blade without split, branching, ribs, bullated surface or perforations. ** Stipe without split, branching, fimbriae or sporophylls. *** Volume of the family Arthrothamnaceae is considered according to Yu.E. Petrov [Petrov, 1974].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами исследования показывают, что изменение климата оказывает заметное воздействие на распределение водорослей и приводит к изменению их ареалов и ценотической роли. Это, в частности, наблюдается в Охотском море.

Широкое использование в систематике ламинариевых методов молекулярной филогении позволяет точнее определить объем родов и видов [Lane et al., 2006; Bringle et al., 2021], семейственную принадлежность, выделять новые таксоны надвидового уровня [Kawai et al., 2013, 2017; Starko et al., 2019]. Вопрос о таксономическом положении рода *Phyllariella*, в частности ее семейственная принадлежность, также должен быть решен на основе молекулярно-генетических исследований.

Учитывая то, что редкие и эндемичные виды ламинариевых водорослей российского Дальнего Востока остаются до сих пор слабоизученной группой макрофитов, имеющиеся данные о распространении и распределении *P. ochotensis* позволяют рекомендовать ее к включению в IUCN Red List с категорией «data deficient» (DD). И соответственно рекомендовать к включению в Красную книгу РФ и в списки региональных перечней – Хабаровского края, Магаданской области и Камчатского края.

БЛАГОДАРНОСТИ

В проведении экспедиционных исследований в 2020 г. неоценимую помощь в сборе материала оказали сотрудники АО «Хайрюзовский РКЗ» и лично директор завода С.С. Запороцкий, за что авторы настоящей статьи выражают им свою глубокую благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

- Белый М.Н. 2013. Водоросли-макрофиты северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата сельди. Магадан: Новая полиграфия. 194 с.
- Возжинская В.Б. 1966. Экология и распределение водорослей материкового побережья Охотского моря. *Экология и распределение морской донной фауны и флоры*. Т. 81. С. 153–176.
- Возжинская В.Б., Блинова Е.И. 1970. Материалы по распределению и составу водорослей Камчатки (Охотское море). *Труды института океанологии АН СССР*. Т. 88. С. 298–307.
- Гайл Г.И. 1936. Ламинариевые водоросли дальневосточных морей. *Вестник Дальневосточного филиала АН СССР*. № 19. С. 31–65.
- Закс И.Г. 1929. К познанию донных сообществ Шантарского моря. *Известия ТОНС*. Т. 3. Вып. 2. 112 с.
- Зинова А.Д. 1953. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. Л.-М.: Изд-во АН СССР. 224 с.
- Зинова Е.С. 1930. Водоросли Охотского моря с побережий большого Шантарского острова. *Труды Ленинградского общества естествоиспытателей*. Т. 60. Вып. 3. С. 81–125.
- Зинова Е.С. 1954. Водоросли Охотского моря. *Труды Ботанического института АН СССР*. Сер. II. Вып. 9. С. 259–307.
- Емельянова А.А. 2005. Флора водорослей-макрофитов северных районов Охотского моря, юга Камчатки и северных Курильских островов. *Автореферат диссертации ... канд. биол. наук*. Петропавловск-Камчатский. 25 с.
- Клочкова Н.Г., Крупнова Т.Н. 2004. Новые и интересные таксоны ламинариевых водорослей (Laminariales, Phaeophyta)

- дальневосточных морей России. *Альгология*. Т. 14. С. 52–61.
- Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. 2009. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Том 1. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 218 с.
- Клочкова Н.Г., Климова А.В., Клочкова Т.А. 2020. Ламинариевые водоросли западной Камчатки. *Вестник КамчатГТУ*. № 53. С. 37–53. (DOI: 10.17217/2079-0333-2020-53-37-53).
- Перестенко Л.П. 1996. Фитоценозы сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов. *Ботанический журнал*. Т. 81. № 7. С. 41–55.
- Петров Ю.Е. 1974. Обзорный ключ порядков Laminariales и Fucales морей СССР. *Новости систематики низших растений*. Т. 11. С. 153–169.
- Петров Ю.Е., Возжинская В.В. 1966. Новый род и вид ламинариевых водорослей из Охотского моря. *Новости систематики низших растений*. Т. 3. С. 100–102.
- Петров Ю.Е., Суховеева М.В. 1976. *Laminaria multiplicata* sp.nov. из Охотского моря. *Новости систематики низших растений*. Т. 13. С. 51–53.
- Потехина А.В. 1972. Распределение и видовой состав макрофитов sublиторали о. Большой Шантар (Охотское море). Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: ТИНРО. Вып. 7. С. 100–108.
- Селиванова О.Н., Жигадлова Г.Г., Хэнсен Г.И. 2007. Пересмотр систематики водорослей порядка Laminariales (Phaeophyta) из дальневосточных морей России. *Биология моря*. Т. 33. № 5. С. 329–340.
- Bolton J.J. 2010. The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae): a global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics. *Helgoland Marine Research*. Vol. 64. P. 263–279.
- Bringloe T., Zaparenkov D., Starko S., Grant W.S., Vieira C., Kawai H., Hanyuda T., Filbee-Dexter K., Klimova A., Klochkova T., Krause-Jensen D., Olesen B., Verbruggen H. 2021. Whole genome sequencing reveals forgotten lineages and recurrent hybridizations within the kelp genus *Alaria* (Phaeophyceae). *Journal of Phycology*. DOI: 10.1111/jpy.13212.
- Duffy J.E., Benedetti-Cecchi L., Trinanes J., Muller-Karger F.E., Ambo-Rappe R., Boström C., Buschmann A.H., Byrnes J., Coles R.G., Creed J. 2019. Toward a coordinated global observing system for seagrasses and marine macroalgae. *Frontiers in Marine Science*. Vol. 6. P. 317.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2021. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org>. Last accessed 18.08.2021.
- Jackson C., Salomaki E.D., Lane C.E., Saunders G.W. 2017. Kelp transcriptomes provide robust support for interfamilial relationships and revision of the little known Arthrothamnaceae (Laminariales). *Journal of Phycology*. Vol. 53. P. 1–6.
- Kawai H., Hanyuda T., Ridgway L.M., Holsner K. 2013. Ancestral reproductive structure in basal kelp *Aureophycus aleuticus*. *Scientific Reports*. Vol. 3. P. 1–7. URL: <https://doi.org/10.1038/srep02491>.
- Kawai H., Hanyuda T., Gao X., Terauchi M., Miyata M., Lindstrom S.C., Klochkova N.G., Kathy A.M. 2017. Taxonomic revision of the Agaraceae with a description of *Neoagarum* gen. nov. and reinstatement of *Thalassiophyllum*. *Journal of Phycology*. Vol. 53. № 2. P. 261–270.
- Klochkova T.A., Kim G.H., Lee K.M., Choi H.G., Belij M.N., Klochkova N.G.

2010. Brown algae (Phaeophyceae) from Russian Far Eastern seas: Re-evaluation of *Laminaria multiplicata* Petrov et Suchovejeva. *Algae*. Vol. 25. № 2. P. 77–87.
- Krause-Jensen D., Archambault P., Assis J., Bartsch I., Bischof K., Filbee-Dexter K., Dunton K., Maximova O., Ragnarsdottir S.B., Serj M.K., Simakova U., Spiridonov V., Wegeberg S., Winding M.H.S., Duarte C.M. 2020. Imprint of climate change on pan-Arctic marine vegetation. *Frontiers in Marine Science*. Vol. 7. P. 1–27.
- Krumhansl K.A., Okamoto D.K., Rassweiler A., Novak M., Bolton J.J., Cavanaugh K.C., Connell S.D., Johnson C.R., Konar B., Ling S.D., Micheli F., Norderhaug K.M., Perez-Matus A., Sousa-Pinto I., Reed D.C., Salomon A.K., Shears N.T., Wernberg T., Anderson R.J., Barrett N.S., Buschmann A.H., Carr M.H., Caselle J.E., Derrien-Courtel S., Edgar G.J., Edwards M., Estes J.A., Goodwin C., Kenner M.C., Kushner D.J., Moy F.E., Nunn J., Steneck R.S., Vasquez J.A., Watson J., Witman J.D., Byrnes J.E.K. 2016. Global patterns of kelp forest change over the past half-century. *PNAS*. Vol. 113. № 48. P. 13785–13790.
- Lane C.E., Mayes C., Druehl L.D., Saunders G.W. 2006. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization. *Journal of Phycology*. Vol. 42. P. 493–512.
- NOAA National Centers for Environmental information, Climate at a Glance: Global Time Series, published August 2021, retrieved on September 2, 2021. URL: <https://www.ncdc.noaa.gov/cag/>
- Silberfeld T., Rousseau F., de Rivers B. 2014. An updated classification of brown algae (Ochrophyta, Phaeophyceae). *Cryptogamie, Algologie*. Vol. 35. № 2. P. 117–156.
- Starko S., Gomez M.S., Darby H. et al. 2019. A comprehensive kelp phylogeny sheds light on the evolution of an ecosystem. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol. 136. P. 138–150.
- Teagle H., Hawkins S.J., Moore P.J., Smale D.A. 2017. The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, Ecological responses to environmental change in marine systems*. Vol. 492. P. 81–98.
- Wernberg T., Krumhansl K., Filbee-Dexter K., Pedersen M.F. 2019. Status and trends for the World's kelp forests. In: Sheppard C. (Ed.). *World Seas: An Environmental Evaluation (Second Edition)*. Academic Press. P. 57–78. URL: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805052-1.00003-6>.

REFERENCES

- Belij M.N. 2013. Seaweeds of the northern part of the Sea of Okhotsk and their role as a substrate for the herring spawning. Magadan: Novaja tipografia. 194 p.
- Vozzhinskaja V.B. 1966. Ecology and distribution of algae on the mainland coast of the Sea of Okhotsk. *Ekologiya i raspredeleniye morskoy donnoy fauny i flory (Ecology and distribution of marine benthic fauna and flora)*. Vol. 81. P. 153–176.
- Vozzhinskaja V.B., Blinova E.I. 1970. Materials on the distribution and composition of seaweed in Kamchatka (Sea of Okhotsk). *Trudy Instituta okeanologii AN SSSR (Proceedings of institute of oceanology AS USSR)*. Vol. 88. P. 298–307.
- Gail G.I. 1936. Laminarian algae of the Far Eastern seas. *Vestnik Dal'nevostochnogo Filiala Akademii nauk SSSR (Vestnik of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences)*. № 19. P. 31–65

- Zaks I.G. 1929. To the knowledge of benthic communities of the Shantar Sea. *Izvestiya Tikhookeanskoi nauchno-promyslovoi stantsii (Bulletin of the Pacific Research Station)*. Vol. 3. № 2. 112 p.
- Zinova A.D. 1953. Manual for identification of the brown algae of the northern seas of the USSR. Akad. Nauk SSSR. Moscow, Leningrad. 224 p.
- Sinova E.S. 1930. Algae of the Sea of Okhotsk from the shores of Bolshoy Shantar Island. *Trudy Leningradskogo obshchestva estestvoispytatelej (Transactions of the Leningrad Society of Naturalists)*. Vol. 60. № 3. P. 81–125.
- Sinova E.S. 1954. Algae of the Sea of Okhotsk. *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR (Proceedings of Botanical Institute AS USSR)*. Ser. II. Vol. 9. P. 259–307.
- Emelyanova A.A. 2005. Macrophyte algae in the northern regions of the Sea of Okhotsk, southern Kamchatka and the Northern Kuril Islands. *Abstract of the candidacy dissertation for biological sciences*. Petropavlovsk-Kamchatsky. 25 p.
- Klochkova N.G., Krupnova T.N. 2004. New species of Laminariales (Phaeophyta) from Far East Seas of Russia. *Algologiya (Algology)*. Vol. 14. P. 86–94.
- Klochkova N.G., Koroleva T.N., Kusidi A.E. 2009. Marine algae of Kamchatka and surrounding areas. Vol. 1. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO. 218 p.
- Klochkova N.G., Klimova A.V., Klochkova T.A. 2020. The kelp species of western Kamchatka. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tehnikeskogo universiteta (Bulletin of Kamchatka State Technical University)*. № 53. P. 37–53. (DOI: 10.17217/2079-0333-2020-53-37-53).
- Perestenko L.P. 1996. Sublittoral phytocoenoses of the south-western coasts of the Okhotsk Sea and the Shantar Islands. *Botanicheskii Zhurnal*. Vol. 81. № 7. P. 41–55.
- Petrov Ju.E. 1974. Synoptical Key to the Laminariales and Fucales of the Seas of the USSR. *Novosti Sistematiki Nizshih Rastenii (News on Systematics of Non-vascular Plants)*. Vol. 11. P. 153–169.
- Petrov Ju.E., Vozzhinskaja V.B. 1966. A new genus and species of kelps from the Sea of Okhotsk. *Novosti Sistematiki Nizshih Rastenii (News on Systematics of Non-vascular Plants)*. Vol. 3. P. 100–102.
- Petrov Ju.E., Sukhoveeva M.V. 1976. *Laminaria multiplicata* sp. nov. from the Sea of Okhotsk. *Novosti Sistematiki Nizshih Rastenii (News on Systematics of Non-vascular Plants)*. Vol. 13. P. 51–53.
- Potehina A.V. 1972. Distribution and species composition of macrophytes in the sublittoral of Shantar Island (Sea of Okhotsk). *Issledovaniya po biologii ryb i promyslovoj okeanografii (Research in fish biology and commercial oceanography)*. Vladivostok: TINRO. Vol. 7. P. 100–108.
- Selivanova O.N., Zhigadlova G.G., Hansen G.I. 2007. Revision of the systematics of algae in the order Laminariales (Phaeophyta) from the Far-Eastern seas of Russia on the basis of molecular-phylogenetic data. *Biologiya morya (Russian Journal of Marine Biology)*. Vol. 33. № 5. P. 278–289.
- Bolton J.J. 2010. The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae): a global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics. *Helgoland Marine Research*. Vol. 64. P. 263–279.
- Bringloe T., Zaparenkov D., Starko S., Grant W.S., Vieira C., Kawai H., Hanyuda T., Filbee-Dexter K., Klimova A., Klochkova T., Krause-Jensen D., Olesen B., Verbruggen H. 2021. Whole genome sequencing reveals forgotten lineages and recurrent hybridizations within the kelp genus *Alaria* (Phaeophyceae). *Journal of Phycology*. DOI: 10.1111/jpy.13212

- Duffy J.E., Benedetti-Cecchi L., Trinanes J., Muller-Karger F.E., Ambo-Rappe R., Boström C., Buschmann A.H., Byrnes J., Coles R.G., Creed J. 2019. Toward a coordinated global observing system for seagrasses and marine macroalgae. *Frontiers in Marine Science*. Vol. 6. P. 317.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2021. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available. URL: <http://www.algaebase.org>. Last accessed 18.08.2021.
- Jackson C., Salomaki E.D., Lane C.E., Saunders G.W. 2017. Kelp transcriptomes provide robust support for interfamilial relationships and revision of the little known Arthrothamnaceae (Laminariales). *Journal of Phycology*. Vol. 53. P. 1–6.
- Kawai H., Hanyuda T., Ridgway L.M., Holser K. 2013. Ancestral reproductive structure in basal kelp *Aureophycus aleuticus*. *Scientific Reports*. Vol. 3. P. 1–7. URL: <https://doi.org/10.1038/srep02491>.
- Kawai H., Hanyuda T., Gao X., Terauchi M., Miyata M., Lindstrom S.C., Klochkova N.G., Kathy A.M. 2017. Taxonomic revision of the Agaraceae with a description of *Neoagarum* gen. nov. and reinstatement of *Thalassiophyllum*. *Journal of Phycology*. Vol. 53. № 2. P. 261–270.
- Klochkova T.A., Kim G.H., Lee K.M., Choi H.G., Belij M.N., Klochkova N.G. 2010. Brown algae (Phaeophyceae) from Russian Far Eastern seas: Re-evaluation of *Laminaria multiplicata* Petrov et Suchovejeva. *Algae*. Vol. 25. № 2. P. 77–87.
- Krause-Jensen D., Archambault P., Assis J., Bartsch I., Bischof K., Filbee-Dexter K., Dunton K., Maximova O., Ragnarsdottir S.B., Serj M.K., Simakova U., Spiridonov V., Wegeberg S., Winding M.H.S., Duarte C.M. 2020. Imprint of climate change on pan-Arctic marine vegetation. *Frontiers in Marine Science*. Vol. 7. P. 1–27.
- Krumhansl K.A., Okamoto D.K., Rassweiler A., Novak M., Bolton J.J., Cavanaugh K.C., Connell S.D., Johnson C.R., Konar B., Ling S.D., Micheli F., Norderhaug K.M., Perez-Matus A., Sousa-Pinto I., Reed D.C., Salomon A.K., Shears N.T., Wernberg T., Anderson R.J., Barrett N.S., Buschmann A.H., Carr M.H., Caselle J.E., Derrien-Courtel S., Edgar G.J., Edwards M., Estes J.A., Goodwin C., Kenner M.C., Kushner D.J., Moy F.E., Nunn J., Ste-neck R.S., Vasquez J.A., Watson J., Witman J.D., Byrnes J.E.K. 2016. Global patterns of kelp forest change over the past half-century. *PNAS*. Vol. 113. № 48. P. 13785–13790.
- Lane C.E., Mayes C., Druehl L.D., Saunders G.W. 2006. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization. *Journal of Phycology*. Vol. 42. P. 493–512.
- NOAA National Centers for Environmental information, Climate at a Glance: Global Time Series, published August 2021, retrieved on September 2, 2021. URL: <https://www.ncdc.noaa.gov/cag/>
- Silberfeld T., Rousseau F., de Rivers B. 2014. An updated classification of brown algae (Ochrophyta, Phaeophyceae). *Cryptogamie, Algologie*. Vol. 35. № 2. P. 117–156.
- Starko S., Gomez M.S., Darby H. et al. 2019. A comprehensive kelp phylogeny sheds light on the evolution of an ecosystem. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Vol. 136. P. 138–150.
- Teagle H., Hawkins S.J., Moore P.J., Smale D.A. 2017. The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, Ecological re-*

- sponses to environmental change in marine systems*. Vol. 492. P. 81–98.
- Wernberg T., Krumhansl K., Filbee-Dexter K., Pedersen M.F. 2019. Status and trends for the World's kelp forests. In: Sheppard C. (Ed.). *World Seas: An Environmental Evaluation (Second Edition)*. Academic Press. P. 57–78. URL: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805052-1.00003-6>.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Климова Анна Валерьевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; кандидат биологических наук; заведующий сектором коллективного использования научного оборудования; annaklimovae@mail.ru. SPIN-код: 3188-5428; Author ID: 732623; Scopus ID: 56711736100.

Klimova Anna Valereevna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Candidate of Biological Sciences; Head of the Center for Collective Use of Scientific Equipment; annaklimovae@mail.ru. SPIN-code: 3188-5428; Author ID: 732623; Scopus ID: 56711736100.

Клочкова Татьяна Андреевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; доктор биологических наук, проректор по научной работе и международной деятельности, профессор кафедры «Экология и природопользование»; tatyana_algae@mail.ru. SPIN-код: 7534-7736; Author ID: 664379; Scopus ID: 12792241800.

Klochkova Tatyana Andreevna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Doctor of Biological Sciences; Vice-rector for Scientific Work and International Communications, Professor of Ecology and nature management Chair; tatyana_algae@mail.ru. SPIN-code: 7534-7736; Author ID: 664379; Scopus ID: 12792241800.

Клочкова Нина Григорьевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; доктор биологических наук; научный сотрудник; ninakl@mail.ru. SPIN-код: 4701-2618; Author ID: 344281; Scopus ID: 6602583957.

Klochkova Nina Grigorievna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Doctor of Biological Sciences; Scientific Researcher; ninakl@mail.ru. SPIN-code: 4701-2618; Author ID: 344281; Scopus ID: 6602583957.