



*Н.Г. Клочкова
В.А. Березовская*

**МАКРОФИТОБЕНТОС
АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ
И ЕГО АНТРОПОГЕННАЯ
ДЕСТРУКЦИЯ**

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ПО РЫБОЛОВСТВУ

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии (КамчатНИРО)

Н. Г. Ключкова, В. А. Березовская

МАКРОФИТОБЕНТОС АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ И ЕГО АНТРОПОГЕННАЯ ДЕСТРУКЦИЯ



Владивосток
Дальнаука
2001

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Макрофитобентос Авачинской губы и его антропогенная деструкция. Владивосток: Дальнаука, 2001. 208 с. + 1 п. л. цв. вкл. ISBN 5-8044-0221-8

В монографии приводится описание флоры Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) и ее антропогенной трансформации за период с 1970 по 1999 г. Дается общая характеристика водорослей-макрофитов и сведения по воздействию на них загрязняющих веществ. Приводится краткая характеристика гидрохимического режима водоема и оценка его загрязнения различными поллютантами. Сделано ретроспективное описание растительности губы с указанием особенностей распределения водорослей в литорали и sublиторали и ее изменения в последнее десятилетие. Проведен анализ произошедших флоро-ценоотических изменений. На основании долгопериодных исследований выделены основные этапы изменения флоры и дана их характеристика. Приводятся наиболее полные на настоящий момент сведения о закономерностях антропогенной трансформации макрофитобентоса, установленных для бореальной зоны северо-западной Пацифики.

Издание предназначено для гидробиологов, альгологов, морских экологов, гидрохимиков, преподавателей, аспирантов и студентов.

Ил. 5, табл. 18, библи. 239.

Ключевые слова: макрофитобентос, альгофлора, антропогенное загрязнение, Камчатка.

Klochkova N.G., Berezovskaya V.A. The Macrophytobenthos of the Avacha Bay and its Anthropogenic Destruction. Vladivostok: Dalnauka, 2001. 208 p. + 1 p. s. of colour inserts. ISBN 5-8044-0221-8

The Macrophytobenthos of the Avacha Bay and its Anthropogenic Destruction' provides description of the flora of the Avacha Bay (South-East Kamchatka) and discusses changes in its composition which have occurred under the influence of anthropogenic pollution during 1970-1999. The general characteristic of the marine macroalgae and data on the influence of the polluting substances on these algae are given. Also, brief characteristic of the hydrochemical regime of the bay and assessment of its pollution with different pollutants are provided. The retrospective description of the vegetation of littoral and sublittoral zones and its changes at the different sites of the bay's coast within the last 10 years are discussed. Based on the analysis of changes of macrophytobenthos, major peculiarities of the changes of florocenotic complex under the influence of pollution are detected.

These long-term investigations allowed us to distinguish basic stages of the anthropogenic destruction of flora and their characteristics. Such data are reported for the macrophytobenthos of the Russian northwestern Pacifica for the first time. To be recommended for marine phycologists, hydrobiologists, ecologists, teachers, students and specialists dealing with protection of the environment.

Ill. 5, tabl. 18, bibl. 239.

Key words: macrophytobenthos, algaeflora, anthropogenic pollution, Kamchatka.

Ответственный редактор д.б.н. В.С. Левин
Рецензент к.б.н. М.В. Суховеева

Утверждено к печати Ученым советом КамчатНИРО

ВВЕДЕНИЕ

Шельф юго-восточной Камчатки является важнейшим дальневосточным промысловым районом, поэтому сохранение его биопродуктивности — основополагающая задача. В связи со слабой освоенностью побережья полуострова, омывающие его воды по сравнению с прибрежными водами морей, расположенных в других районах России, еще остаются достаточно чистыми. В то же время на Камчатке уже существуют места, испытывающие сильное антропогенное воздействие. Наиболее загрязненными среди них являются Авачинская губа и прилегающие к ней участки Авачинского залива.

Авачинская губа (юго-восток Камчатки) — это одна из красивейших и удобнейших в мире гаваней. Здесь расположен областной центр — г. Петропавловск-Камчатский. На берегах рек Авача и Паратунка, впадающих в губу, размещается большая часть промышленного и сельскохозяйственного производства Камчатской области, поэтому они выносят в нее значительное количество загрязняющих веществ. Основная часть стоков поступает в губу без очистки. Это обуславливает ее хроническое загрязнение ее различными веществами: нефтепродуктами, фенолами, детергентами, солями тяжелых металлов и др.

Хозяйственная деятельность, связанная с воздействием на экосистему Авачинской губы, до сих пор осуществляется по различным взаимоисключающим направлениям. До последних десятилетий губа являлась богатейшим промысловым районом восточной Камчатки и относилась к рыбохозяйственным водоемам первой категории. В то же время на ее берегах расположены базы военно-морского, торгового, нефтеналивного и рыбного флотов, и она служит естественным приемником всех хозяйственно-бытовых и производственных стоков Петропавловско-Елизовско-Вилючинской агломерации.

Эта взаимоисключающая деятельность вызвала резкое ухудшение экологического состояния водоема и снижение его биопродуктивности. В настоящее время скорость деградации экосистемы Авачинской губы катастрофически нарастает. Загрязнение охватывает прилегающие к губе районы Авачинского залива и распространяется дальше, оказывая негативное влияние на биопродуктивность, химический состав и запасы морского биологического сырья всего залива.

До сих пор объективной оценки сложившейся в Авачинской губе экологической ситуации не существует, так как до последнего времени на акватории губы в достаточном объеме проводились только гидрохимические исследования. Однако наиболее полную и объективную картину происходящих здесь процессов можно получить только по совокупности данных гидрохимических и гидробиологических исследований, охватывающих как собственно водную среду, так и обитающие в ней живые организмы.

Среди гидробионтов мелководной зоны шельфа, наиболее подверженной загрязнению, особое место занимают водоросли. Они являются основным средообразующим компонентом донных сообществ. В их зарослях обитают многочисленные беспозвоночные и молодь рыб. Как автотрофы, макрофиты, наряду с микрофитами, создают первичную продукцию, чем обеспечивают биотический круговорот веществ и энергии, лежащий в основе механизма самоочищения и продуктивности водоема. Именно морские макрофиты — первоисточник и первооснова пищевых цепей у планктонных и бентосных организмов умеренных вод.

В последние десятилетия было установлено, что в умеренных широтах Мирового океана они продуцируют на шельфе больше органического вещества, чем фитопланктон.

Заросли водорослей-макрофитов, кроме того, служат барьером для взвешенных минеральных и органических веществ, поступающих в водоем при его загрязнении. Они осуществляют детоксикацию особо опасных загрязнителей, поскольку способны поглощать из воды и донных отложений значительное количество биогенных и растворенных органических веществ, солей тяжелых металлов и радионуклидов.

С.А. Патин (1979) указывает, что глобальное снижение первичной продукции на 10% (а это не кажется преувеличением в условиях современного загрязнения) должно повлечь за собой соответствующее уменьшение скорости продуцирования на других трофических уровнях вплоть до нектона, где это снижение по отношению к «контрольной» ситуации незагрязненного океана может достигать 20 млн т сырого вещества в год, включая массу промысловых рыб.

Известный исследователь Мирового океана Ж.-И. Кусто еще в 1971 г. утверждал, что за последние 20 лет интенсивность жизни во всех морях Мира вместе взятых уменьшилась на 30–50% (Cousteau, 1971). Он напрямую связывал это с загрязнением водоемов. К настоящему времени антропогенное загрязнение прибрежных вод усилилось. Ныне загрязнение окружающей среды является мощным фактором, изменяющим условия обитания организмов. Гидробионты в большей степени, чем наземные организмы зависят от негативных факторов среды. Это связано с более интенсивно протекающими у них процессами метаболизма, а также с большей интенсивностью распространения загрязняющих веществ в водной среде.

Исследования экосистемы Авачинской губы авторы начали в 70-х гг. Наиболее интенсивные комплексные работы были проведены нами в 90-е гг. На этот период пришлось альгологические исследования, охватывающие все побережье Авачинской губы. Осуществлялся регулярный сбор водорослей по всей ширине водорослевого пояса, от литорали до нижней границы фитали. В отдельные годы сбор проб водорослей сопровождался подводной видео- и фотосъемкой. Столь большой объем исследований оказался возможен во многом благодаря финансовой поддержке администрации Камчатской области, Камчатоблкомприроды и Камчатского отделения Дальневосточного морского фонда.

Настоящая работа обобщает полученные авторами результаты многолетних исследований ответных реакций макрофитобентоса на загрязнение, осуществляющихся на различных уровнях его структурной организации: клеточном, организменном, популяционном, ценотическом и флористическом. В ней приводится развернутая характеристика современного экологического состояния Авачинской губы. Дано описание изменения состава и структуры макрофитобентоса, произошедшего за последние 30 лет. Важнейшим результатом многолетних исследований явилось определение закономерностей антропогенной деструкции макрофитобентоса в морских водоемах умеренных вод. Установлены основные этапы изменения флоры, и дана их характеристика.

Монография адресована специалистам, аспирантам и студентам, занимающимся вопросами морской альгологии, гидробиологии, морской экологии, гидрохимии и охраны природы. Авторы надеются, что книга будет интересна не только узким специалистам, но и самому широкому кругу читателей.

ГЛАВА 1

ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ

1.1. КРАТКАЯ ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ

Авачинская губа — бухта Тихого океана у юго-восточного берега п-ова Камчатка. Она занимает центральное положение в Авачинском заливе, выделяясь среди других бухт большими размерами, своеобразной формой и рельефом (рис. 1). Длина губы (без пролива) по меридиану составляет 24 км, ширина по параллели 12 км. Общая площадь поверхности водного зеркала меняется в зависимости от фазы прилива—отлива от 230 до 208 км². Объем воды составляет в среднем около 3,8 км³. Средняя глубина 18 м, максимальная — 28 м. В целом же преобладают глубины 15—25 м; они занимают 70% всей площади. Изобаты 7—10 м подходят близко к берегу. Обширное мелководье развито лишь в приустьевых районах рек Авача и Паратунка, впадающих в губу с северо-запада. Пролив, соединяющий губу с Авачинским заливом, называется горлом губы. Его длина около 8 км, а средняя ширина около 3 км. Глубина в горле меньше, чем в самой губе — от 10 до 16 м.

Берега губы приглубленные, изрезанные и образуют ряд бухт, многие из которых (Раковая, Петропавловская и др.) представляют собой удобные гавани, хорошо защищенные от ветров отрогами горных хребтов. Дно относительно ровное. Вся его центральная часть покрыта илом, ближе к берегу — песком, гравием и галькой. Суммарный годовой сток пресных вод в губу составляет около 6 км³; максимальный сток наблюдается в июне, а минимальный — в марте.

Характер течений в Авачинской губе определяется влиянием приливов и отливов, вследствие этого суммарные течения периодически меняют свою направленность и скорость. Другие факторы (ветер, сгонно-нагонные явления) в формировании течений играют второстепенную роль. Приливы в губе, как и по всему восточному побережью Камчатки, носят неправильный полусуточный характер с продолжительным стоянием полных вод при небольшом их колебании по высоте (Богданов, 1962а, б). При минимальном склонении луны наблюдаются две полные и две малые воды в сутки, причем весной и осенью высота двух смежных полных и малых вод практически одинакова, т. е. имеет место правильный полусуточный ход приливов. Зимой и летом наблюдается большое суточное неравенство высот соседних полных вод, причем амплитуда прилива при этом мала — не превышает 80—85 см.

По мере увеличения склонения луны быстро растут суточные неравенства в высотах смежных вод, приливы становятся суточными с одной полной и одной малой водой. Продолжительность стояния малой воды небольшая, а полных вод с незначительными колебаниями по высоте — до 14 ч. Амплитуда прилива при этом

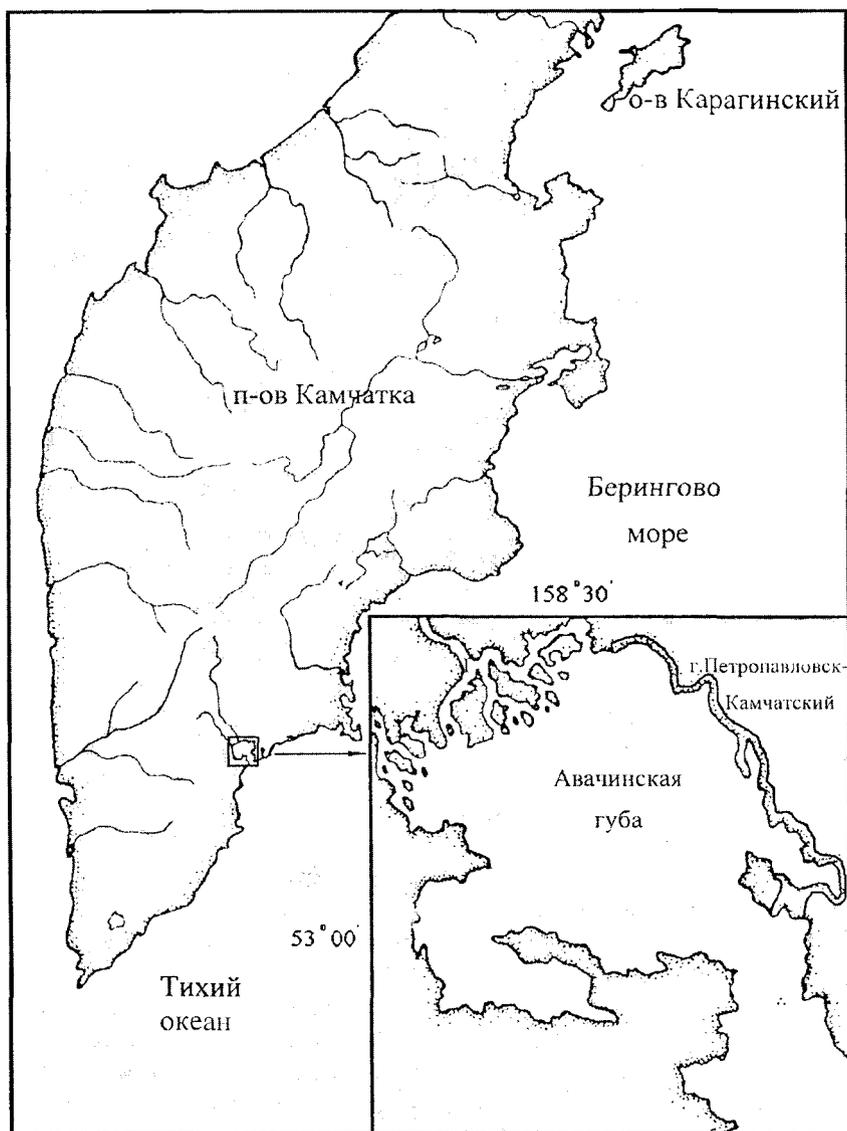


Рис. 1. Карта-схема расположения Авачинской губы

наибольшая и достигает 160–180 см. Уменьшение амплитуды прилива при изменении склонения луны происходит в основном за счет высоты малых вод.

Высота приливов бывает максимальной в апреле–июне. Разница между сизигийными и квадратурными высотами резко выражена. Почти во все периоды сизигийных циклов максимальные отливы приходятся на утренние и дневные часы и не доходят до нуля глубины не больше чем на 20–30 см. К осени разница между высотами полусуточных приливов, как и между высотами полных сизигийных и квадратурных отливов, почти нивелируется. При этом периоды больших сизигийных отливов перемещаются на ночные часы. Следовательно, в теплое время года литоральная биота испытывает сильное иссушающее воздействие и значительную инсоляцию.

На изменения высоты приливов в Авачинской губе оказывает влияние изменение атмосферного давления. В результате громадных суточных амплитуд давления (до 50 ГПа) во время глубоких циклонов колебания средних суточных уровней воды в Авачинской губе могут достигать 50 см. Непериодические колебания уровня наблюдаются также под воздействием сейсмических причин местного характера. Средне-многолетний годовой ход колебаний уровня в губе равен 147 см. С апреля по октябрь диапазон колебаний составляет 141–144 см. Максимальные колебания (157–158 см) наблюдаются в декабре–январе.

Скорость течений на поверхности губы достигает 35 см/с во время полной воды и падает до 10 см/с на малой воде. Придонные течения значительно слабее по скоростям, чем поверхностные (10–12 см/с), и, как правило, противоположны им по направлениям (Бажанов, 1943). Схема поверхностных течений в Авачинской губе представляется в следующем виде:

- вода рек Авача и Паратунка стекает в залив вдоль юго-западного и частично вдоль северо-восточного берегов губы;
- в северной части губы встречающиеся потоки образуют завихрение водных масс по часовой стрелке;
- при приливном течении линии направлены в губу, при отливном – из губы;
- максимальная скорость течения наблюдается в горле губы.

Исходя из вышеизложенного следует, что в Авачинской губе приливное течение равномерно растекается по всей поверхностной водной толщине, образуя небольшой круговорот в бух. Богатыревка. Отливные воды равномерно стекают к горлу. Там скорость потока увеличивается, и через узкое горло он выходит в Авачинский залив. Смена приливного течения на отливное не влечет за собой сильного смешения прибрежных вод как у юго-восточного (городского), так и у северо-западного побережий. Речной сток в большей степени поджимается к северо-западному берегу. У северо-восточного берега, в районе от бух. Моховая до м. Сигнальный, он образует круговорот, обратный по направлению тому, который появляется здесь во время смены приливного течения на отливное.

Из рек, впадающих в губу, наиболее крупной является Авача. На ее долю приходится около 80% суммарного годового стока пресных вод, поступающих в губу. Река берет начало в отрогах Ганальского и Валагинского хребтов, имеет длину 122 км и водосборную площадь около 4800 км². До впадения в губу она протекает по обширной заболоченной равнине, левобережная часть которой ограничена подножием вулкана Авачинская сопка, а правобережная – невысоким водоразделом с бассейнами рек Тихой и Паратунка. Русло реки слабоизвилистое, на отдельных участках разветвленное. Преобладающая ширина русла 100–130 м, глубина 2–5 м, скорость течения около 1,5 м/с. На приустьевом участке наблюдаются приливно-отливные течения. Глубина реки в малую воду падает до 0,6–0,8 м. Во время приливов берега на приустьевом участке почти полностью затопляются (Ресурсы..., 1973).

Реки Авача и Паратунка при впадении в Авачинскую губу образуют общую дельту, и только в нескольких километрах от берега их устьевая низменность разделяется на две долины, простирающиеся дальше в горы, одна на северо-запад (р. Авача), другая на юго-восток (р. Паратунка). Дно обеих рек аллювиальное, покрытое на некоторых участках травой. В устье глубина р. Авача составляет 2–3 м, а р. Паратунка – до 1,5 м. Их ширина в месте впадения в губу равна соответственно 150–200 и 50–75 м. Вынос рек составляет более 5,0 км³ воды в год.

Годовой ход температуры воды в Авачинской губе имеет положительные значения с апреля по ноябрь и отрицательные с декабря по март. Максимальные значения температуры на поверхности наблюдаются в июле—августе и колеблются от $11,5^{\circ}\text{C}$ в горле губы до $13,5^{\circ}\text{C}$ в центральной части. С сентября начинается охлаждение поверхностного слоя. В октябре оно охватывает всю толщу, исключая придонный слой в центре губы. Минимальные значения температуры воды наблюдаются на поверхности в феврале и достигают $-1...-1,9^{\circ}\text{C}$.

Для кутовой части Авачинской губы характерно раннее образование льда, в отдельные годы в этом районе он появляется в ноябре. В западном районе припайный лед появляется в декабре и держится до конца марта. В центральном и восточном районах сплошной ледовый покров, как правило, не образуется, так как лед постоянно выносится в океан.

Соленость в губе не однородна. Наиболее распресненные воды располагаются в северо-западной части, в месте впадения указанных выше рек. Выносимая ими вода стекает в океан в основном вдоль западного берега. Поэтому соленость поверхностного слоя воды в этом районе, вплоть до м. Углового, значительно ниже, чем у восточного. Иногда распресненные воды могут перемещаться к центру губы. Годовой ход изменения солености зависит от многих факторов: количества осадков, особенностей снеготаяния и т. д.

Для понимания характера распределения макрофитобентоса важно отметить, что из-за особенностей движения приливно-отливных вод соленость у северо-восточного кутового участка побережья вопреки ожидаемой остается достаточно высокой, сопоставимой с нормативной морской. Это объясняется поступлением сюда океанических вод из придонных слоев.

1.2. ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОЕМА

Из множества параметров гидрохимического режима в настоящей работе рассмотрены только наиболее важные — содержание в воде растворенных газов и биогенных элементов.

Растворенные газы. Среди растворенных в воде газов первостепенное значение имеют кислород и двуокись углерода. Они принимают непосредственное участие в процессах фотосинтеза и дыхания всех автотрофных организмов. Поэтому их содержание, с одной стороны, определяет продуктивность водоемов и, с другой — интенсивность процессов деструкции органических веществ.

Кислород. Его содержание является важнейшим показателем состояния среды. Оно зависит от температуры, солености, соотношения процессов фотосинтеза и окисления и ряда гидродинамических факторов. При высокой интенсивности фотосинтеза вода может быть значительно пересыщена кислородом — до 20 мг/дм^3 и более (Зенин, Белоусова, 1988). Содержание растворенного кислорода является одним из основных факторов, лимитирующих жизнь в воде. Минимальная концентрация кислорода, необходимая для нормального развития рыб, составляет около 5 мг/дм^3 , понижение ее до 2 мг/дм^3 ведет к их массовой гибели.

Загрязнение вод Авачинской губы вызывает значительные изменения кислородного режима. Интенсивный расход кислорода на окисление загрязняющих веществ определяет постепенное нарастание его дефицита. Содержание растворенного кислорода в губе значительно понизилось к 1987 г. Так, если за предыдущие 10 лет насыщение им вод снизилось постепенно на 10%, то за период 1987–1988 гг. оно резко упало еще на 10%. С 1991 г. наблюдается замедление темпов снижения концентрации кислорода.

Содержание растворенного кислорода в воде Авачинской губы весьма сильно колеблется из года в год как на поверхности (от 3,85 до 13,07 мл/л), так и на глубинных горизонтах (от 1,27 до 11,62 мл/л). Отчетливой корреляции между его содержанием на поверхности и в придонных слоях не наблюдается. Насыщение вод кислородом заметно изменяется в зависимости от глубины и времени года, причем для всей акватории характерно уменьшение его концентрации от поверхности ко дну в течение всех сезонов.

В целом можно сказать, что кислородный режим губы характеризуется почти постоянным пересыщением поверхностного слоя воды кислородом (до 140–150% насыщения) вследствие интенсивно протекающих процессов фотосинтеза. В придонных слоях воды, напротив, отмечается его дефицит (до 15% насыщения). Здесь он расходуется на окисление органических веществ донных отложений. Минимальные концентрации кислорода наблюдаются в центральной, самой глубоководной, части губы, где в силу ее чашеобразного строения, существует устойчивая застойная зона, а также в западной и северо-западной частях.

Нарастание дефицита кислорода, резко обозначившееся с 1987 г., вызвало постепенное понижение средних значений его концентрации и расширение зоны с его дефицитом в придонных слоях. В настоящее время эта зона интенсивно продвигается к восточному побережью. В отдельные годы она приближалась к изобате 10 м. Дальнейшее ее расширение не происходит из-за регулярного поступления в мелководную зону хорошо аэрированных приливных океанических вод.

Сезонные изменения содержания кислорода определяются соотношением между процессами фотосинтеза, окисления, температурным режимом и динамикой перемешивания водных масс. В поверхностном слое воды оно относительно равномерно снижается с ранней весны до поздней осени, в течение зимы остается постоянным (на уровне 95% насыщения), в апреле, как только поверхность губы очищается от льда и начинается бурное развитие фитопланктона, резко возрастает (до 130–140% насыщения). В придонных слоях воды отчетливый минимум содержания кислорода наблюдается в летние месяцы, к зиме его вертикальное распределение выравнивается, повышаясь у дна до 80–85% насыщения.

Двуокись углерода (CO_2). Растворенная в воде двуокись углерода играет определяющую роль при развитии фитопланктона и является одним из основных параметров при установлении карбонатного равновесия между морской водой и атмосферой. Содержание двуокиси углерода в воде Авачинской губы колеблется в широких пределах в зависимости от времени наблюдений, района и глубины. Если в открытом океане отмечается относительная однородность в распределении двуокиси углерода в верхнем 50-метровом слое воды, то в Авачинской губе и прибрежных водах за ее воротами подобной однородности не существует.

Диапазон колебаний концентрации двуокиси углерода во всей толще воды Авачинской губы составляет $1,5-77,6 \times 10^{-6}$ моль/л при соответствующих изменениях pCO_2 , равных $0,32-12,32 \times 10^{-4}$ атм. В поверхностном слое воды изменение ее кон-

центраций несколько меньше — от $1,5$ до $25,3 \times 10^{-6}$ моль/л при изменениях $p\text{CO}_2$ от $0,32$ до $3,70 \times 10^{-4}$ атм. (Березовская, 1985, 1988, 1999). Следует отметить, что с мая по октябрь включительно значение $p\text{CO}_2$ в поверхностном слое воды почти всегда ниже парциального давления двуокиси углерода в атмосфере, где эти значения колеблются в пределах $2,88$ — $3,96 \times 10^{-4}$ атм. (Бруевич, Люцарев, 1964). Поэтому поверхностный слой воды в этот период не насыщен двуокисью углерода и может поглощать ее из атмосферы. Это указывает на то, что в поверхностном слое воды Авачинской губы интенсивно протекают процессы, при которых расходуется двуокись углерода.

Сравнительный анализ содержания растворенных газов говорит об обратной связи между содержанием кислорода и двуокиси углерода на всех горизонтах Авачинской губы и в прибрежных водах Авачинского залива. Это свидетельствует о том, что в данном районе процессы фотосинтеза оказывают большое влияние на формирование гидрохимического режима.

Биогенные элементы. К биогенным веществам в природных водах относят соединения азота (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-), фосфора (PO_4^{3-}) и кремния (SiO_3^{2-}). Важнейшими среди них являются нитратный азот (NO_3^-) и минеральный фосфор (PO_4^{3-}). Эти соединения имеют особое значение для жизнедеятельности растительных и животных организмов. Содержание биогенов в водоемах определяется процессами их поступления и потребления. В Авачинской губе их концентрация зависит от этих же факторов: поступления с речным водным стоком и процессов окисления, с одной стороны, и потребления при фотосинтезе, с другой.

Нитратный азот. Содержание нитратного азота в воде губы колеблется в очень широких пределах: от 0 до $18,50$ мкг-атом/л. Максимальные его концентрации наблюдаются в основном в поверхностном слое воды. На 10 -метровой глубине его содержание падает, а у самого дна вновь увеличивается. Это не соответствует вертикальному распределению азота в океане, где его максимум находится на глубине, а минимум — в поверхностном слое.

Наибольшее содержание нитратного азота в поверхностном слое воды Авачинской губы наблюдается в приустьевых районах и северо-западной части акватории, наиболее подверженных влиянию речного стока. В этих районах губы даже в мае—июне, когда происходит бурное развитие водорослей и процессы фотосинтеза протекают очень интенсивно, концентрация нитратного азота остается сравнительно высокой и составляет 4 — 6 мкг-атом/л. Это говорит о том, что вынос азота реками достаточно велик и не только компенсирует его потребление фитопланктоном, но и обеспечивает высокую остаточную концентрацию по всей акватории губы (Зенин и др., 1985). К центру губы концентрация нитратного азота снижается и за ее пределами, в Авачинском заливе, достигает минимума. Из этого факта явствует, что главную роль в распределении нитратного азота по акватории губы играет речной сток.

Согласно расчетам с мая по август реками в Авачинскую губу выносятся около 626 т азота, а в течение года около 1120 т (Березовская, 1988; Березовская, Ляндзберг, 1998). Речные воды вследствие меньшей плотности растекаются по поверхности более соленых вод нижних горизонтов, что обеспечивает обогащение азотом преимущественно верхнего слоя воды по всей ее площади (особенно в приустьевых районах). Поэтому, несмотря на значительное его потребление фитопланктоном, концентрация азота в поверхностном слое остается достаточно высокой (более $1,6$ мкг-атом/л).

Сезонные изменения концентрации нитратного азота в поверхностном слое воды для всей акватории Авачинской губы идентичны. Они определяются соотношением основных приходно-расходных факторов: речным стоком и процессами фотосинтеза. Максимальные концентрации наблюдаются ранней весной и поздней осенью, в периоды, когда развитие фитопланктона идет еще недостаточно интенсивно. В июне—начале июля с увеличением биомассы фитопланктона концентрация нитратного азота понижается и в сентябре—начале октября достигает минимальных значений.

В придонных слоях воды преобладают окислительные процессы, и поэтому здесь, наоборот, в летние месяцы в связи с их усилением концентрация нитратного азота увеличивается. Осенью, как уже указывалось, концентрация нитратов в губе достигает максимальных значений. При этом их вертикальное распределение становится более однородным вследствие конвективного перемешивания, хотя на приустьевых участках даже в декабре поверхностный слой воды более обогащен нитратами, чем глубинные слои.

Вертикальное распределение нитратного азота в воде Авачинской губы характеризуется, как уже упоминалось, максимальной концентрацией в поверхностном слое, заметным ее снижением — на 10-метровой глубине и повышением — в придонных слоях. Особенно это проявляется в весенние месяцы.

Фосфор. Наряду с азотом развитие органической жизни в морской воде лимитирует минеральный фосфор. Концентрация фосфора, как и азота, определяется соотношением между его поступлением в водоем и потреблением. Его содержание повышается при снижении фотосинтеза или при поступлении в водоем большого количества таких органических веществ, при разложении которых он образуется. При этом необходимо отметить, что регенерация фосфора протекает значительно быстрее, чем азота, так как азот более прочно связан в молекуле белка, в то время как фосфор в виде остатков фосфорной кислоты и ее эфиров легко отщепляется от органических соединений при распаде. В зоне фотосинтеза концентрация фосфора обычно мала и составляет сотые и тысячные доли миллиграмма в 1 л.

Суммарный вынос минерального фосфора в губу реками Авача и Паратунка составляет около 240 т в год (Березовская, 1988; Березовская, Ляндзберг, 1998). Это обеспечивает достаточно высокую его концентрацию, не снижающуюся до нуля даже в периоды наиболее интенсивного фотосинтеза. В зависимости от времени года и района содержание фосфора колеблется в широких пределах: в поверхностном слое — от 0,1 до 4,6 мкг-атом/л, на глубине — от 0,2 до 5,2 мкг-атом/л. В наиболее загрязненных районах оно достигает 11,2 мкг-атом/л.

Распределение минерального фосфора в воде Авачинской губы довольно точно повторяет картину распределения нитратного азота. Это объясняется тем, что его содержание определяется в основном теми же факторами. Максимальные концентрации фосфора наблюдаются в приустьевых районах, к центру губы они снижаются и достигают минимума за ее воротами, в Авачинском заливе. Это, безусловно, свидетельствует о том, что для фосфора, как и для азота, главную роль в распределении по акватории губы играет речной сток (Левченко и др., 1982; Зенин и др., 1985; Березовская, 1988, 1999; Березовская, Ключкова, 1998).

Сезонная динамика содержания фосфора в поверхностном слое воды определяется процессами фотосинтеза и изменением речного стока рек Авача и Паратунка. В мае—июне, в период весенне-летнего половодья, в губу выносятся такое количество фосфора, что развивающийся фитопланктон не успевает его ассимилировать. Поэтому его концентрация увеличивается по всей акватории губы и даже в прибрежных водах Авачинского залива.

В летнюю межень речной сток резко уменьшается, а содержание фитопланктона, наоборот, достигает максимума. Вследствие этого концентрации фосфора падают, минимальные значения наблюдаются в сентябре. В октябре фотосинтез ослабевает, соответственно, заметно увеличивается концентрация минерального фосфора по всей акватории губы, особенно на приустьевых участках: в ноябре на приустьевом участке у р. Авача — 3,91 мкг-атом/л, у м. Казак — 3,29 мкг-атом/л, в центре губы — 2,81 мкг-атом/л, в воротах губы — 2,13 мкг-атом/л, в Авачинском заливе — 1,81 мкг-атом/л. Это говорит о том, что влияние речного стока на распределение минерального фосфора по акватории губы не ограничивается половодьем и проявляется круглогодично.

Распределение минерального фосфора по вертикали в большинстве районов Авачинской губы неоднозначно и зависит от соотношения процессов, оказывающих противоположное влияние на его содержание. Только в центре губы с увеличением глубины содержание фосфора практически постоянно повышается и достигает максимальных значений в придонном слое. Это позволяет сделать вывод о том, что процессы окисления органических веществ в этом районе Авачинской губы значительно преобладают над процессами фотосинтеза. Свидетельство тому также низкие значения рН и уменьшение содержания кислорода. Наибольшему загрязнению хозяйственно-бытовыми сточными водами подвержено восточное побережье Авачинской губы. В этой части побережья, как и в придонных слоях центральной части губы, наблюдается высокое содержание биогенных элементов и пониженное — кислорода.

В 1994 и 1996 гг. у восточного побережья определялось содержание биогенных веществ и кислорода на расстоянии 30–50 м от берега в девяти районах, расположенных от бух. Моховой до горла включительно. Работы проводились совместно с сотрудниками Специализированной инспекции государственного экологического контроля и анализа качества природных вод. Было установлено, что содержание минерального фосфора и нитратного азота вдоль всего городского побережья более высокое, чем у противоположного берега и в открытой части Авачинского залива. Концентрация фосфора изменялась от 2,6 мкг-атом/л в районе судоремонтного завода до 11,1 мкг-атом/л у м. Северного (п-ов Завойко), азота — от 6,8 до 9,5 мкг-атом/л.

Было также обнаружено, что в мелководной зоне восточного побережья Авачинской губы практически повсеместно повышено содержание аммонийного азота. Это говорит о чрезвычайно высоком поступлении в мелководную прибрежную зону органических веществ, при распаде которых образуются ионы аммония. В естественных незагрязненных водах концентрация NH_4^+ обычно сотые и тысячные доли мгN/л. Однако на участке, расположенном между судоремонтным заводом и п-овом Завойко, данная величина составляла 90–109 мкг-атом/л. Это объясняет причины низкого содержания в рассматриваемом районе растворенного кислорода (5,5–6,2 мл/л), поскольку он в больших количествах затрачивается на нитрификацию иона аммония и окисление загрязняющих органических веществ.

Содержание NO_2^- в чистых водах обычно очень незначительно из-за нестойкости этих ионов. Оно может несколько повышаться к осени, когда усиливается распад органических веществ. В губе повышенное содержание нитритного азота наблюдается в районе побережья — от м. Сероглазка до сопки Никольская включительно (0,25–0,75 мкг-атом/л). Так как нитритные ионы являются промежуточными нестойкими продуктами процесса нитрификации, повышенная концентрация указывает на усиленное разложение органических веществ и задержку окисления нитритного иона в нитратный. Полученные нами данные еще раз указывают на очень сильное загрязнение прибрежных вод вдоль городского побережья.

1.3. АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ

1.3.1. СИСТЕМА ОЦЕНКИ УРОВНЕЙ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Для оценки загрязнения водоемов используют качественные и количественные параметры. В настоящее время единственным, достаточно хорошо разработанным способом оценки состояния и уровня загрязнения водоема является определение предельно допустимых концентраций веществ (ПДК). Предельно допустимая концентрация – это максимально допустимая концентрация загрязняющего вещества в единице объема или массы, которое при ежедневном воздействии в течение длительного времени не вызывает каких-либо болезнетворных изменений организма и неблагоприятных наследственных изменений у потомства. ПДК загрязняющих веществ устанавливается с учетом нескольких признаков вредности, один из которых является лимитирующим. Для каждого вещества лимитирующий признак индивидуален. Для каждого загрязняющего вещества ПДК устанавливаются отдельно (Зенин, Белоусова, 1988).

Природная вода используется для самых разнообразных нужд, и поэтому понятие «использование воды» имеет очень широкое значение. Вода используется и как среда обитания гидробионтов, как технический и питьевой ресурс и т. д. На основании этого выделяют различные виды водопользования: санитарно-гигиеническое, рыбохозяйственное, токсикологическое и т. д. В зависимости от вида водопользования величины ПДК для одного и того же поллютанта будут различаться. Наиболее высокие требования предъявляются к санитарно-гигиеническим и рыбохозяйственным ПДК.

Для определения уровня загрязнения рыбохозяйственных водоемов по отдельным ингредиентам существующая система оценки использует традиционные ПДК и такое весьма аморфное понятие, как «качество воды», опирающееся в токсикологическом отношении на те же критерии ПДК. Предельно допустимые концентрации (мг/л) некоторых загрязняющих веществ и показателей состояния для рыбохозяйственных водоемов следующие: растворенный кислород – 4,0; нефтепродукты растворенные и эмульгированные – 0,05; фенол – 0,001; детергенты (СПАВ) – 0,1; соединения тяжелых металлов: медь, цинк – 5, ртуть, свинец – 2–10.

В приведенной ниже характеристике загрязнения Авачинской губы нефтепродуктами, фенолами, СПАВ и др. использованы приведенные значения ПДК. Вместе с тем оценка экологического состояния водоема с использованием ПДК не отражает общего состояния водной экосистемы и несовершенна с различных точек зрения (Владимиров и др., 1991). Это связано с тем, что ПДК были установлены экспериментальным путем для пресноводных систем и эврибионтных рыб, обладающих широким спектром адаптационных возможностей, а потому слабо приложимы к водоемам, имеющим иные соленость, температурный режим и т. д., поскольку скорость разложения и минерализация органических веществ в них будут другими. Кроме того, организмы, живущие в иной среде, могут иметь другую чувствительность к загрязняющим веществам, чем виды, использовавшиеся для определения ПДК. Поэтому ПДК не должны быть едины для всей страны. Их нужно устанавливать для каждого региона и каждого типа водоема. Кроме этого, при определении величин ПДК должны учи-

тываться реакции основных представителей гидробионтов в различные фазы их развития в соответствии с экологическими законами Либиха и Шелфорда.

Ряд исследователей считают, что нормирование воздействия загрязняющих веществ на водные экосистемы должно проводиться по-разному, в зависимости от механизма их действия (Авилова, Авилов, 1997). По биохимическим признакам или степени участия в биохимических процессах выделяется три типа веществ.

К первому типу относятся такие, которые включаются в обмен веществ организма и участвуют в естественных циклах круговорота веществ в природе (нитраты, фосфаты и др.). Загрязняющее действие таких веществ проявляется только при поступлении в водоем в достаточно больших количествах. Эти вещества должны нормироваться по предельно допустимым концентрациям (ПДК). Такое нормирование ограничит их поступление в водоем до количеств, которые будут полностью утилизироваться. В этом случае даже длительная нагрузка не вызовет значительных изменений в экосистеме водоема.

Ко второму типу относятся чуждые для живых организмов соединения (хлорорганические, фосфорорганические и др.). Включаясь в обмен веществ, они влияют на процессы метаболизма. Обладая кумулятивными свойствами, такие вещества оказывают на организмы токсическое воздействие. В зависимости от скорости выведения из организма они делятся на слаботоксичные (высокая скорость выведения), токсичные (средняя) и высокотоксичные (низкая скорость выведения). Эти вещества должны нормироваться по двум показателям: ПДК и ПДСН (предельно допустимая суммарная нагрузка) на водную систему за определенное время. При этом выбор критерия оценки зависит от степени токсичности веществ. Для высокотоксичных основным показателем должна являться ПДСН.

К третьему типу загрязнителей относятся чуждые для организмов инертные вещества (синтетические пленки, пластмассы и т. д.). Они не растворяются в воде и не оказывают влияния на обмен веществ. Эти вещества тоже представляют опасность, так как в природных условиях не распадаются и могут накапливаться в больших количествах. Поэтому их нормирование должно идти только по количественным показателям. Цель его – предупреждение захламливания водоема, которое может привести к подавлению развития бентоса и т. д.

В.Л. Лебедев (1986) для получения наиболее полной информации об уровне загрязнения предлагает использовать обобщающие показатели качества воды. Л.П. Брагинский с соавторами (1989) предлагают использовать не ПДК, а КДА и КБА – коэффициенты донной и бентической аккумуляции, а для более объективной оценки – весь комплекс определяемых параметров, объединяемых в систему оценки уровней загрязнения водных экосистем.

Как указывают Ю.А. Израэль и А.В. Цыбань (1983), каждая экосистема характеризуется определенной способностью адаптации к загрязнению. В конкретных условиях она имеет определенный экологический резерв или «экологическую емкость». Поэтому контроль за состоянием экосистемы, особенно в районах сильного антропогенного загрязнения, должен базироваться на критериях, учитывающих взаимосвязанность всех процессов. В связи с этим нормирование антропогенных нагрузок нужно осуществлять не по меркам существующих ПДК, а с учетом допустимых экологических нагрузок для всей экосистемы (Виноградова и др., 1992).

В.И. Лукьяненко (1989) предложил другую концепцию экологических ПДК – предельно допустимых колебаний экологических факторов водной среды абиотической и биотической природы. Эту же идею высказывал М.М. Камшилов (1983).

Экологические ПДК должны характеризовать условия экологической нормы или оптимума и ограничивать диапазон изменений каждого из основных физико-химических параметров водной среды. Экологические ПДК должны дополняться токсикологическими ПДК и служить основой регламентации антропогенных нагрузок на водоем.

Поскольку для большинства водоемов характерно комплексное загрязнение, интегральная токсичность среды может существенно отличаться от показателей, устанавливаемых по формальным критериям, соответствующим уровням ПДК. Не так давно для совершенствования системы качества вод была предложена классификация водных систем по уровням комплексной токсической загрязненности (УТЗ). Она была разработана на основе использования рыбохозяйственных ПДК, опирающихся на результаты токсикологических исследований гидробионтов (Брагинский, 1985) (табл. 1.1).

Таблица 1.1

Основные показатели системы УТЗ водных систем (по: Брагинский, 1985)

Ингредиент токсичности	Субстрат	Единицы измерения	Олиготоксичность	Мезотоксичность		Политоксичность	Гипертоксичность
				α	β		
Нефть и нефтепродукты	Вода Донные отложения Нефтяные пленки	ПДК мг/кг	0-следы	<ПДК	1-2 ПДК	>2 ПДК	>10 ПДК
			<1 Отсутствуют	<10 Единичные	<100 Много	>100 Сплошные	>1000 Сплошные, ирридирующие
СПАВ	Вода	ПДК	<ПДК	=ПДК	>ПДК	>2 ПДК	>10 ПДК
Фенолы	Вода	ПДК	<ПДК	>ПДК	>ПДК	>2 ПДК	>10 ПДК
Ртуть	Вода	ПДК	<ПДК	≥ПДК	>ПДК	>2 ПДК	>10 ПДК
Медь	Вода	ПДК	<ПДК	≥ПДК	>ПДК	>2 ПДК	>10 ПДК
Тяжелые металлы (сумма)	Вода	ПДК	<1	≥1	>1	>2	>5-10

В зависимости от химической природы загрязняющих веществ используют и другие классификации оценок. Степень загрязнения водоема органическими веществами называют сапробностью (от греч. *sapros* — гнилой). Она оценивается по предложенной в 1908 г. Р. Кольквитцем и М. Марссоном (цит. по: Вербина, 1980) шкале сапробности, установленной по индикационным видам. Согласно этой шкале водоемы или их зоны в зависимости от загрязнения органическими веществами подразделяются на *полисапробные* (очень сильное загрязнение), *α-мезосапробные* и *β-мезосапробные* (среднее загрязнение) и *олигосапробные* (чистые). Для оценки загрязнения водоема токсичными веществами используют предложенный В.И. Жадным термин «таксобность». Соответственно, в зависимости от уровня загрязнения различают *политаксобные* (очень сильно загрязненные), *мезотаксобные* (слабозагрязненные) и *олиготаксобные* (чистые) воды. В принципе все классификации сопоставимы друг с другом, что видно при рассмотрении схем токсичных и сапробных загрязнений (табл. 1.2).

Практика использования различных классификаций для определения состояния загрязнения среды и изменений биоты на разных уровнях ее организации пока-

Сравнительная схема существующих классификаций токсичного и сапробного загрязнения (по: Брагинский, 1985)

Класс (балл)	Сапробность	Таксобность	Качество воды по В.Н. Журинскому и др.	Качество воды по классификатору Госкомгидромета	Токсичность веществ для рыб	УТЗ
0	Катаробность	Нет обозначения	Предельно чистая	Очень чистая	Нетоксичные	Нетоксичность
I	Олигосапробность	Олиготаксобность	Чистая	Чистая	Очень слаботоксичные	Олиготоксичность
II	β -мезосапробность	β -мезотаксобность	Удовлетворительной чистоты	Умеренно загрязненная	Слаботоксичные	β -мезотоксичность
III	α -мезосапробность	α -мезотаксобность	Загрязненная	Загрязненная	Умеренно токсичные	α -мезотоксичность
IV	Полисапробность	Политаксобность	Грязная	Грязная	Сильно токсичные	Политоксичность
V	Гиперсапробность	Гипертаксобность	Весьма (предельно) грязная	Очень грязная	Высокотоксичные	Гипертоксичность

зывает, что все они достаточно условны и не всегда дают объективную картину. Возможность их применения при оценке загрязнения морских водоемов еще более проблематична, прежде всего потому, что подавляющее большинство из них было разработано для пресных водоемов. Морские организмы характеризуются иным спектром адаптивных реакций на токсическое воздействие среды, поэтому необходимо определение других величин ПДК. Кроме того, в морской среде процессы рассеивания, накопления и трансформации загрязняющих веществ имеют особенности. Поэтому для них необходимо установление своей шкалы суммарных уровней УТЗ, соответствующих разным уровням сапробности или таксобности среды. Несмотря на отсутствие фактической методической основы (ПДК, УТЗ для морских организмов и морской среды), общие принципы изучения воздействия загрязняющих веществ на морскую биоту остаются неизменными, поскольку неизменны фундаментальные экологические основы организации живой материи.

Загрязняющие вещества, попадая в водную среду, подвергаются различным превращениям. В водоеме начинают протекать процессы, направленные на восстановление первоначальных свойств и состава (естественного качества) воды — происходит самоочищение водоема. Под самоочищением понимают совокупность природных гидробиологических, химических и биологических процессов, в результате которых количество загрязняющих веществ в водоеме постепенно уменьшается (Зенин, Белоусова, 1988). Возможность водоема к самоочищению определяют такие процессы, как седиментация, сорбция, разбавление, потребление и разложение сложных органических веществ. В связи с этим выделяют четыре основных пути его протекания:

физический — уменьшение концентрации загрязняющих веществ в результате их переноса течениями, перемешивания и т. д.;

химический — гидролиз загрязняющих веществ и их взаимодействие с растворенными в воде веществами;

биохимический — распад поступающих в водоем веществ при участии биоценоза водоема, в том числе и их потребление фитопланктоном;

микробиологический – потребление поступающих веществ микроорганизмами.

Роль и скорость каждого из этих процессов различны и зависят от многих факторов: химического состава загрязняющих веществ, их концентрации, скорости движения воды и содержания в ней кислорода, температуры, солнечной радиации и др. При этом практически всегда преобладающее значение в самоочищении имеют процессы биохимического и микробиологического окисления веществ. Так, именно представители биологических сообществ обеспечивают разложение большей части органических токсикантов и углеводов. Они обеспечивают также деструкцию избыточного органического вещества, выведение биогенов и тяжелых металлов из толщи воды в результате их поглощения и последующей биофильтрационной седиментации (Израэль, Цыбань, 1989).

1.3.2. ОСНОВНЫЕ ИСТОЧНИКИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ

Авачинская губа является своеобразным приемником природного происхождения для хозяйственно-бытовых и промышленных сточных вод г. Петропавловска-Камчатского и других населенных пунктов, расположенных на ее берегах. Акватория губы загрязняется нефтепродуктами с судов, проходящих через нее и стоящих на рейде и у портовых причалов. В реки, впадающие в губу, осуществляется сток дождевых и почвенных вод с сельскохозяйственных угодий, расположенных в Авачинской долине.

В г. Петропавловске-Камчатском отсутствует общегородской комплекс очистных сооружений. На некоторых предприятиях имеются простейшие отстойники, сепараторы, канализационные колодцы и магнитные ловушки, которые очищают сточные воды в основном от механических примесей. Существующие очистные сооружения с биологической очисткой вод все еще не выведены на проектную мощность. Крупнейшее из них располагается у м. Сероглазка. Его проектная мощность 50 тыс. м³/сут, но до последнего времени оно принимало значительно меньший объем сточных вод.

Общий объем сточных вод, сбрасываемых в Авачинскую губу с начала 70-х до конца 80-х гг., постоянно увеличивался и составлял 0,19 км³/год – около 5% от объема всей губы. В 90-е гг. он несколько уменьшился и в последние годы составляет более 0,1 км³/год (Ефименко, 1998), из них около 15% относятся к категории загрязненных и недостаточно очищенных стоков (Копылов, Павлова, 1998).

Хозяйственно-бытовые сточные воды поставляют большое количество нестойких к биохимическому окислению органических веществ (белков, жиров и углеводов). Содержание минеральных веществ в них обычно на 2–3 порядка выше, чем в чистых морских водах. Зоны наибольших концентраций загрязняющих веществ находятся вблизи источников загрязнения – выпускных коллекторов. Убыль минеральных компонентов по мере удаления от источника их поступления происходит гораздо интенсивнее, чем органических, несмотря на их дополнительное появление за счет деструкции органического вещества сточных вод. Так, в 50–100 м от коллекторов наблюдается уменьшение концентрации минеральных веществ на 90%, а органических – на 60% (Сеничкина и др., 1991).

Сточные воды поступают в акваторию губы практически по всему восточному берегу от м. Авача до горла, так как вдоль 2/3 его длины тянется зона жилой застройки и производственных предприятий (рис. 2). Из более чем полусотни выпускных коллекторов, по которым их сточные воды сбрасываются в Авачинскую губу, только

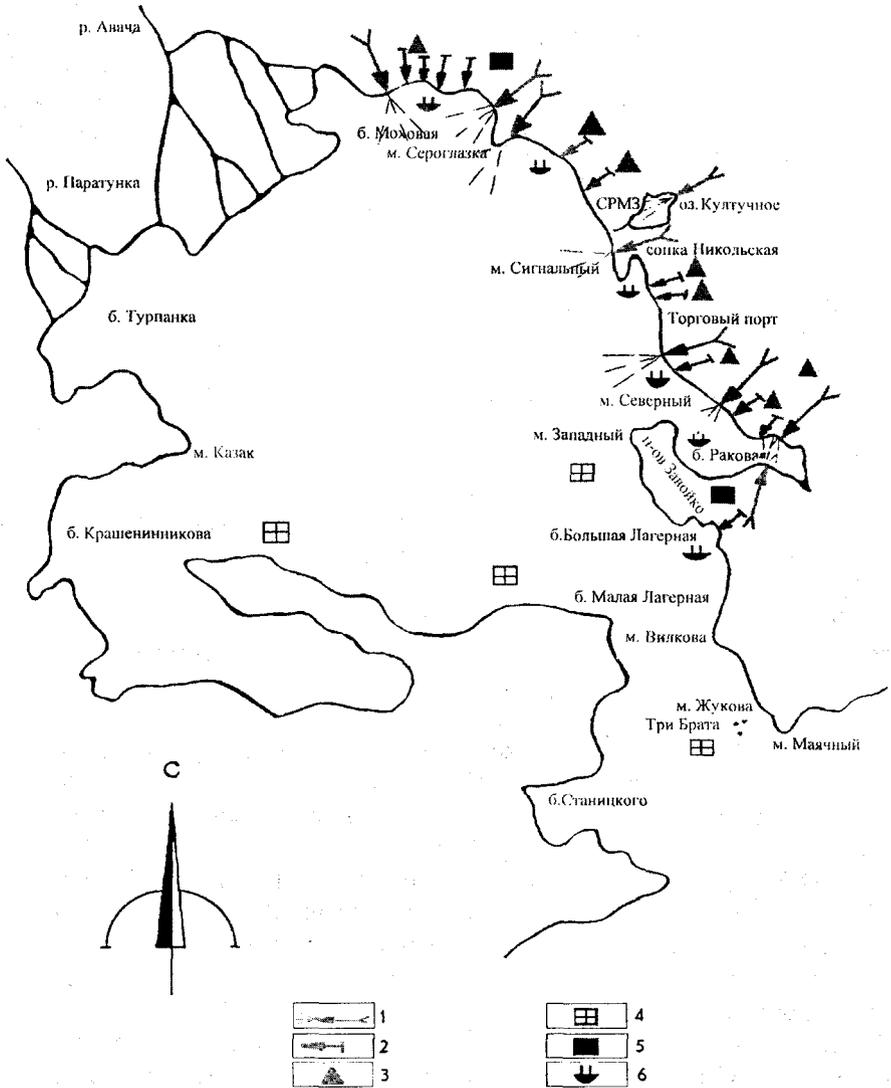


Рис. 2. Схема расположения источников загрязнения вдоль побережья Авачинской губы. Условные обозначения: 1 – канализационные стоки, 2 – промышленные стоки, 3 – промышленные предприятия, 4 – участки дампингов, 5 – нефтехранилища, 6 – стоянки судов

10 являются глубоководными. В непосредственной близости к побережью проходит автомагистраль. Рельеф местности способствует тому, что вся грязь с этой дороги легко смывается и выносится в Авачинскую губу ливневым стоком.

Берег, расположенный в кутовой части губы у пос. Авача, загрязняется сточными водами, которые поступают в прибрежье самотеком из выпребов и по канализационному стоку. Сюда же с размывом паводковых вод и с дренажными водами вытекают стоки птицекомплекса. Дополнительно в кутовую часть губы поступали биогены с торфоразработок, которые велись в течение многих лет в дельтовой части р. Авача.

В бух. Моховая поступают стоки базы океанического рыболовства, рыбоконсервного завода, базы рыболодфлота, а также канализационные стоки от жилых домов и городских производств (всего 6). Кроме того, с территории консервного завода самотеком в бухту вытекали производственные стоки, образующиеся от разделки рыбы и посола. В месте расположения баз флотов на береговой кромке до сих пор лежат кучи металлолома, производственного мусора. Через проведенный в бухту глубоководный канализационный выпуск время от времени осуществляются залповые выбросы хозяйственно-бытовых стоков.

У м. Сероглазка в акваторию губы выходит глубоководный выпуск очищенных аэрированных вод. Они рассеиваются вдоль берега и оказывают положительное воздействие на качество морской среды и биоту прилежащего участка побережья. В бух. Сероглазка выходят стоки (как частично очищенные, так и неочищенные) колхоза им. В.И. Ленина, межколхозного объединения «Акрос», Камчатгеологии и др. Основные загрязнения в эту небольшую бухточку поступают от рыболовецкого колхоза. В целом на этот участок побережья приходится около 1/8 общегородского стока. Столь высокое антропогенное воздействие он испытывает уже более 20 лет.

Часть побережья, расположенная от причалов «Акрос» до судоремонтного завода (СРМЗ), подвергается меньшему воздействию загрязнения. Здесь располагаются только частные лодочные гаражи, не вносящие существенных изменений в окружающую среду. Участок побережья, примыкающий непосредственно к СРМЗ, представляет собой дамбу обвалования, отсыпанную для расширения территории завода. Она состоит из четырех карманов. Один из них в 1990 г. был заполнен жидкой пульпой грунтов, поднятых со дна Култучного озера. Пульпа перекачивалась по трубопроводу от земснаряда, работавшего в озере, до дамбы. Предполагалось, что тело дамбы удержит ее внутри первого кармана и поступившая сюда взвесь со временем осядет. После этого осветленная вода по системе труб, соединяющих карманы дамбы, вытечет из первого кармана в последующие и далее в губу. Однако в ходе сброса пульпы вода из первого кармана, не протекая в другие, без осаждения взвешенных частиц практически беспрепятственно поступила через тело дамбы в Авачинскую губу и несколько суток держалась в прибрежье.

Повышение мутности, оседание взвеси и изменение гидрохимических параметров вызвали массовую гибель большинства донных организмов. На городской пляж было вынесено огромное количество ламинариевых водорослей, морских звезд, мидий, волосатых крабов и других животных. Произошедшее квалифицировалось как локальная экологическая катастрофа (Клочкова, Березовская, 1998б). В настоящее время в этом районе завершен процесс заселения донными организмами антропогенных насыпных грунтов. Одновременно продолжается процесс разрушения тела дамбы. Происходит вымывание ее мелкодисперсных фракций и антропогенного ила, заполняющего первый карман. Это вызывает дополнительное заиление дна.

Участок побережья от СРМЗ до м. Сигнальный принимает максимальное количество стоков в расчете на единицу длины берега. Сюда поступают стоки не только из канализационных выпусков, расположенных на территории завода и у подножья соп-

ки Никольская, но также из ручья, вытекающего из Култучного озера. Это озеро длительное время использовалось как приемник и естественный отстойник канализационных стоков. После дноуглубительных работ и очистки его дна от слоя антропогенных грунтов — в начале 90-х гг. озеро продолжает принимать неочищенные стоки. На территории его водосбора расположены не подключенные к канализации частные жилые строения, частные гаражи и др. В озеро поступают аварийные сбросы, ливневые стоки и др.

Канализационный выпуск у сопки Никольская является старейшим в системе горводоканала. В настоящее время он едва справляется со своими функциями и находится в аварийном состоянии. Многие годы в прибрежье этого участка сбрасывается загрязненный снег, сгребаемый с автомагистралей и Театральной площади. Вместе со снегом в воду попадают тонны песка, используемого для отсыпки автодорог в зимнее время.

В небольшой по площади Петропавловский ковш, расположенный за сопкой Никольская, поступают загрязненные сточные воды судоремонтного завода «Фреза», морского торгового порта и загрязненные нефтепродуктами воды от многочисленных судов. Морской порт слабо укомплектован нефтемусоросборщиками. Вопросы приема нефтепродуктов, горюче-смазочных веществ и льяльных вод не решены в полном объеме ни технически, ни организационно. Помимо этого в непосредственной близости от м. Сигнальный расположен угольный пирс, вдоль которого хранится насыпанный навалом уголь, в виде пыли попадающий в воду и вызывающий дополнительное загрязнение.

На участке берега, расположенном от торгового порта до бух. Раковая, выходят три канализационных выпуска, стоки ТЭЦ-1, судоверфи, жестяно-баночной фабрики, промышленных предприятий, организаций и подразделений Министерства обороны. В этом районе находится кладбище затопленных и полузатопленных кораблей. В сравнительно небольшую акваторию бух. Раковая направлено несколько сточных выпусков.

Необходимо отметить, что в последнее десятилетие в связи с изменением экономической ситуации в нашей стране и как следствие этого с уменьшением объемов производства и транспортных морских перевозок поступление загрязняющих веществ в акваторию губы по сравнению с 70-ми и 80-ми гг. несколько уменьшилось. Особенно заметен был данный процесс в 1991—1995 гг. В связи с этим в 1994 г. воды Авачинской губы в соответствии с гидрохимической классификацией были переведены из класса загрязненных в класс умеренно загрязненных. Однако, несмотря на произошедшие позитивные изменения, загрязнение Авачинской губы в настоящее время еще достаточно велико. Оно оказывает существенное влияние не только на ее биопродуктивность, но также на экологическое состояние прибрежных вод Авачинского залива.

Основными загрязняющими веществами губы являются нефтепродукты, фенолы и детергенты или синтетические поверхностно активные вещества (СПАВ). Описание режима губы по этим параметрам дается на основании собственных исследований и статистической обработки и анализа данных наблюдений Камчатского УГКС.

Как указывает В.Л. Павелко (1981), изменчивость показателей загрязненности во времени может достигать 70—290%, а значит, точность оценок зависит не столько от применяемых методов анализа, сколько от числа проанализированных проб, т. е. от частоты наблюдений. Поэтому оценка загрязненности губы приводится по усредненным показателям.

1.3.3. ЗАГРЯЗНЕНИЕ НЕФТЕПРОДУКТАМИ

Нефть и нефтепродукты являются главными загрязнителями акватории Авачинской губы. Основные источники загрязнения — морской торговый и рыбный порты, судоремонтные заводы, суда у причалов и на рейде, нефтебаза в районе м. Сероглазка, сточные воды и др.

На ряде участков побережья наблюдаются относительно регулярные разливы нефтепродуктов, обусловленные спецификой производственной деятельности береговых предприятий. К этому следует добавить почти ежегодные аварийные залповые сбросы нефтепродуктов на разных участках побережья. Так, в августе 1984 г. произошел залповый сброс дизельного топлива с танкера «Память Ленина» в районе морского рыбного порта, в 1986 г. в Авачинскую губу попал мазут из бункеровщика морского торгового порта, а в 1988 г. — большое количество нефтепродуктов в результате крупнейшей аварии на океанической базе «XXVII съезд КПСС». В том же, 1988 г., на территории судоремонтного завода произошла авария плавбазы «Днепрострой». Около 20 т нефтепродуктов растеклись толстым слоем по снежному покрову и ледяному припаю на площади более 1,5 км и т. д.

Один из самых значительных катастрофических разливов нефти в акватории губы произошел в январе 1993 г. В результате аварии на танкере «Северный полюс» в районе кекуров Три брата за четыре дня в губу вытекло около 100 т нефтепродуктов. Массированному нефтяному загрязнению впервые подверглось побережье, расположенное в горле губы. С приливным течением и под воздействием волн и ветра нефтяная пленка из горла быстро распространилась во внутренние районы губы. Сильнейшим загрязнением был охвачен весь район, прилегающий к горлу губы. У восточного берега нефтепродукты распространились вплоть до п-ова Завойко. В настоящее время наибольшее загрязнение нефтепродуктами наблюдается у северо-восточного берега в районе морского порта и нефтебазы. По остальной акватории губы нефтепродукты распределяются относительно равномерно под воздействием приливо-отливных течений и ветра.

В начале 90-х гг. в северо-восточную часть губы с водами безымянного ручья длительное время сливался керосин. Он попадал туда из керосиновой линзы, образовавшейся в районе 20-го километра Петропавловско-Елизовской автодороги в результате его утечек из трубопровода. Помимо приведенных выше случаев разлива нефтепродуктов в Авачинской губе за последние 30 лет были и другие более или менее крупные аварийные разливы.

Предельно допустимая концентрация (ПДК) нефтепродуктов, установленная для водоемов рыбохозяйственного водопользования первой категории, к которым отнесена Авачинская губа, составляет 0,05 мг/л (Предельно допустимые..., 1975). С конца 70-х до начала 90-х гг. концентрация нефтепродуктов в воде оставалась примерно одинаковой и составляла в среднем 0,45–0,70 мг/л (9–14 ПДК) на поверхности и 0,30–0,70 мг/л (6–14 ПДК) у дна. Максимальные значения на поверхности в этот период, без учета залповых выбросов, достигали 4,1 мг/л (82 ПДК), а у дна — 3,6 мг/л (72 ПДК). Средняя концентрация нефтепродуктов во всей толще воды за этот период составляла 0,52 мг/л (чуть более 10 ПДК) и изменялась от 0,4 до 0,7 мг/л, что соответствует 8–14 ПДК. Нетрудно подсчитать, что при такой концентрации в Авачинской губе постоянно содержалось около 2000 т нефтепродуктов (Березовская, 1988).

В вертикальном распределении нефтепродуктов строгой закономерности не обнаружено, хотя в среднем их концентрация на поверхности чаще более высокая, чем у дна. В разные сезоны года содержание нефтепродуктов в воде губы различно: максимально в летние месяцы и минимально – ранней весной и поздней осенью. Это, вероятно, связано с изменением интенсивности навигации, особенно маломерного флота. В то же время в отдельные годы максимальное загрязнение губы нефтепродуктами наблюдалось в разные месяцы; так, годовой максимум 1976 г. (8,8 мг/л, или 176 ПДК) пришелся на май.

В последние годы количество нефтепродуктов, загрязняющих Авачинскую губу, снизилось (Березовская, Клочкова, 1998; Березовская, 1999): средняя концентрация в 1994–1997 гг. составляла 0,17 мг/л (чуть более 3 ПДК). Их общее количество также уменьшилось и колеблется от 500 до 1200 т (в среднем около 700 т). Несмотря на некоторое улучшение ситуации с поступлением нефтепродуктов, содержание их в губе продолжает оставаться достаточно высоким и относительно стабильным.

При попадании в воду нефти и ее производных возникает тонкая поверхностная пленка, нарушающая газовый обмен между водой и атмосферой. В толще воды легкие фракции нефти создают устойчивую высокодисперсную эмульсию и частично растворяются, а тяжелые – оседают на дно. На поверхности донных отложений они образуют очень устойчивый к окислению слой и причиняют значительный вред бентосным организмам.

Основными токсическими элементами нефти являются ароматические углеводороды, способные накапливаться в организме. Их наличие в воде может придавать морепродуктам отчетливый нефтяной привкус. Даже при концентрации 0,1 мг/л они придают мясу рыбы ничем не устранимый вкус и запах. Растворимые ароматические производные (РАП) у многих видов морских организмов, начиная с водорослей и кончая рыбами, вызывают гибель при концентрации от 5 до 50 частей на 1 млн частей воды (Львович, 1977; Нельсон–Смит, 1977; Нестерова и др., 1979). Сырая нефть даже в очень малых количествах отравляет планктонную и донную фауну (Елецкий, Хосроев, 1990).

Деструкция нефти осуществляется путем самоокисления и бактериально-го окисления. Основное значение при этом имеет второй процесс. По данным З.П. Редковской (1979), в общем распаде углеводородов топлива на долю физико-химических процессов разложения приходится не более 18%, остальное составляет бактериальный распад. При температуре воды 20° С и хорошем насыщении ее кислородом микроорганизмы способны окислять нефть со скоростью до 2 г/м² водной поверхности в сутки. По данным А.Н. Зубакиной (1978), их арктические штаммы при температуре воды 20° С в результате бактериального окисления потребляют 52–96% углеводородов. При понижении температуры химическое окисление протекает очень медленно. Основное значение приобретает бактериальное окисление, но и его скорость при этом замедляется. В результате нефть в течение длительного времени может сохраняться в водоеме (Мионов и др., 1975; Затучная, Бакум, 1978; Зубакина, 1978; Цыбань, Симонов, 1978; Нунупаров, 1979; Герлах, 1985; и др.).

При низкой температуре (0–2° С) количество микроорганизмов, окисляющих нефть, очень небольшое, и их деятельность не имеет существенного значения. В этих условиях ведущую роль начинают играть процессы испарения (Atlas et al., 1978; Walker, 1985; Ильинский, Измайлов, 1992). Однако процесс испарения по своей сути не является очищением. Он только приводит к перераспределению различных фракций

нефти между морской средой и атмосферой. При этом фракции нефти, попавшие в атмосферу, могут вновь возвращаться в морскую среду с осадками (Нестерова, 1985).

Поскольку температура воды Авачинской губы редко превышает 10°C , нефтепродукты разлагаются в ней крайне медленно, и за счет приливно-отливных течений и ветра они переносятся на значительные расстояния, загрязняя прибрежные воды Авачинского залива (Зенин, Березовская, 1984). В 80-е гг. уровень загрязнения воды здесь превышал ПДК на поверхности в среднем в 8 раз, а в придонных слоях воды в 5 раз. Частично эта загрязненность может быть отнесена на счет находящихся в заливе судов. Однако отрицательное влияние губы на экологическое состояние близлежащих акваторий несомненно.

1.3.4. ЗАГРЯЗНЕНИЕ ФЕНОЛАМИ

Фенолы являются одним из наиболее вредных веществ с точки зрения массового загрязнения водоемов. Обладая сильными антисептическими свойствами, они нарушают биологические процессы в воде, придают ей резкий неприятный запах и ухудшают условия воспроизводства рыб и беспозвоночных животных. Попадая в воду, они разлагаются довольно медленно. Уже при концентрации $0,02\text{ мг/л}$ фенолы оказывают явно выраженное воздействие на зоопланктон, икру и молодь рыб. Взрослые особи к ним менее чувствительны, вместе с тем в загрязненной воде их ткани приобретают неустрашимый при кулинарной обработке запах и привкус. Действующие концентрации фенола (от минимальной действующей до минимальной летальной) составляют $0,1\text{--}0,2\text{ г/л}$. Его ПДК, установленная для водоемов рыбохозяйственного водопользования первой категории, составляет $0,001\text{ мг/л}$ (Предельно допустимые..., 1975).

С середины 70-х до начала 90-х гг. концентрация фенола в воде Авачинской губы колебалась в широких пределах — от 0 до $0,135\text{ мг/л}$. На поверхности и у дна она составляла в среднем $0,010\text{--}0,020\text{ мг/л}$ ($10\text{--}20$ ПДК). Максимальные значения на поверхности в этот период достигали $0,127\text{ мг/л}$ (127 ПДК), а у дна — $0,135\text{ мг/л}$ (135 ПДК). Средняя концентрация фенолов во всей толще воды за этот период составляла $0,015\text{ мг/л}$ (15 ПДК).

В 1995–1997 гг. концентрация фенолов в губе, как и нефтепродуктов, уменьшилась и составляла в среднем $0,003\text{--}0,006\text{ мг/л}$ ($3\text{--}6$ ПДК). В целом за последнее десятилетие колебания их содержания были значительно меньшими — $0\text{--}0,09\text{ мг/л}$ (90 ПДК) при среднем значении $0,01\text{ мг/л}$ (10 ПДК).

В настоящее время наибольшее загрязнение акватории губы фенолами наблюдается в прибрежной полосе у северо-восточного берега, в местах, куда в основном поступают промышленные и хозяйственно-бытовые сточные воды города. В центре губы содержание фенолов несколько уменьшается, а у западного берега и на приустьевых участках вновь возрастает за счет их выноса реками Авача и Паратунка.

Фенолы Авачинской губы имеют аллохтонное и автохтонное происхождение. Как уже указывалось выше, впадающие в нее реки ежегодно выносят до 29 т фенолов, образующихся в основном в результате разложения животных и растительных остатков. Значительное количество фенолов попадает в губу со стоком городских канализационных вод. С учетом постоянного выноса из губы и разложения их общее содержание в Авачинской губе в последние годы колеблется от 12 до 23 т и составляет в среднем около 15 т (Березовская, Ключкова, 1998; Березовская, 1999).

Вертикальное распределение фенолов в губе не обнаруживает отчетливой закономерности, поскольку средние значения их содержания в поверхностном слое и у дна различаются незначительно. Сезонная зависимость в распределении фенолов по акватории губы в явном виде также отсутствует, и вместе с тем их максимальные концентрации чаще наблюдаются весной и летом, а минимальные — осенью. Это, скорее всего, связано с изменением речного стока и повышением концентрации минерального фосфора в осенние месяцы, которая в свою очередь определяется снижением уровня фотосинтеза.

Утилизация фенолов, как известно, происходит в результате биохимического окисления, скорость которого зависит от их концентрации, температуры, рН, солености, концентрации минерального фосфора и других факторов. Наиболее активно распад фенолов протекает при концентрациях 0,03–3 мг/л (Каплин и др., 1966). Рост солености вызывает уменьшение скорости их распада (Лозовик, Каплин, 1982а), а увеличение рН, напротив, ее стимулирует. Вследствие этого максимальная скорость распада фенолов наблюдается при рН, равном 8,85 (Лыкова, Смирнов, 1978). Большое значение при расщеплении фенолов имеет концентрация минерального фосфора, который стимулирует этот процесс (Лыкова, Смирнов, 1978; Лозовик, Каплин, 1980). В то же время степень насыщенности воды кислородом не столь существенно влияет на окисление фенолов. Оно прекращается только в анаэробных условиях (Лозовик, Каплин, 1982б).

В Авачинской губе анаэробные условия практически отсутствуют, концентрация минерального фосфора с глубиной возрастает. Это почти компенсирует пониженную температуру, повышенную соленость и имеющийся дефицит кислорода в придонных слоях центральной части губы. В результате окисление фенолов как на поверхности, так и у дна протекает примерно с одинаковой скоростью.

Следует заметить, что скорость распада фенолов замедляется в морской воде, содержащей нефть и нефтепродукты. Более того, в этом случае они могут образовываться в водоеме дополнительно, поскольку являются промежуточными продуктами распада нефтепродуктов (Лыкова, Смирнов, 1978). Для Авачинской губы это весьма вероятно. Повышенное содержание фенолов на всех горизонтах губы, почти постоянно превышающее ПДК, свидетельствует о том, что процессы естественного самоочищения водоема не обеспечивают их полное расщепление, и фенольное загрязнение распространяется в Авачинский залив, где в отдельные годы концентрация фенолов по величине не уступает соответствующим значениям в губе.

1.3.5. ЗАГРЯЗНЕНИЕ СПАВ

В настоящее время синтетические поверхностно-активные вещества (СПАВ), или детергенты, являются одними из основных веществ, вызывающих массовое загрязнение водоемов. Это объясняется широким применением СПАВ в технике и быту, поскольку они являются основным действующим началом моющих средств, эмульгаторов, вспенивателей, смачивателей и др. Попадающие в водоемы СПАВ обладают высокой способностью к снижению поверхностного натяжения воды, пенообразованию, эмульгированию и стабилизации в воде многих веществ, в том числе и загрязняющих водоемы. Большая часть СПАВ концентрируется в поверхностном микрослое, нанося вред нейстонным организмам и снижая продуктивность (Михайлов, 1992).

Воздействие СПАВ приводит к нарушению естественных процессов обмена между океаном и атмосферой. При этом затрудняется аэрация и тормозится самоочищение природных вод от присутствующих в них загрязняющих веществ, так как СПАВ парализуют деятельность микроорганизмов, разрушающих органические вещества (Львович, 1977).

СПАВ хорошо растворяются в воде и вследствие этого плохо испаряются в атмосферу. Они принадлежат к «биологически жестким» загрязняющим веществам. Их отрицательным свойством является высокая устойчивость к химическому и биохимическому окислению, которое протекает лишь при положительных температурах. Так, по данным Н.А. Афанасьевой (1978), самоочищение от СПАВ в Балтийском море за счет биохимического окисления происходит только в июле—сентябре при температуре воды 13,6—15,9° С. В остальные месяцы на первое место выступают адсорбционные процессы. При этом повышается роль сорбции СПАВ из водной массы взвешенными веществами и донными отложениями (Шлычкова и др., 1977а). Процессы их превращения ускоряются при увеличении насыщенности воды кислородом и повышении температуры. Они замедляются при обратном изменении этих параметров (Шлычкова и др., 1977б).

Существенное влияние на процессы разложения СПАВ оказывают другие загрязняющие вещества (Михайлов, 1992). Так, биохимическое окисление СПАВ замедляется в присутствии нефтепродуктов с концентрацией свыше 0,05 мг/л (Афанасьева, 1978). Учитывая низкие температуры воды в Авачинской губе и высокие концентрации в ней нефтепродуктов, можно предположить, что биохимическое окисление СПАВ в ней протекает очень медленно.

Загрязненность губы СПАВ по сравнению с другими поллютантами относительно невелика. С середины 70-х гг. и до настоящего времени концентрация СПАВ колебалась от 0,0 до 0,91 мг/л. В среднем по всей толще воды она составляла 0,13 мг/л (Березовская, 1988, 1999). Это не намного превышает ПДК, которая для данных веществ составляет 0,1 мг/л (Предельно допустимая..., 1975).

Пространственное распределение СПАВ по акватории губы показывает, что наибольшие их концентрации наблюдаются вдоль северо-восточной береговой линии, т. е. вблизи выпускных коллекторов, и в центре губы, где у дна был зафиксирован абсолютный максимум концентрации СПАВ, равный 0,91 мг/л. Эта тенденция распространения детергентов сохраняется по сегодняшний день. Наиболее загрязнен ими участок берега, находящийся между бух. Сероглазка и м. Сигнальный.

Вертикальное распределение СПАВ в воде губы относительно равномерное. Средние значения концентрации на поверхности и в придонных слоях мало различаются, а максимальные изменяются незакономерно. Не существует явной закономерности и в сезонных изменениях их содержания в воде Авачинской губы. Максимальные концентрации наблюдались в губе и в осенние, и в весенние месяцы. Можно только сказать, что ранней весной содержание СПАВ в воде губы несколько понижается, а в летне-осенний период, как правило, повышается.

1.3.6. ЗАГРЯЗНЕНИЕ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

Тяжелые металлы в морских и океанических водах постоянно присутствуют в очень небольших концентрациях (менее 1 мг/кг) и поэтому относятся к микроэлементам. В водной среде они находятся в самых разных формах: ионно-молекулярной, коллоид-

ной, в виде минеральных взвесей и соединений с органическими веществами. Содержание некоторых микроэлементов в океанических водах составляет (мкг/л): железа (Fe) и цинка (Zn) – 10, меди (Cu) – 3, марганца (Mn) – 2, кобальта (Co) – 0,5, свинца (Pb) и кадмия (Cd) – 0,1, хрома (Cr) – 0,05 и ртути (Hg) – 0,03 мкг/л (Алекин, 1966).

В прибрежных водах, омывающих литоральную и верхнюю сублиторальную зоны, их концентрация несколько выше. Наиболее высокие значения тяжелых металлов наблюдаются в водоемах, испытывающих сильное антропогенное воздействие. Авачинская губа относится к таким водоемам.

Предельно допустимые концентрации некоторых металлов для водоемов, имеющих рыбохозяйственное значение, к которым относится Авачинская губа, составляют (мг/л): Pb – 0,1, Zn – 0,01, Cu – 0,01, Cd – 0,005. Они проникают в морскую среду разными путями: с атмосферными осадками, со сточными водами промышленных и сельскохозяйственных предприятий, коммунального хозяйства и т. д.

Ртуть поступает в акваторию губы с атмосферными осадками, содержащими продукты сгорания ископаемого топлива. Большое количество этого элемента попадает в губу с речным стоком, выносящим с полей ртутьсодержащие пестициды и гербициды.

Источники поступления *свинца* в воды Авачинской губы более многочисленны, поскольку он широко используется в промышленном производстве. Свинец входит в состав антикоррозийных покрытий судов и гидротехнических сооружений, применяется в аккумуляторных батареях, покрытиях кабелей, на его основе изготавливаются свинцовые белила, сурик, типографские краски и др. Одним из основных источников поступления в акваторию оксидов свинца являются продукты сгорания автомобильного топлива, поскольку высокооктановые бензины содержат в качестве антидетонаторных присадок тетраэтилсвинец. При его сгорании в атмосферу выделяется оксид свинца. Нормативные величины выбросов свинца составляют в среднем 9,4 г/км. Поскольку центральная автомагистраль г. Петропавловска-Камчатского пролегает в непосредственной близости к берегу Авачинской губы, в ее мелководье попадает большое количество оксидов свинца.

Медь поступает в губу с пылью и дымом (летучей золой) предприятий, промышленными и коммунальными сточными водами. *Хром* в наибольшем количестве содержится в стоках гальванических производств, в дымных частицах, образующихся при сгорании высокозольных углей в котельных г. Петропавловска. Соединения *цинка* в Авачинскую губу поступают с неочищенными стоками авторемонтных и автотранспортных мастерских, мебельного и домостроительного комбинатов, с грунтовыми водами и стоком рек Авача и Паратунка. *Кадмий* содержится в стоках гальванических производств, в кадмийсодержащих аккумуляторах, используемых на военных и гражданских судах и т. д.

Часть соединений, содержащих тяжелые металлы, попадая в водоем, претерпевает изменения и движется по пищевым цепям. Другая часть проходит через водную толщу и аккумулируется в донных осадках губы.

В 1990–1993 гг. по заказу Государственного комитета по охране окружающей среды Камчатской области (Камчатоблкомприрода) Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А. П. Карпинского (ВСЕГЕИ) провел работу по оценке состояния загрязнения акватории Авачинской губы токсичными элементами и радионуклидами (Копылов, Павлова, 1998). Было установлено, что доля чистых, относительно чистых и слабо загрязненных ими грунтов составляет около 70% площади дна. Остальные 30% являются умеренно, повышенно и высоко загрязнен-

ными. В то же время у самой верхней границы шельфа доля загрязненных грунтов достигает почти 100%.

Анализ размещения источников загрязнения и содержания в воде и грунтах тяжелых металлов показывает, что наибольшему антропогенному воздействию подвержена литоральная зона у восточного и юго-восточного побережий Авачинской губы. Наиболее грязные участки характерны для районов морского торгового порта, судоремонтного завода, бухт Раковая, Сероглазка и п-ова Завойко.

На некоторых участках содержание тяжелых металлов настолько велико, что обитание там многоклеточных донных организмов становится невозможным. Повышенное содержание металлов в воде и грунтах неизбежно приводит к увеличению их концентрации у большинства гидробионтов прибрежной зоны — иногда в десятки и сотни больше, чем в окружающей среде. У сидячих бентосных беспозвоночных высокой способностью к накоплению металлов обладают моллюски и полихеты, а у водорослей — представители отдела Phaeophyta.

ГЛАВА 2

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОРΟΣЛЕЙ-МАКРОФИТОВ И ВЛИЯНИЕ НА НИХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

2.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ-МАКРОФИТОВ

Морские водоросли-макрофиты не представляют собой единой таксономической группы, как, впрочем, и не являются только макрофитами, поскольку включают наряду с макроскопическими растениями достаточно большое число микроскопических видов или микроскопических форм развития (гаметофитной или спорофитной) у видов, имеющих диплогапобионтные гетероморфные циклы развития. В состав водорослей-макрофитов входят представители трех отделов: Chlorophyta, Phaeophyta и Rhodophyta.

В основу таксономического деления морских макрофитов на указанные отделы положены не часто употребляемые в биологической систематике биохимические признаки, в частности состав пигментов и продуктов ассимиляции.

У представителей Chlorophyta основными пигментами являются хлорофиллы «а» и «b», каротины и несколько ксантофиллов, а продуктами ассимиляции — крахмал и масло. Слоевища у видов этой группы представлены разными оттенками зеленого цвета.

Пигментный комплекс Phaeophyta составляют хлорофиллы «а», «b» и «с» и несколько ксантофиллов, в том числе фукоксантин, маскирующий все остальные пигменты и придающий растениям цвет, варьирующий от оливково-желтого до темно-коричневого. Продуктами ассимиляции бурых водорослей являются в основном ламинарин и маннит.

У представителей Rhodophyta наряду с хлорофиллами «а» и «b» и несколькими ксантофиллами имеются специфические, присущие только им, билипротеины: фикоэритрин и фикоцианин. Поэтому разные представители красных водорослей имеют характерную окраску розово-красно-фиолетовой гаммы. Иногда она столь густая, что растения выглядят почти черными. Продуктами ассимиляции Rhodophyta являются крахмалы, близкие к амилопектину и гликогену.

Кроме биохимического состава представители разных отделов морских макроводорослей различаются особенностями анатомо-морфологической организации, деталями размножения и строением генеративных структур. В основе организации многоклеточных макрофитов лежит нить. У зеленых водорослей она состоит из одно- и многоядерных клеток и может быть простой или разветвленной, одно- или многорядной либо иметь сифональное (неклеточное) строение. Нити зеленых водорослей могут быть простыми или разветвленными, дифференцированными на ризоидальную, вегетативную и плодоносящую части. При делении клеток нити в двух-трех различ-

ных направлениях могут возникать пластинчатая, мешковидная, трубчатая или иная форма растений.

Размножаются зеленые водоросли вегетативным, бесполом и половым путями. Вегетативное размножение осуществляется у них фрагментацией слоевища и специально преобразованными для переживания неблагоприятных условий вегетативными клетками — акинетами, бесполое — зооспорами, аплано- и автоспорами, половое — посредством слияния изоморфных (одинаковых по размерам) или гетероморфных (разных по размерам) гамет. Зеленым водорослям свойственны сложные циклы развития, в которых чередуются разные формы развития — диплоидный, с двойным набором хромосом, спорофит и гаплоидный, с одинарным набором хромосом, гаметофит. Диплоидное и гаплоидное поколения у разных видов могут иметь одинаковую или разную морфологию, т. е. быть изо- или гетероморфными. В некоторых группах зеленых водорослей смена форм развития не прослеживается.

Бурые водоросли — исключительно многоклеточные растения. В наиболее типичных случаях их слоевище состоит из одной или многих осевых нитей, которые могут ветвиться, изменять толщину, направление и скорость роста. Тем самым у них формируются разнообразные анатомические и морфологические структуры. Наиболее высоко продвинутые формы Phaeophyta имеют ложнотканевое строение. У них образуются даже некоторые элементы, отдаленно напоминающие ткани высших растений, например ситовидные трубки ламинариевых.

Размеры бурых водорослей могут варьировать от макроскопических (несколько метров) до микроскопических (несколько микрометров). Их морфология по сравнению с зелеными водорослями намного разнообразнее и сложнее: шнуровидная, цилиндрическая, шаровидная, мешковидная, трубчатая, пластинчатая, кустистая или иная. Некоторые представители Phaeophyta имеют настолько сложное морфологическое строение, что внешним видом напоминают сосудистые растения.

Бурым водорослям свойственны те же, что и зеленым, типы размножения. Вегетативное размножение осуществляется путем появления новых слоевищ от базальных корок или столонов либо путем прорастания специально образующихся на слоевище структур, называемых пропегулами, или выводковыми почками. Такие структуры встречаются у представителей порядка Sphacelariales. Бесполое размножение Phaeophyta осуществляется зооспорами, половое — гаметами. Гаметы могут быть изо- или гетероморфными, подвижными или неподвижными. В последнем случае имеет место оогамия. Споры и гаметы бурых водорослей формируются в специальных структурах — одно- и многогнездных спорангиях и многогнездных гаметангиях. Для большинства представителей этого отдела характерно чередование форм развития. При этом спорофит и гаметофит одного и того же вида могут иметь одинаковое или разное строение. Только представителям класса циклоспорные присущ моногенетический цикл развития, при котором отсутствует чередование гаплоидной и диплоидной генераций.

Красные водоросли (багрянки) во многом похожи на бурые. Они характеризуются огромным морфологическим разнообразием, часто имеют причудливые, неповторимые внешние очертания. Многие багрянки обладают сложно детерминированным ростом и как результат этого — специфической морфологией. Это могут быть определенным образом разветвленные нитчатые кустики, листовидные разветвленные пластинки с ребрами и боковыми жилками, вальковатые или уплощенные кустики и т. д. Размеры красных водорослей обычно не превышают 30–40 см и крайне редко достигают 1 м высоты.

В состав багрянок входит своеобразная группа — кораллиновые водоросли, составляющая особый порядок Corallinales. Виды, входящие в этот порядок, накаплива-

ют во внутренних оболочках клеток избыточное количество минеральных солей, в основном карбоната кальция (CaCO_3). Карбонат обызвествляет слоевище, и поэтому внешне растения напоминают кораллы. В мировой флоре Rhodophyta эта группа водорослей чрезвычайно распространена и широко представлена в умеренных водах Дальнего Востока. Несмотря на невысокую продуктивность входящих в этот порядок видов, они играют важную экологическую роль, являясь стабилизаторами численности донных организмов.

Багрянки обладают сложным циклом развития, который не встречается в других отделах водорослей, и своеобразным строением женского генеративного органа (карпогона). Они характеризуются сложным процессом развития зиготы. Их споры и гаметы лишены жгутиков, следовательно, подвижные стадии в циклах их развития отсутствуют. Из зиготы, появляющейся в результате слияния половых клеток, формируется специальная структура — карпоспоробласт. Развиваясь, он дает карпоспоры, их прорастание приводит к появлению диплоидных спорофитов.

Бесполое размножение красных водорослей осуществляется моно-, би- и тетраспорами, редко полиспорами. Вегетативное размножение у багрянок встречается очень редко. Оно осуществляется фрагментами слоевища, как, например, у членистых кораллиновых, а также образованием дополнительных вертикальных побегов от разрастающейся базальной коркообразной части слоевища. В исключительно редких случаях у них формируются пропагулы.

Развиваясь совместно, водоросли образуют разные типы растительных сообществ. При этом одни виды выступают в них доминантами и определяют продуктивность и устойчивость альгоценозов, а другие являются более редкими. Виды, образующие сообщество, как правило, имеют разные морфологию, размеры, биологию развития и ассоциативную связь с другими видами. Это многообразие обеспечивает водорослям-макрофитам максимальное заполнение экологических ниш, многоярусность и мозаичность структуры фитобентоса.

Виды, имеющие сложное анатомо-морфологическое строение и большие размеры, обычно формируют структурный каркас сообществ. Корковые малопродуктивные виды занимают обширные пространства дна и препятствуют чрезмерному загущению зарослей водорослей и развитию беспозвоночных животных с высокой скоростью роста и большой репродуктивной активностью. Водоросли, характеризующиеся примитивной морфолого-анатомической организацией и коротким жизненным циклом, обеспечивают большой вклад в общую продукцию макрофитов, а также сезонную и многолетнюю изменчивость структуры фитоценозов. Необходимо отметить, что изменение структуры сообществ нарастает с понижением уровня моря: градиент усложнения альгоценозов отсутствует на верхней литорали, слабо выражен на средней и хорошо выражен на нижней литорали и особенно в верхней сублиторали (Бурковский и др., 1995).

Роль водорослей-макрофитов как основных продуцентов органического углерода на шельфе была признана сравнительно недавно (Mann, 1972; Возжинская, 1979). Долгое время считалось, что основным продуцентом органики является фитопланктон. В последние десятилетия было установлено, что в бореальных морях макрофиты создают до 5–7 кг $\text{C}_{\text{орг}}$ /м берега за вегетационный сезон и являются более значительными продуцентами, чем фитопланктон. Их общая продукция в прибрежных водах может быть на один-два порядка выше, чем у микроскопических водорослей (Возжинская и др., 1994). Как указывают эти авторы, поступление органических веществ из водорослей в окружающую среду идет в трех направлениях: прижизненное выделе-

ние ими в воду растворенных веществ, поступление в воду разложившихся слоевищ и отложение их в грунт в виде осадков.

Около четверти продукции ламинарий в течение их жизни выделяется в воду (Хайлов, 1967). Эти вещества широко используются другими обитателями прибрежных экосистем. Донные водоросли нижней литорали являются не только продуцентами органики, но и механическим барьером, задерживающим поток детрита из супралиторали и верхнего горизонта литорали. Детрит поступает в прибрежье практически постоянно. С весны до глубокой осени он образуется в результате отмирания выброшенных ламинариевых водорослей. Значительное поступление органики в детрит отмечается летом после спороношения фукоидов. В результате опадания рецептакулов в воду поступает 27–85% массы всего растения. Обычно это составляет 2–6,5 кг растительной массы на 1 м² (Голиков, Скарлато, 1988).

В силу того, что донные водоросли, как сказано выше, являются главными продуцентами органики на шельфе умеренных зон океана. В этих зонах они являются первичным звеном пищевых цепей. Именно их продукция определяет высокую продуктивность умеренных зон океана.

Изменения макрофитобентоса, происходящие под воздействием антропогенного загрязнения, прямо или косвенно отражаются на других звеньях экосистемы. Поскольку общая фитомасса водорослей в водной среде уступает общей зоомассе (Константинов, 1986), масштабы изменений животного населения при разрушении яса прибрежной растительности бывают поистине катастрофическими.

2.2. ВОЗДЕЙСТВИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ВОДОРΟΣЛИ-МАКРОФИТЫ

Водоросли, как организмы, живущие в прибрежных водах, в большей степени способны переносить изменения условий среды и стресс, чем виды открытого моря (Герлах, 1985). Поэтому они более резистентны к действию многих загрязняющих веществ. Большинство из них характеризуются широким спектром адаптационных приспособлений к неблагоприятным воздействиям на разных уровнях организации: субклеточном, клеточном, организменном и популяционном.

Авачинская губа, как уже было указано в предыдущей главе, испытывает сильное загрязнение нефтепродуктами, фенолами и тяжелыми металлами. Ниже приводятся краткие сведения по воздействию этих поллютантов на макрофиты и некоторые другие организмы. Приводятся также полученные нами данные по их воздействию на водоросли, обитающие в Авачинской губе.

2.2.1. Воздействие нефтепродуктов

Нефть является природным соединением, поэтому загрязнение ею окружающей среды может наблюдаться и без антропогенного вмешательства. В ответ на ее воздействие некоторые организмы выработали различные адаптивные приспособления. Известно, что при постепенном увеличении концентрации нефти, водоросли, напри-

мер, способны адаптироваться даже к летальной дозе, которая при залповом одномоментном воздействии на растения из чистой среды приводит к их гибели (Герлах, 1985).

Из животных наиболее устойчивы к нефти гастроподы литторины. Они способны выделять обильное количество слизи, которая защищает их от токсического воздействия. Среди морских водорослей-макрофитов к таким организмам относятся представители всех отделов — Phaeophyta, Rhodophyta и Chlorophyta. Токсические концентрации нефти (вызывающие гибель организма или необратимые нарушения) для водорослей, по данным С.А. Патиной (1997), составляют 10^2 – 10^3 мг/л, а пороговые (вызывающие аномалии обратимого характера, не приводящие, как правило, к гибели организма) — 10^2 мг/л.

Основным токсическим элементом нефти являются углеводороды и особенно растворимые ароматические производные (РАП). Они обладают высокой проникающей способностью и могут накапливаться в организме растений, по крайней мере пресноводных. При проникновении в их слоевища они вызывают смерть клеток и последующий некроз тканей. Представители разных отделов морских водорослей имеют разную устойчивость к действию РАП. Бурые и некоторые зеленые, по сравнению с красными, более устойчивы к ним. В большинстве случаев толерантность видов объясняется наличием у них альгиновой или мукополисахаридной слизи, препятствующей диффузии ядов вовнутрь и предохраняющей внутреннюю среду организма от их воздействия.

Фракции нефти, образующие пленку на водной поверхности и талломах растений, обладают меньшим токсическим эффектом. Пленка сырой нефти практически не вызвала изменений в уровне фотосинтеза у изученных макрофитов Черного моря на протяжении 3 сут (Миронов, 1985).

В Авачинской губе регулярно появляются нефтяные пленки, которые во время отливов покрывают литоральные водоросли и выступающие из воды части сублиторальных растений, не вызывая некроза. Только после разлива нефти танкером «Северный полюс» в январе 1993 г. мы наблюдали обширные некрозные пятна на пластинах ламинариевых. Это отмечалось в районах, где нефтяная пленка длительное время при каждом отливе покрывала поверхность слоевищ.

Нефтепродукты по-разному влияют на представителей разных таксономических групп. В целом они замедляют скорость фотосинтеза (North et al., 1965), например, у *Polysiphonia* он снижается на 20–50% при концентрации нефти 0,1 мг/л. Исследования зарубежных авторов показывают, что влияние нефти на фотосинтез водорослей зависит и от видовой принадлежности макрофитов (Brown, 1972; Kusk, 1980; и др.). Интересно отметить, что максимальную устойчивость к нефти проявляют представители Chlorophyta, в частности *Ulva lactuca* (Миронов, 1973). По нашим наблюдениям, в Авачинской губе, наиболее нефтевыносливыми видами являются *Ulvaria splendens*, *Alaria marginata*, *Laminaria bongardiana* и *Palmaria stenogona*.

Помимо физиолого-биохимических нарушений нефть приводит к патологическим морфологическим изменениям, в особенности у молодых растений (Миронов, Цымбал, 1975; Миронов, 1985). Так, под действием нефти в концентрации 1,0; 0,1; 0,01 мг/л замедляется развитие проростков черноморского вида *Polysiphonia breviarticulata*. По нашим наблюдениям, у ламинариевых из Авачинской губы нарушается маргинальный клеточный рост, что приводит к неравномерному разрастанию пластины, ее сморщенности, искривленности, появлению рубцов, нетипичных выпуклостей и вогнутостей пластины и т. д. Изучение накопления нефтепродуктов у

Laminaria bongardiana из разных районов Авачинской губы показало, что внутренние ткани растений их не содержат (Клочкова, Березовская, 1997).

Как показывают исследования черноморских красных водорослей, нефть оказывает влияние на содержание у них нуклеиновых кислот, состав и содержание свободных нуклеотидов. Наблюдаются изменения в первичной структуре ДНК и процессе биосинтеза нуклеиновых кислот. Это ведет к нарушению репродуктивного процесса и гибели клеток. По нашим наблюдениям, у красных водорослей, по сравнению с бурыми, под воздействием нефти локальные очаги некроза появляются в течение более короткого периода. При этом у них наблюдаются нарушение клеточных структур, обесцвечивание, широкое развитие некроза. Вместе с тем следует отметить, что нефть поражает водоросли медленнее, чем животных (North et al., 1965).

Определяющее значение при воздействии нефти имеют ее концентрация и химический состав и, конечно, видовая принадлежность растений. Например, у *Fucus vesiculosus* при малой концентрации в воде машинного масла наблюдается даже некоторая стимуляция фотосинтеза, а при тех же концентрациях дизельного топлива он снижается. При достижении концентрации нефтепродуктов до 0,1 % фотосинтез у этого вида совсем прекращается. К определенным дозам нефтепродуктов водоросли способны адаптироваться.

В Авачинской губе пояс фукоидов у городского побережья испытывает практически постоянное воздействие нефтяных пленок. Во время отливов на отдельных участках растения *Fucus evanescens* полностью покрыты нефтепродуктами, что хорошо видно по характерному блеску слоевища. В результате их воздействия изменяется цвет растений, появляется некроз маргинальной части ветвей, формируются раневые рубцы, которые впоследствии начинают обильно пролиферировать. Все это приводит к аномалиям морфологического развития.

Контактируя с нефтепродуктами, макрофиты способствуют очищению от них прибрежных вод. Это обусловлено рядом причин, и прежде всего способностью морских водорослей вступать в симбиотические связи с микроорганизмами, расщепляющими нефтепродукты (Дмитриева, Дмитриев, 1996). У *Laminaria* в ассоциативную группу микроорганизмов могут входить представители рода *Pseudomonas*, коринеморфные бактерии, микрококки и энтеробактерии (Дроздовская и др., 1995). У изученных видов ламинарий присущая им микрофлора обладала супервысокой устойчивостью к органическим загрязнителям (в частности, к мазуту, дизельному топливу, льяльным водам, машинному маслу) и высокой активностью их деструкции. Уже через три дня инкубации со смешанной культурой перечисленных выше бактерий происходит интенсивное эмульгирование поллютанта.

2.2.2. ВОЗДЕЙСТВИЕ ФЕНОЛОВ И СПАВ

Соединения фенольной природы широко распространены в растительном мире. Фенол, как и нефтепродукты, относится к токсическим веществам с неспецифическим действием (Гапочка, 1981). Как органическое соединение ароматического ряда они являются эндогенными антиоксидантами (Козицкая, 1989). В организм животных они поступают через слизистые оболочки, эпидермальные и кожные покровы, кутикулярный слой. Живые организмы отвечают поведенческими и биохимическими реакциями на присутствие фенола при его концентрации, равной 0,02 мг/л.

Адаптация к фенолу происходит только в очень небольшом диапазоне действующих концентраций (0,1–0,2 г/л). Толерантная зона, в которой действуют регуляторные механизмы, у водорослей чрезвычайно узка, и порог их чувствительности к фенолу располагается практически рядом с летальной дозой. Адаптационная перестройка функциональных физиологических показателей (дыхание, циркадные ритмы) состоит в изменении качественного и количественного состава биохимических компонентов (АТФ, белок, РНК/ДНК, пигменты и др.). У водорослей фенол кроме неспецифического воздействия проявляет некоторые элементы специфического действия. Он ингибирует дыхание и разобщает его с окислительным фосфорилированием. В результате резко снижается количество образующегося в клетке аденозинтрифосфата (АТФ). Это, в свою очередь, приводит к уменьшению адаптационных способностей организма.

У большинства растений, в том числе и водорослей, фенолы входят в состав клеточных структур и участвуют в процессах метаболизма. Основные данные о биосинтезе, превращениях и физиологической роли фенольных соединений свидетельствуют, что важнейшей их функцией является регуляция роста. Можно предположить, что у макрофитов, как и у одноклеточных водорослей, этот процесс может осуществляться эндогенно (путем внутренней регуляции) и экзогенно (выделением в окружающую среду веществ, стимулирующих или тормозящих деление клеток).

Впервые фенольные соединения сложной природы у морских водорослей были выделены Мастагли и Ожье у представителей багряннок рода *Polysiphonia* (Козицкая, 1989). Позднее фенолспирты и фенолальдегиды были выявлены у представителей других семейств Rhodophyta и, что очень важно, обнаружены в морской среде в зоне их произрастания. Выделенное количество фенольных соединений в пересчете на сырую массу составляло 0,024 и 0,03%.

Наиболее распространенным компонентом фенольных соединений у красных водорослей является ланазол, относящийся к бромфенолам.

Помимо бромфенолов у макрофитов обнаружены пролифенолы, флаванолы, таннины, флороглюцин. У некоторых видов *Laminaria* в большом количестве имеются фенолы неизвестной структуры, «феофитные» таннины и др. Уровень накопления, а также качественный состав эндогенных фенольных соединений у водорослей зависит от вида, возраста, условий произрастания, сезона и носит циклический характер. В научной литературе вопросы экзогенной регуляции роста и развития высших растений под воздействием фенолов освещены достаточно полно (Гэлстон и др., 1983; Рейвн и др., 1990; и др.).

Хотя сведения о выделении фенольных соединений у водорослей еще малочисленны, они в целом свидетельствуют об участии их в регуляции таких важнейших процессов, как размножение, дыхание, синтез определенных типов соединений и детоксикация ядовитых для клеток веществ. Косвенно об этом можно судить, например, по данным изучения метаболитов беломорского вида *Fucus vesiculosus*. В настоящее время также известно, что фенольные соединения водорослей обладают антибиотическими свойствами. При изменении их концентраций слоевища водорослей подвергаются активному заселению эндо- и эпифитами. Однако, для того чтобы регуляторная способность фенольных соединений проявлялась, их концентрация в окружающей среде должна быть значительно меньшей, чем летальная, при которой наступает гибель растений.

При исследовании влияния фенолов на рост морских водорослей установлено, что их токсичность зависит от уровня проявления клеточного лизиса, обусловленного денатурацией белковых соединений протеинов, входящих в состав их клеток. Как ан-

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

Работами Лимнологического института Макса Планка (ФРГ) показано, что водное цветковое растение *Scirpus lacustris* способно утилизировать фенольные соединения с большой скоростью. Живое растение массой 300 г извлекает фенол из воды в концентрациях 10, 20, 40, 100, 200, 400 мг/л за 4, 9, 12, 29, 65, 106 дней соответственно. При этом растения хорошо адаптируются к фенолу даже при концентрации 500 мг/л.

В Авачинской губе высокие концентрации фенола наблюдаются чрезвычайно редко и обусловлены залповыми выбросами консервантов, карболовых кислот и т. д. За весь период наблюдений достоверно зарегистрированные ситуации по сильному, до 0,1 г/л, фенольному загрязнению отмечались только несколько раз и очень локально.

Нами определялось содержание фенолов в слоевищах двухлетней *Laminaria bongardiana*, собранной в разных районах Авачинской губы. Было установлено, что в зависимости от уровня загрязнения среды оно колеблется от 0,124 до 0,450 мг/кг сухой массы. Фенолы определялись также у широко распространенного в губе высшего цветкового растения *Zostera marina*. Из полученных результатов следует, что у морской травы процесс накопления фенолов выражен более отчетливо, чем у ламинарии.

Анализ литературных данных показывает, что родовой состав макрофитов, способных к синтезу фенольных соединений и выделению их в окружающую среду, весьма разнообразен. Виды, принадлежащие этим родам, встречаются и в Авачинской губе и, судя по нашим наблюдениям, являются чрезвычайно устойчивыми к загрязнению. К их числу прежде всего следует отнести представителей родов *Ulva*, *Laminaria*, *Fucus*, *Rhodomela*, *Polysiphonia*, *Pterosiphonia* и др. Вполне возможно, что способность к повышенному синтезу фенольных соединений и жизнь в среде, насыщенной экзогенными природными фенолами, появляющимися в воде в результате экскреции, обеспечивает видам этих родов определенную устойчивость к загрязнению. Возможно также, что представители этих родов способны утилизировать определенное количество фенолов и тем самым улучшать состояние среды.

Синтетические поверхностно-активные вещества в отличие от нефти и фенолов в естественных условиях в природе не встречаются. Они и стали поступать в окружающую среду сравнительно недавно. Поэтому живые организмы не выработали к ним адаптивных приспособлений.

В результате своей высокой поверхностной активности синтетические моющие вещества способны вызывать растворение белков, липидов, каротиноидов, а также диссоциацию белковых комплексов, инактивацию нефтеокисляющих и других микроорганизмов. Многие СПАВ токсичны по отношению к фито- и зоопланктону, поскольку они способны увеличивать проницаемость клеточных мембран и включаться в белки (Вербина, 1980).

У водных растений СПАВ вызывают в первую очередь нарушение целостности клеточных мембран. Процессы адаптации к этому виду загрязнителя заключаются в простом восстановлении (репарации) мембран. Это обеспечивается перестройкой метаболизма и большим расходом запасных веществ (Гапочка, 1981). Гибель растений от токсического действия СПАВ наблюдается в случае их залповых выбросов и масси-

рованного воздействия, при котором водоросли не успевают синтезировать нужное количество запасных веществ, идущих на восстановление поврежденных участков оболочек. В Авачинской губе гибели макрофитов под непосредственным воздействием СПАВ не наблюдалось, поскольку их концентрации незначительно превышают ПДК.

2.2.3. ВОЗДЕЙСТВИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

Изучением накопления тяжелых металлов и их воздействия на водоросли-макрофиты занимался ряд исследователей (Бурдин, 1982, 1985; Бурдин и др., 1982; Корякова, Саенко, 1981; Христофорова, 1985, 1989; Христофорова, Маслова, 1983; Христофорова, Малиновская, 1995; Саенко, 1988, 1990; и др.). Наиболее полны и обобщены сведения по этим вопросам в работах Н.К. Христофоровой (1989), Г.Н. Саенко (1990), К.С. Бурдина и Е.Ю. Золотухина (1998) и др. В нашей работе мы приводим лишь основные данные, необходимые для понимания происходящих процессов.

Формирование элементарного химического состава растений зависит от нескольких факторов, главными из которых являются гидрохимические особенности среды, избирательное концентрирование элементов водорослями (биофильность) и толерантность организма, обеспечиваемая генетическим контролем (Корякова, Саенко, 1981). В общем виде убывающий ряд концентрации элементов в водорослях выглядит так: $Fe > Mn > Zn > Cu > Pb > Ni > Co > Cd$ (Саенко, 1986).

Накопление тяжелых металлов в водорослях объясняется не только тем, что они адсорбируются из внешней среды, но и тем, что они играют важную биологическую роль. У этих металлов не заполнен d-подуровень, они обладают высокой каталитической активностью и сравнительно легко образуют комплексные соединения с различными группами веществ, находящимися в клетке (Северин и др., 1970; Бересков, 1971; и др.). Они постоянно в очень небольших количествах присутствуют у макрофитов и поэтому относятся к микроэлементам.

Наиболее физиологически важными для организмов являются поливалентные металлы: марганец, железо, кобальт, никель, медь, молибден, хром и двухвалентный цинк (Бойченко, 1974, 1976; Грин, 1972; Корякова, 1983; Герлах, 1985).

В результате комплексообразования они входят в состав различных ферментов, гормонов, витаминов, пигментов, липидов и других веществ. Физиологическая роль тяжелых металлов в водорослях разнообразна. Они участвуют в формировании и поддержании вторичной и третичной структур различных биополимеров (Cr, Ni, Fe, Zn, Mn, Co, Cu и др.). Ионы металлов оказывают влияние на действие более четвертой части всех известных в настоящее время ферментов. В молекулах ферментов металлы могут входить в состав активного центра, в состав простетической группы, вступать во взаимодействие с апоферментом и т. д. (Филиппович, 1985). В результате такого взаимодействия ферменты проявляют максимальную активность. Влияя на ферментативный катализ, микроэлементы оказывают воздействие практически на все стороны обмена веществ. При их участии осуществляются гликолиз (Mg, Zn), обмен нуклеотидов (Zn, Mn, Fe, Mo), азотистый (Fe, Mn, Zn, Ni, Co) и липидный (Cu, Fe, Zn, Mn) обмены, ассимиляция углеводов при фотосинтезе (Mn, Fe, Cu, Mo), дыхание (Cu, Fe) и другие процессы. Без ионов тяжелых металлов невозможны нормальный рост, развитие и размножение водорослей.

Исследования содержания микроэлементов в макрофитах Японского моря показали, что оно подвержено значительным колебаниям, зависящим от двух факторов: генотипа и экологических условий. У древнейших организмов ведущим является фактор среды обитания. По мере усложнения организмов, их строения и метаболизма на первое место выступает генетический контроль. В настоящее время установлено, что степень накопления того или иного металла водорослями зависит от их видовой принадлежности. Однако колебания в накоплении металла внутри одного вида в основном определяются экологическими факторами (Саенко, 1990).

Свет (его интенсивность и спектральный состав) является одним из основных экологических факторов, формирующих течение физиологических процессов у морских растений. Он также оказывает влияние на содержание микроэлементов в морских водорослях. Таким образом, микроэлементный состав морских водорослей зависит от целого ряда факторов.

Изменение содержания микроэлементов происходит и на различных стадиях онтогенеза. Так, для грацилярии в стадии карпоспорофита, собранной ранней весной, характерно более высокое содержание железа и титана, а в стадии тетраспорофита — кобальта и никеля (Корякова, Саенко, 1981). Как указывает Г.Н. Саенко (1990), изменение содержания микроэлементов в филогенезе и онтогенезе являются одним вектором концентрационной функции организмов во времени. Другим вектором является ритмичность процесса концентрирования.

Несмотря на то что различные металлы жизненно необходимы всем организмам, повышенное содержание оказывает негативное воздействие. По токсичности тяжелые металлы уступают только хлорорганическим соединениям и намного опережают нефтепродукты и фенолы. К числу наиболее токсичных металлов относятся ртуть, медь, цинк, кадмий, свинец, хром.

Для гидробионтов цинк обладает меньшей токсичностью, чем другие металлы. Некоторые водоросли способны к его избирательному накоплению. К ним относятся виды рода *Fucus*. У берегов Норвегии, в районах с антропогенным загрязнением, содержание Zn у *Fucus evanescens* достигало 2207 мкг/г. В Авачинской губе этот род также представлен видом *F. evanescens*, который, по данным Н.К. Христофоровой и Т.М. Малиновской (1995), тоже способен к повышенному накоплению тяжелых металлов.

Интоксикация морских водорослей медью выражается в ингибировании фотосинтеза. В дозе 301 мкг/г сухой массы наблюдается отмирание слоевищ у *Cystoseira*, а при 0,1 г/1000 л морской воды — гибель бурой ламинариевой водоросли *Macrocystis*. Судя по литературным данным, способностью к накоплению больших концентраций меди обладает также *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyta), встречающийся во флоре Авачинской губы.

Физиологическое значение свинца и его воздействие на морские водоросли изучены слабо. Многие макрофиты способны накапливать свинец без патологических морфологических изменений. К ним относятся *Scytosiphon lomentaria*, у которого содержание свинца может достигать 640 мкг/г, и виды рода *Fucus*, накапливающие его до 138,8 мкг/г.

Ртуть из всех рассмотренных выше металлов является наиболее токсичным элементом. Под воздействием анаэробных организмов она переходит в высокотоксичные жирорастворимые соединения метил- и диметилртуть, которые способны концентрироваться в живых организмах и передвигаться по пищевым цепям. В загрязненных морских водах фито- и зоопланктон аккумулирует ее в очень широком диапа-

зоне концентраций – от 0,39–0,51 до 3,80 мкг/г сухой массы (Израиль, Цыбань, 1989). Однако наиболее высокое ее содержание обнаруживается у морских макрофитов. В концентрации 0,55 мг/л ртуть угнетает жизнедеятельность водорослей и вызывает их гибель, поскольку она легко связывает сульфидные группы белков, что ведет к инактивации ферментов (Скрипник и др., 1982).

Значительное поглощение металлов водорослями, особенно бурыми, обусловлено наличием в них полисахаридов, для которых характерны ионообменные процессы. Наиболее активно они протекают у альгиновых кислот. Последние представляют собой высокомолекулярные полимеры маннуроновой и гулууроновой кислот и локализованы в клеточных стенках и межклеточной слизи. Гулууроновые кислоты обладают сродством к металлам, особенно двухвалентным. Обезвреживающим действием по отношению к двухвалентным металлам, прежде всего к свинцу, обладает другой сульфатированный полисахарид бурых водорослей – фукоидан. Высокая толерантность водорослей к металловоздействию обусловлена разными причинами: связыванием металлов в межклеточной среде, слабой или неполной непроницаемостью для металлоорганических соединений клеточных водорослевых оболочек и т. д.

К. С. Бурдин с соавторами (1990) изучали физиологическое воздействие тяжелых металлов и физиологические механизмы их накопления и выведения. Экспериментально в опытах с бурой водорослью *Sargassum pallidum*, красной *Grateloupia turuturu* и зеленой *Ulva fenestrata* было показано, что при поглощении из среды небольших доз тяжелых металлов вначале у всех видов наблюдается усиление фотосинтеза за счет активизации обменных процессов. Повышение дозы тяжелых металлов вызывает резкое снижение фотосинтеза. Тем самым подавляются механизмы регуляции минерального обмена, обеспечивающие их выведение. При продолжении токсического воздействия возникает неконтролируемое внутренними физиологическими процессами накопление металлов.

Эти же авторы показали, что уровень нормального накопления металлов у водорослей различен. Так, красные и зеленые водоросли не обладают жестким механизмом контроля за их поглощением. У бурых уровень накопления металлов является более постоянной величиной, не подверженной значительным колебаниям внутри одного вида. Другими словами, минеральный состав отдельных представителей Phaeophyta является видоспецифическим признаком (Корякова, Саенко, 1981). Именно это обстоятельство делает их чрезвычайно удобными для использования в качестве биомониторов.

Еще одной важной особенностью накопления тяжелых металлов водорослями является изменение их концентрации в слоевище в зависимости от возраста растений, фазы онтогенеза, сезона, температуры, солености и других факторов. Доказано, что разница в содержании химических элементов в различных частях слоевища (верхней, средней и нижней) как у однолетних, так и многолетних видов может изменяться в 2,5–4 раза, в отдельных случаях в 9 раз. Особенно резко эта разница выражена между активно растущими частями слоевища и старыми, многолетними, выполняющими функцию сохранения запасных веществ (Бурдин, Полякова, 1984).

В нормальных, не измененных антропогенным воздействием условиях обитания сезонные изменения минерального состава у представителей Rhodophyta, Phaeophyta и Chlogophyta не превышают 2–5-кратного (Корякова, Саенко, 1981).

Авачинская губа, как уже говорилось, характеризуется сильным металлическим загрязнением. В ходе изучения процессов антропогенной деструкции макрофитобен-

са мы провели специальное исследование, направленное на определение способности наиболее массового вида — *Laminaria bongardiana* к накоплению тяжелых металлов (Березовская, Клочкова, 1995). Использовались двухлетние растения, собранные в сентябре. Отбор проб был осуществлен на 8 участках восточного (городского) побережья Авачинской губы и в соседней бух. Саранная. Растения собирались в сублиторальной кайме во время сизигийных отливов. Материал для исследования брали в виде высечек из верхней, средней и нижней частей пластины. Готовили среднюю пробу, в которой стандартными методами анализа определяли содержание различных металлов: свинца, ртути, меди, цинка, кадмия и хрома. Полученные результаты представлены в табл. 2.1.

Таблица 2.1

Содержание тяжелых металлов (мг/кг сухой массы) у двухлетних растений *Laminaria bongardiana* из Авачинской губы и бух. Саранная

Место сбора материала	Pb	Hg	Cu	Zn	Cd	Cr
Бух. Моховая:						
у глубоководного выпуска	2,50	<0,001	0,1	37,5	0,110	<0,005
на 200 м к югу от глубоководного выпуска						
м. Сероглазка	6,25	0,009	2,25	25,1	0,075	1,750
У выпуска очистных сооружений	9,10	0,007	<0,005	24,9	0,200	<0,005
У насыпной дамбы судоремзавода	5,00	<0,001	<0,005	25,3	0,150	<0,005
Сопка Никольская, у глубоководного выпуска	80,20	0,007	<0,005	137,5	0,325	16,25
Бух Завойко:						
бух. Ильичева	0,95	<0,001	<0,005	22,5	0,080	<0,005
м. Западный	0,1	<0,001	<0,005	18,7	0,065	<0,005
Горло губы, м. Вилкова	<0,01	0,006	<0,005	13,80	0,070	<0,005
Бух. Саранная	<0,01	<0,001	<0,005	11,25	0,050	<0,005

Как видно из приведенных данных, у *L. bongardiana* хорошо выражена способность к накоплению больших количеств тяжелых металлов. Их содержание меняется в очень широких пределах от одного участка к другому, что напрямую зависит от уровня загрязнения окружающей среды. Так, содержание свинца в водорослях изменяется от 0,01 до 80,2 мг/кг. Минимальные значения наблюдались в горле губы, у м. Вилкова (0,01 мг/кг), и у п-ова Завойко (0,1 мг/кг), максимальные — в районе, примыкающем к глубоководному выпуску у сопки Никольская (80,2 мг/кг). Растения из этого района представляли собой уродливые карликовые, искореженные, сплошь обросшие гидроидами, очень ломкие, покрытые слизью слоевища с резким неприятным запахом.

Самое высокое содержание меди наблюдалось у растений, собранных у глубоководного выпуска в бух. Моховая и особенно в районе, расположенном на расстоянии 200 м к югу от него. Можно предположить, что через этот выпуск идут отходы производства, содержащие медь. В растениях из всех остальных районов Авачинской губы содержание меди было незначительным.

Самое высокое содержание хрома (16,25 мг/кг сухой массы) наблюдалось у растений, собранных у глубоководного выпуска у сопки Никольской. Это указывает на то, что сточные воды выпуска содержат его в самых больших количествах. В пробах, собранных у глубоководного выпуска бух. Моховая, его содержание почти в 10 раз ниже, но также достаточно высокое. В остальных районах оно низкое, близкое к фоновому.

Содержание в водорослях, собранных вдоль городского побережья, ртути, цинка и кадмия, практически во всех случаях оказались более высоким, чем в пробах из чистого района (бух. Саранная), но такого высокого накопления, как свинца, хрома и меди, не наблюдалось.

В настоящее время ПДК по тяжелым металлам для водорослей-макрофитов отсутствуют, что осложняет сравнительную оценку уровня их накопления. Поэтому их содержание в водорослях, собранных в бух. Саранная, мы рассматривали как фоновое, свойственное чистым водам Авачинского залива. Содержание каждого из элементов у *Laminaria* из бух. Саранная приняты за условную единицу, на основании чего было определено, во сколько раз накопление тяжелых металлов в различных районах Авачинской губы превышает их фоновые значения (табл. 2.2).

Таблица 2.2

Превышение содержания тяжелых металлов у *Laminaria bongardiana* из Авачинской губы по сравнению с фоновыми значениями (раз)

Место сбора материала	Pb	Hg	Cu	Zn	Cd	Cr
Бух. Моховая:						
у глубоководного выпуска	250	1	20	3,3	2,2	1
в 200 м к югу от глубоководного выпуска	625	9	450	2,2	1,5	350
м. Сероглазка	910	7	1	2,2	4,0	1
У выпуска очистных сооружений						
У насыпной дамбы судоремзавода	500	1	1	2,2	3,0	1
Сопка Никольская, у глубоководного выпуска	8020	7	1	12	6,5	3250
П-ов Завойко:						
бух. Ильичева	95	1	1	2,0	1,6	1
М. Западный	10	1	1	1,7	1,3	1
Горло губы, м. Вилкова	1	6	1	1,2	1,4	1

Анализ данных еще раз показывает, что значительному загрязнению тяжелыми металлами подвержены растения из внутренней части Авачинской губы. Так, превышение фоновых значений по свинцу составляло в бух. Моховая 250–625 раз, у м. Сероглазка – 910 раз, у ПКСРМЗ – 500 раз и в районе сопки Никольская – 8020 раз; по хрому: в бух. Моховая – 350 раз, в районе сопки Никольская – 3250 раз; по меди: в бух. Моховая – 200–450 раз. Аномально высокие значения обнаруживаются вблизи глубоководных выпускных коллекторов и в прилежащих к ним участках, особенно в районе сопки Никольская. В настоящее время *Laminaria bongardiana* в этом районе уже исчезла.

2.3. УСТОЙЧИВОСТЬ ВОДОРосЛЕЙ К ЗАГРЯЗНЕНИЮ

Для характеристики степени загрязнения водной среды, как это указывалось в предыдущей главе, используется четырехступенчатая градация, при которой по разным уровням ПДК различных поллютантов выделяются условия среды, характеризую-

ишися как олиготоксичность, мезотоксичность, политоксичность и гипертоксичность (Брагинский, 1985). В практике альгологических исследований при проведении сапробиологического анализа региональную флору обычно делят на три группы: полисапробные виды — самые устойчивые к загрязнению, мезосапробные — приспособленные к невысоким уровням загрязнения, и олигосапробные — не выносящие загрязнения (Калугина-Гутник, 1975). При таком делении водорослей в полисапробную группу включаются как виды максимально устойчивые к загрязнению, так и способные существовать в условиях сильного загрязнения, при сильном изменении физиологического состояния и ценотической роли. В группу олигосапробных водорослей попадают виды, не выносящие загрязнения и нормально развивающиеся в условиях слабого загрязнения. Таким образом, деление на три сапробные группы дает некоторую неопределенность характеристик устойчивости видов к загрязнению. Кроме того, возникает затруднение при определении, к каким из четырех выделенных выше условий среды приурочены виды из трех сапробных групп.

Для более точной характеристики устойчивости макрофитов к загрязнению мы делим всех представителей изученной нами флоры не на три, а на четыре сапробные группы: полисапробные, мезосапробные, олигосапробные и стеносапробные. При этом понятие «сапробность» мы рассматриваем как эквивалент понятия «таксобность».

В принятой нами системе к стеносапробным видам относятся обитатели чистых горных вод, которые при минимальном загрязнении среды начинают сокращаться в количестве; к олигосапробным — встречающиеся в условиях слабого, едва выраженно-го загрязнения и выпадающие при его усилении; к мезосапробным — макрофиты, не встречающиеся в условиях политоксичности, а также виды, у которых в условиях очень сильного загрязнения резко выражено снижение ценотической роли, репродуктивных функций и отчетливо проявляются аномалии развития; и, наконец, к полисапробным видам мы относим таких представителей флоры, которые в условиях политоксичности при изменении морфофизиологического состояния сохраняют или даже увеличивают свою ценотическую роль.

Изучение макрофитобентоса Авачинской губы позволило выделить в нем разные по отношению к загрязнению группы водорослей-макрофитов: полисапробные, мезосапробные, олигосапробные и стеносапробные (Клочкова, Березовская, 1998а, б; Klochkova, T. Klochkova, 1998). Для этого использовались данные флоро-ценотических съемок, проводившихся с различной периодичностью с 1987 по 1999 г. на разных по уровню загрязнения участках побережья. При этом учитывались самые разные признаки: морфофизиологическое состояние растений, биология развития, зрелость, изменение ценотической роли и др. Кроме этого анализировались литературные данные, характеризующие отношение тех или иных видов и родов водорослей к загрязнению (Виноградова, 1974; Калугина-Гутник, 1970, 1975; Макиенко, 1980; Клочкова, 1984, 1986; Santolaria et al., 1997; и др.).

Наши исследования показали, что отнесение разных видов водорослей к тому или другому сапробному комплексу не всегда определяется их токсикорезистентностью, т. е. способностью переносить определенный уровень загрязнения. Зачастую их исчезновение из того или иного района зависит не от их собственного отношения к загрязнению, вызванному разрушением среды обитания или исчезновением видов, с которыми они тесно связаны.

Например, микроскопические эпи- и эндофиты нередко исчезают из флоры загрязненных участков побережья в результате того, что изменения у их хозяев-базитов метаболических процессов изменяет среду их обитания (состав межклеточного вещества, количество и состав выделяющейся экзогенной органики, обеспечива-

ющей привлечение спор эпифитов и т. д.). Можно утверждать, что именно по этой причине из флоры Авачинской губы исчезли *Meilodiscus spetsbergensis*, *Rhodophysema nagaii*, *Rhodophysema elegans*, виды рода *Acrochaetium*, отдельные микроскопические эпифитные представители порядка *Ectocarpales*, а также некоторые другие облигатные эпифиты ламинариевых водорослей и зостеры.

Некоторые красные водоросли, встречающиеся в Авачинской губе, содержат в своем составе достаточно большое количество полисахаридов (Usov, Klochkova, 1992), способных инактивировать токсические элементы, особенно тяжелые металлы. При существующем уровне загрязнения они могли бы еще произрастать в губе. Однако на определенном этапе деградации сообществ ряд этих видов исчез, в частности багрянки, содержащие каррагинан. Это объясняется тем, что при высоком уровне загрязнения органикой в воде образуется органоминеральная взвесь и протекает интенсивное детритообразование. Взвешенный материал опускается на дно. Седиментация взвеси вызывает омертвление корок кораллиновых водорослей и гибель других организмов, которые ограничивают перемещение подвижных грунтов при волнении, придонных течениях и т. д. В результате происходит засыпание жестких грунтов детритным илом и песком или обрастание их сплошной щеткой мидий. Очевидно, что в таких условиях среды многие багряные водоросли не могут развиваться.

Исчезновение ряда глубоководных видов — *Thalassiophyllum clathrus*, *Laminaria dentigera*, *Constantinea rosa-marina*, *Hommersandia palmatifolia*, *Schizymenia pacifica* и др. — объясняется тем, что при существующей мутности воды уровень освещенности дна резко снижается. В результате уменьшения фотосинтетически активной радиации эти виды не способны нормально развиваться на глубинах, где они обычно встречаются.

Помимо состояния водной среды и химического состава водорослей на их способность адаптироваться к неблагоприятным воздействиям влияет морфология слоевищ. Наши наблюдения показали, что в условиях поли- и мезосапробности одними из первых погибают корковые водоросли, входящие в состав родов *Lithoderma*, *Ralfsia*, *Peyssonellia*, *Hildendrandtia*, *Lithothamnion*, *Phymatholithon*, *Clathromorphum*, *Leptophyllum* и др. У них очень легко повреждается апикальная меристема, расположенная по всей верхней поверхности корки. Из-за повышенной мутности воды они испытывают недостаток света. Их физиологическое состояние резко ухудшается, и они покрываются биообрастанием.

В составе полисапробных (политаксобных) представителей бентосной флоры чаще встречаются виды с пластинчатым строением слоевища. Этому факту мы даем следующее объяснение. Водоросли-макрофиты связаны со средой обитания всей поверхностью слоевища. Через нее происходит потребление веществ из внешней среды и выделение продуктов жизнедеятельности. Пластинчатая форма обеспечивает значительно меньший контакт поверхности растения со средой по сравнению с многократно разветвленными кустиками слоевищами. Следовательно, такие виды испытывают меньшее негативное воздействие среды.

Устойчивость водорослей к загрязнению зависит также от их биологии. Несомненные преимущества для выживания в неблагоприятной среде имеют виды с короткими циклами развития, а также виды с изоморфными циклами, поскольку диапазон требований к условиям среды у них более узкий, чем у видов, имеющих гетероморфные циклы развития.

Таким образом, устойчивость водорослей к загрязнению является функцией многих составляющих: биохимического состава, морфологии, физиологии, биологии раз-

вития и т. д. В одних случаях она определяется оптимальным сочетанием большинства характеристик, способствующих выживанию видов, в других можно выделить определяющий фактор. Например, очень короткие жизненные циклы и чрезвычайная простота организации позволяют представителям рода *Ulothrix* выживать даже в гиперсапробной среде, а накопление альгинатов у ламинариевых способствует их выживанию в полисапробных условиях.

Неспособность вида адаптироваться к условиям среды может определяться всего одним конкретным фактором. Поэтому отнесение вида к той или иной группе сапробности может быть сделано только на основе длительного изучения его ответных реакций на разный уровень антропогенного воздействия в естественных условиях среды.

ГЛАВА 3

ФЛОРА АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ И ЕЕ АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ

3.1. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ФЛОРЫ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ

Начало изучению флоры Авачинской губы положили сборы водорослей, выполненные натуралистами военных экспедиций, проводившихся в XIX в. Первая сохранившаяся коллекция камчатских водорослей, содержащая образцы из Авачинской губы, была собрана во время первой русской кругосветной экспедиции Ф.И. Крузенштерна (1821–1822 гг.). Часть собранного материала была передана в коллекцию Императорского ботанического сада – ныне Ботанический институт им. В.Л. Комарова (БИН РАН), г. Санкт-Петербург. Другая часть водорослевой коллекции попала к шведскому альгологу Я. Агарду.

В период с 1825 по 1829 г. в российских водах Азии и Америки участниками экспедиции Ф.П. Литке Г. Мертенсом, Ф.А. Кастальским и А. Постельсом был собран обширный альгологический материал, включающий и сборы из Авачинской губы. Они были переданы в Императорский ботанический сад и использованы для составления первой для северных районов Тихого океана альгофлористической сводки (Постельс, Рупрехт, 1840). Часть этих образцов сохранилась до настоящего времени в коллекции БИН РАН.

После экспедиции Ф.П. Литке до конца 80-х гг. XIX в. сбор альгологических материалов в обсуждаемом районе проводился эпизодически. Научную ценность среди них представили коллекции, попавшие на хранение в БИН РАН. В результате к началу XX в. в Авачинской губе был собран лишь небольшой разрозненный по времени сбора материал, который не давал представления о ее флоре и растительности.

Первое планомерное альгологическое исследование губы было проведено во время работы комплексной Камчатской экспедиции в 1908–1909 гг. Она финансировалась крупным российским промышленником Ф.П. Рябушинским и известна в истории науки как «Экспедиция Рябушинского». Ее участники, сотрудники Ботанического института Н.Н. Воронихин и П.В. Савич, собрали обширную коллекцию сухих и фиксированных водорослей. Результаты ее обработки были опубликованы ими в трудах экспедиции (Воронихин, 1914; Савич, 1914).

Работа П.В. Савича содержала первое для Авачинской губы подробное описание распределения водорослей. Оно было составлено по результатам альгологического обследования, проведенного практически вдоль всего побережья губы. Несмотря на то что к настоящему времени таксономические данные в ней устарели, эта работа содержит ценнейшие сведения по распределению водорослей и развитию водорослевого пояса в пределах Авачинской губы. Позднее материалы, собранные во время этой экспедиции, использовались различными исследователями для монографических ре-визий (Виноградова, 1974; Макиенко, 1971; Клочкова, 1980, 1986; и др.).

Огромное значение для изучения флоры Авачинской губы имели работы Е.С. Зиновой (1933, 1954), которая предприняла обработку всех упомянутых выше камчатских материалов. Материалы ее публикаций дают возможность установить места, в которых были собраны описываемые ею образцы водорослей. При составлении списка альгофлоры она широко использовала довоенные сборы водорослей, произведенные сотрудниками Камчатской гидробиологической морской станции (КГМС) Государственного гидрологического института. Эта станция была создана в 1931 г. Ее организатором был известный гидробиолог П.В. Ушаков, а первыми сотрудниками К.А. Виноградов (заведующий станцией), Н.Н. Спасский (гидробиологические наблюдения), М.Ю. Бекман (гидрологические исследования).

Сотрудниками станции проводились первые комплексные исследования Авачинской губы. Были собраны и бентосные водоросли. Наиболее полно в альгологическом отношении оказалось изученным юго-восточное побережье губы, поскольку именно там, в долине р. Гремучка, в небольшом деревянном доме располагалось здание станции. Собранные сотрудниками КГМС альгологические материалы использовались ими для написания отчетов и диссертаций, но, к сожалению, остались неопубликованными. Особый интерес представляет докторская диссертация К.А. Виноградова (1948). На то время это была наиболее полная и комплексная сводка по флористической системе юго-восточной Камчатки, включавшей и Авачинскую губу. В ней приводятся скупые сведения и по макрофитобентосу губы.

С конца 30-х и до начала 70-х гг. систематические исследования в губе не проводились. Водоросли собирались эпизодически и, как правило, поступали в гербарий ИБМ. Позже они использовались для монографических обработок и ревизий различных таксономических групп водорослей: ламинариевых (Петров, 1972, 1973, 1975), ульвовых (Виноградова, 1974, 1979), делессериевых (Зинова, 1965), гигартиевых (Макиенко, 1971), кораллиновых (Клочкова, 1980; Клочкова, Демешкина, 1985), а также некоторых других красных водорослей (Перестенко, 1975, 1976, 1977, 1982, 1983а, 1984, 1986, 1988 и др.).

В 1970 г. в Авачинской губе работала гидробиологическая экспедиция Института биологии моря (ИБМ) ДВНЦ АН СССР. В ее задачу входило изучение донного населения литоральной зоны шельфа. Один из авторов книги — Н.Г. Клочкова — принимала участие в работе этой экспедиции как морской ботаник. Собранные альгологические материалы частично были использованы ею для составления и дополнения флористических списков разных районов Камчатки (Клочкова, 1977; Виноградова и др., 1978). Сведения же по количественному распределению водорослей в Авачинской губе остались неопубликованными. Они используются в данной работе для описания исходной растительности Авачинской губы.

В 80-х гг. в связи с организацией в г. Петропавловске-Камчатском отдела ИБМ ДВНЦ — ныне Камчатский институт экологии и природопользования (КИЭП) ДВО РАН — и появлением в нем лаборатории бентосных сообществ исследования биоты Авачинской губы стали носить регулярный характер. Сотрудниками лаборатории изучались бентос и сообщества обрастаний антропогенных субстратов (Селиванова, 1987; Михайлов, 1989; Ошурков и др., 1989). Наиболее полно результаты обработки флористического и фаунистического материалов были опубликованы в сборнике «Гидробиологические исследования в Авачинской губе» (1989). Кроме работ отдельных авторов в нем представлен список всех обнаруженных в губе видов водорослей-макрофитов. Он был составлен О.Н. Селивановой, которая обработала собранный лабораторией материал под руководством Н.Г. Клочковой.

С начала 90-х гг. альгологические и альгохимические исследования в Авачинской губе начали проводить авторы данной монографии. Работа велась в рамках выполнения темы «Постановка биологического мониторинга в Авачинской губе с целью определения ее загрязнения и поиска путей биорекультивации». Выполнение научных исследований по теме в разные годы финансировалось администрацией Камчатской области, Государственным комитетом по охране окружающей среды Камчатской области, Камчатским отделением Дальневосточного морского фонда. Это дало возможность вести долговременные наблюдения и регулярный сбор водорослей в литоральной и сублиторальной зонах шельфа. Обработка огромного объема фактического материала (гидробиологического и гидрохимического) дала возможность выявить направления, скорость и этапы антропогенной трансформации флоры в Авачинской губе.

Для оценки суммарного антропогенного воздействия на флору и растительность Авачинской губы были проведены многолетние исследования на разных уровнях организации макрофитобентоса: организменном, популяционном, ценогическом и флористическом. Некоторые из полученных результатов были опубликованы (Березовская, Клочкова, 1995; Клочкова, Березовская, 1996а,б, 1998а,б; Klochkova, Berезovskaya, 2000; N. Klochkova, T. Klochkova, 1998; и др.), но большая их часть публикуется впервые.

3.2. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ

Публикуемый ниже список Авачинской губы включает в себя виды, которые были распространены в ней до 1970 г. включительно, и является ретроспективным. Он был составлен на основе критического анализа ранее опубликованных для этого района материалов, а также собственных опубликованных и неопубликованных данных.

Помимо видов, реально обнаруженных в Авачинской губе, в список включены еще шесть не указывавшихся ранее (около 3,5% от всей флоры). Основанием для этого послужили следующие соображения. Эти виды, будучи очень редкими, встречаются в соседних районах Авачинского залива в биотопах, которые достаточно обычны для Авачинской губы. Они приурочены к бентосным сообществам, ранее распространенным в губе, и консортивно связаны с видами, которые прежде были в ней обычными. В силу сложности сбора и систематической обработки они, скорее всего, в прежних сборах остались неидентифицированными и поэтому не вошли в опубликованные ранее списки видов. К началу наших регулярных исследований Авачинская губа уже испытывала сильное антропогенное загрязнение, в результате которого в 90-х гг. они могли исчезнуть.

Для каждого вида в аннотированном списке дается краткое описание строения. приводятся сведения по экологии, биологии и хорологии. В биологической характеристике указывается географическое распространение, по которому косвенно можно судить о его термотипии, и тип жизненного цикла, знание которого, на наш взгляд, дает возможность более полно судить о способности вида к адаптации. Приводятся

ведения о распространении и ценотической роли видов, которую они играли в 1970, 1991 и 1999 гг. Отдельно рассматривается отношение видов к загрязнению и определяется их принадлежность к одной из сапробных групп.

3.2.1. ОТДЕЛ CHLOROPHYTA – ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Порядок SIPHONOCLEDALES (Blackm. et Tansl.) Oltm.

Семейство Cladophoraceae (Hass.) Cohn.

Cladophora speciosa Sakai – Кладофора красивая

Sakai, 1964: 35, fig. 13, 14; tab. 5, fig. 2; Виноградова, 1979: 34, рис. 12; Ключова, 1996а: 13, рис. 3, а.

Описание. Слоевище в виде слабозазветвленных светло-зеленых или белесых ветвистых поникающих тонконитевидных кустиков до 20 см и более высотой. Прикрепляется к субстрату или свободноплавающая, часто спутана с другими нитчатыми водорослями в тинообразные комки. Нити, образующие кустики, однорядные, 60–90 (20) мкм толщиной в центральной части и 10–40 мкм толщиной у вершины слоевища, состоят из многоядерных сегментов, имитирующих клетки. Их длина в средней и верхней частях слоевища превышает толщину в 5–15 раз. Ветвление нитей боковое, псевдодихотомическое, в исключительных случаях трихотомическое. В случае образования боковой ветви перегородки между нижним и двумя верхними клеточными элементами всегда равновелики, симметричны и располагаются под углом к центральной оси материнской клетки. Размножается зооспорами и гаметамии.

Экология. Предпочитает мелководные, хорошо прогреваемые во время отлива песчано-галечные и галечно-щебенчатые защищенные от сильного волнения участки морского дна. Отрываясь от грунта, часто цепляется за другие водоросли, имеющие жесткие разветвленные слоевища, например *Rhodomela*, *Neorhodomela*, и таким образом закрепляется. Может развиваться в супралиторальных и литоральных ваннах верхнего горизонта литорали. В стоячей прогреваемой воде спутанную тинообразную массу водорослей часто окружают пузырьки воздуха и пена. Это говорит о повышенном метаболизме и активном выделении в окружающую среду газообразных веществ. Хорошо переносит сильное опреснение, что в целом свойственно многим представителям зеленых водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид; эфемер, цикл развития изоморфный. Принадлежит к многочисленному роду, широко распространенному в теплоумеренных и субтропических водах Мирового океана. Характеризуется коротким периодом вегетации одной генерации. Развивается преимущественно в теплую половину года. В теплых водах на нитях *Cladophora* могут развиваться микроэпифиты из порядка *Strochaetiales*, но сам этот вид никогда не встречается в качестве эпифита.

Распространение до 1970 г. Встречался относительно часто в сообществе *Zostera* в районах, расположенных между бух. Раковая и м. Сигнальный и в южной части Авачинской губы. В горле губы обитал реже. **Распространение до 1991 г.** Сократил своё присутствие. Современное распространение. В

последние годы очень редко встречался у открытой стороны п-ова Завойко, в бух. Турпанка. Полностью исчез из бух. Раковая, из кутовой части и горла губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Ответной реакцией на слабое загрязнение являются бурный хаотический рост слоевища, приводящий к его чрезмерному разрастанию, резкие перепады в толщине соседних клеток, а также усиление обрастания слоевища микроэпифитомом.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид. Хорошо приспособлен к экстремным условиям. В условиях гиперэвтрофикации и токсичности не выживает.

Rhizoclonium tortuosum (Dillw.) Kütz. — Ризоклониум извилистый

Silva et al., 1996: 787. — *Chaetomorpha tortuosa* (Dillw.) Kleen, Виноградова, 1986: 16, рис. 3–4; Ключкова, 1996а: 13, рис. 6, б. — *C. cannabina* auct. non Aresch.: Scagel, 1966: 83, pl. 33, fig. F–H.

Описание. Слоевище в виде неразветвленных жестких темно-зеленых, грязно-зеленых или оливкового цвета нитей длиной до 7 см. Состоит из одного ряда клеточных сегментов. Нити обычно неприкрепленные, свободноплавающие, спутанные и перекрученные друг с другом, иногда они прикрепляются к субстрату очень длинным базальным сегментом. Его основание тогда расширяется и принимает форму лопастного диска. Многоядерные клеточные сегменты, составляющие нити, длиннотолстые, у вершины до 140 мкм толщиной, без перетяжек в местах сочленения. Отношение длины клеточных сегментов к ширине составляет 1–4:1. Оболочки клеточных сегментов тонкие. Размножение: бесполое — зооспорами, половое — гаметами, вегетативное — путем фрагментации таллома.

Экология. Растет на скалистой, каменисто-песчаной литорали в условиях слабой или умеренной прибойности. На прогреваемом мелководье в условиях пониженного прибоя вместе с другими водорослями образует значительные свободноплавающие скопления. В прибойных местообитаниях встречается в виде неприкрепленных нитей, опутывающих другие водоросли.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Цикл развития изоморфный. Принадлежит к широко распространенному, достаточно многочисленному роду. Эфемер с коротким периодом вегетации. В Авачинской губе появляется с середины весны, до осени развивается несколько генераций вида. Обычно не имеет эпифитов и сам не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Отмечался в растительных сообществах в горле Авачинской губы, в бухтах Раковая, Сельдевая, Сероглазка, у м. Казак, т. е. практически повсеместно. Распространение до 1991 г. Сохранял свое распространение. Современное распространение. Сохраняет своё почти повсеместное присутствие по всему побережью губы, но биомасса вида резко сократилась. В летний период встречается даже в гипертонических условиях, например, в бух. Сероглазка.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях мезо- и гипертоничности резко сокращается продолжительность вегетации, верхняя часть нитей быстро отмирает и чернеет, живыми остаются клеточные сегменты, расположенные в базальной части.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид. Хорошо переносит разные виды загрязнения. В мезотрофных условиях увеличивает свое присутствие. Выживает в условиях гиперэвтрофикации и токсичности.

***Chaetomorpha melagonium* (Web. et Mohr.) Kütz. —
Хетоморфа черноногая**

Виноградова, 1986: 25, рис. 1, 2; Клочкова, 1996а: 14, рис. 5, а.

Описание. Очень жесткие прикрепленные к грунту темно-зеленые или зеленовато-сизые нити до 8 см длиной. Растет тесными группами, образующими плотные дерновки. Клеточные сегменты, составляющие нить, до 780 мкм толщиной, цилиндрические, едва заметные, без перетяжек в местах сочленения. Их длина превышает толщину в 1–3 раза.

Экология. Достаточно редкий представитель флоры. Растет в нижнем и среднем горизонтах полуприбойной литорали, на скальном грунте и на пологих скалистых платформах на заиленных участках, часто среди других зеленых водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Биполярный арктическо-бореально-нотальный вид с изоморфным циклом развития. Эфемер. Период вегетации короткий, весенние генерации вида более многочисленные, чем летние. Олигосапробный вид, предпочитающий хорошо аэрируемые воды. Никогда не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Был чрезвычайно редок. **Распространение до 1991 г.** Еще встречался в горле губы. **Современное распространение.** В последние годы во внутренней части губы и у восточного берега горла не встречается, а у западного очень редок.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружен.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к олигосапробным видам.

***Chaetomorpha linum* (Müll.) Kütz. — Хетоморфа льняная**

Виноградова, 1979: 43, рис. 19; Клочкова, 1996а: 14, рис. 6, а.

Описание. Вялые белесые светло-зеленые или зеленовато-оливковые мягкие на ощупь длинные, до 15 см, нити, обычно не прикрепленные к грунту, плавающие свободно, спутывающиеся и образующие тину. Клеточные сегменты, составляющие нить, цилиндрические или слегка раздутые в центральной части, до 650 мкм толщиной. Их длина превышает толщину в 2–3 раза. Оболочки сегментов слабоутолщенные. Размножается зооспорами и гаметами.

Экология. Достаточно обычный вид литоральной флоры. Растет в среднем горизонте литорали. На мелководье в защищенных местообитаниях в условиях слабого и среднего органического загрязнения встречается в массовом количестве, часто с другими неприкрепленными, плавающими свободно водорослями или среднелиторальными.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Бореально-тропическо-нотальный вид с изоморфным жизненным циклом. Эфемер. Период вегетации короткий, в течение года образует несколько генераций. Способен к вегетативному размножению, которое осуществляется посредством фрагментации нитей и продолжением роста фрагментов, однако это явление наблюдается реже, чем у *R. tortuosum*. Макроскопических эпифитов не имеет и сам не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Отмечался у м. Вилкова, бух. Моховая, был, по-видимому, обычным, достаточно распространенным видом. **Распространение до 1991 г.** Сократил присутствие и исчез из внутренней части губы, од-

нако в мезосапробных условиях в районах с хорошим водообменом, например у открытой части п-ова Завойко, в самое теплое время года формировал значительные скопления. *Современное распространение*. Полностью исчез из горла губы, чрезвычайно редко встречается у п-ова Завойко.

Экологическая и тератологическая изменчивость. При сильном фенольном и нефтяном загрязнении происходит резкое уменьшение толщины (до 160–200 мкм) и длины нитей. Не переносит хронического нефтяного загрязнения, видимо, потому, что будучи неприкрепленным постоянно контактирует с поверхностным покрытым нефтяной пленкой слоем воды. В условиях загрязнения обильно обрастает диатомовыми водорослями и теряет зеленую окраску.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

***Rhizoclonium implexum* (Dillw.) Kütz. — Ризоклониум переплетенный**

Scagel, 1966: 73, pl. 33, fig. A–B; Виноградова, 1979: 40, рис. 16; Ключкова, 1996а: 15.

Описание. Слоевище в виде вялых бледно-зеленых неразветвленных нитей до 1 см высотой и 16 мкм шириной. В исключительных случаях возникают редкие короткие ветви первого порядка. Клеточные сегменты, составляющие нить, цилиндрические, без перетяжек в местах соединения, их длина превышает ширину в 1,5–8 раз. Толщина клеточных сегментов от основания к вершине нити не изменяется. Хлоропласт в виде цельной или перфорированной пластины.

Экология. Встречается, как правило, в неприкрепленном состоянии в ассоциациях водорослей верхних горизонтов литорали, заметных скоплений не образует. Обнаружен в обрастании антропогенных субстратов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Мультизональный вид с изоморфной сменой поколений. Эфемер. Не эпифитирует. В массовом количестве встречался в конце июля и в августе.

Распространение до 1970 г. Был обнаружен однажды в горле губы, но, судя по всему, имел более широкое распространение. **Распространение до 1991 г.** Встречался в горле губы и в бух. Большая Лагерная. **Современное распространение.** Встречается у насыпного мола в бух. Большая Лагерная среди водорослей, у п-ова Завойко со стороны горла.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неизучена. **Отношение к загрязнению.** Отнесен колигосапробным видам.

***Rhizoclonium riparium* (Roth) Harv. — Ризоклониум прибрежный**

Scagel, 1966: 74, pl. 32, fig. A–E; Виноградова, 1979: 40, рис. 17.

Описание. Нити до 30 мкм шириной, вялые, темно-зеленые, неразветвленные. Клеточные сегменты, составляющие нить, цилиндрические, их длина превышает ширину в 1–4 раза. Перетяжки в местах соединения клеток не образуются. Толщина клеточных сегментов от основания к вершине нити почти не изменяется. Строение хлоропласта и экология как у предыдущего вида.

Экология. Встречается, как правило, в неприкрепленном состоянии, образует самостоятельно или вместе с другими видами свободноплавающие массы, но заметных скоплений не создает. Очень редко встречается в верхнем горизонте литорали, в местах подтока пресных вод.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Мультизональный широко распространенный вид с изоморфной сменой поколений. Эфемер. Свойственно вегетативное размножение.

Распространение до 1970 г. Был обнаружен однажды у сопки Никольская. Распространение до 1991 г. Уп-ова Завойко, бух. Турпанка. Современное распространение. Встречается у насыпного мола в районе, расположенном в бух. Большая Лагерная, среди водорослей.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. Отношение к загрязнению. Отнесен к полисапробным видам.

Порядок ULOTRICHALES Borzi

Семейство ULOTRICHACEAE Kütz.

Ulothrix implexa (Kütz.) Kütz. — Улотрикс перепутанный

Scagel, 1966: 28, pl. 16, fig. I, J; Виноградова, 1979: 55, рис. 28; Клочкова, 1996а: 16, рис. 8, а.

Описание. Однорядные неразветвленные слизистые светло-зеленые нити до 1 см длиной и 12–23 мкм шириной. Клетки располагаются в общем слизистом чехле, их размеры от основания к вершине нити постепенно увеличиваются. Длина клеток, составляющих нить, равна или меньше ширины. Хроматофор пристенный, пластинчатый, в виде незамкнутого пояска. Прикрепляется базальной клеткой, но часто встречается в неприкрепленном состоянии среди других зеленых нитчатых водорослей. Размножается фрагментацией нитей, акинетоспорами, зооспорами и гаметами. Фертильные клетки слабо раздуты, почти тех же размеров, что и вегетативные, но с более плотным содержимым.

Экология. Встречается в верхнем горизонте литорали среди других водорослей, обычно в условиях опреснения, в очень ограниченном количестве и достаточно редко.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Имеет изоморфную смену поколений. Эфемер с очень коротким периодом вегетации одной генерации. Может размножаться вегетативно, путем фрагментации нитей. Очень редко эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Неизвестно. Распространение до 1991 г. Неизвестно. Современное распространение. Широкого распространения, судя по всему, никогда не имел, ныне встречается в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

Ulothrix flacca (Dillw.) Thur. — Улотрикс повислый

Scagel, 1966: 27, pl. 16, fig. C–H; Виноградова, 1979: 56, рис. 30; Клочкова, 1996а: 17, рис. 8, в.

Описание. Однорядные неразветвленные слизистые ярко-зеленые, в затененных местах темно-зеленые нити до 3 см длиной и 35–50 мкм шириной в верхней части. Хроматофор пристенный, в виде незамкнутого пояска, занимает всю длину клет-

ки. Толщина нити от основания к вершине постепенно увеличивается почти в 2,5 раза. Длина клеток много меньше их ширины. Размножение как у предыдущего вида.

Экология. Редкий для флоры вид с ограниченным распространением. Скоплений не образует. Встречается в верхнем горизонте литорали, редко в сублиторали на глубине 1–2 м, а также в обрастании судов, причальных стенок и других антропогенных субстратов. Свободноживущий и часто как эпифит.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Биполярный арктическо-бореально-нотальный вид. Эфемер с изоморфной сменой поколений. Свойственно вегетативное размножение.

Распространение до 1970 г. Имел широкое распространение. **Распространение до 1991 г.** Стал более массовым. **Современное распространение.** Встречается в массовом количестве во многих пунктах восточного и западного побережий, образует самостоятельную или смешанную с *Urospora penicilliformis* группировку.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях сильного загрязнения нарушается строение хроматофоров, уменьшается размер нитей.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

***Ulothrix pseudoflaccida* Wille – Улотрикс ложноповислый**

Виноградова, 1979: 56, рис. 29, табл. 4, 6–7; Клочкова, 1996а: 17, рис. 8, б.

Описание. Однорядные неразветвленные слизистые светло-зеленые нити до 3 см длиной. Ширина клеток от основания к вершине постепенно увеличивается от 8–15 мкм до 30 мкм. В фертильной части она достигает 25–80 мкм. Длина клеток, составляющих нить, 6–11 мкм, что равно или в 1,5–2 раза больше ширины. Хроматофор пристенный пластинчатый, в виде незамкнутого пояса, занимающего почти всю длину клетки. Размножение как у предыдущего вида. Перед фрагментацией клетки удлинняются, слизистый чехол между ними растягивается, нить становится в этом месте тоньше и затем разрывается.

При общем сходстве организации виды рода различаются толщиной нитей и отношением длины клеток к их ширине.

Экология. Эвритопный эвригалинный вид. Встречается в прикрепленном и неприкрепленном состоянии в верхнем и среднем горизонтах скалистой, валунно-глыбовой и каменисто-валунной с наносами песка прибойной литорали, редко в верхней сублиторали, очень часто в обрастании антропогенных субстратов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Эфемер с изоморфной сменой поколений. Эпифитов не имеет, сам обычно не эпифитирует. Обладает хорошо выраженными консортивными связями с видами родов *Urospora*, *Acrosiphonia*, *Pylaiella*.

Распространение до 1970 г. Отмечался у м. Вилкова, в бух. Большая Лагерная, в районе сопки Никольская, но имел, по-видимому, более широкое распространение. **Распространение до 1991 г.** Как массовый отмечался в бух. Турпанка, у м. Казак, в районе сопки Никольская, в других районах встречался реже. **Современное распространение.** Растет повсеместно во внутренней части и в горле губы. Занял доминирующее положение в литоральной растительности. Поздней весной и ранним летом в период максимального подъема приливных вод

образует самостоятельное малопродуктивное сообщество в верхнем горизонте литорали и вместе с *Urospora* покрывает валуны, гальку. В остальное время встречается среди других водорослей и играет заметную роль в формировании «зеленого прилива».

Экологическая и тератологическая изменчивость. Из всех видов рода наиболее приспособлен к загрязнению. В условиях очень сильного загрязнения период вегетации у него сокращается до 3–4 нед. У изученных образцов резко выражена ингибиция роста, наблюдается появление боковых нитей, что вообще не свойственно видам рода. Чрезвычайно усиливаются фрагментация и разрывы нитей, изменяется форма хроматофоров. Хотя в настоящее время вид расширил свое присутствие, его биомасса резко снизилась.

Отношение к загрязнению. Полисапробный, эвритопный вид.

Порядок ACROSIPHONIALES Jónsson

Семейство Acrosiphoniaceae Jónsson

Urospora penicilliformis (Roth) Aresch. – Уроспора кисточковидная

Виноградова, 1979: 78, рис. 47; Клочкова, 1996а: 24, рис. 14, а. – *U. mirabilis* Aresch.: Scagel, 1966: 78, pl. 36, fig. A–D.

Описание. Слоевище в виде длинных, до 5 см высотой, неразветвленных слизистых на ощупь нитей темно- или светло-зеленого, а на освещаемых местах – оливково-зеленого цвета. Прикрепляется ризоидами, отходящими от базальных клеток. Толщина нитей резко изменяется от основания к вершине от 13–15 мкм до 80 мкм, т. е. почти в 5 раз. В фертильной части слоевища она достигает 100 мкм. Вегетативные клетки в основании слабо раздуты, в средней и верхней частях нити они имеют бочонкообразную форму. Длина клеток равна толщине или превышает ее не более чем в 2 раза. Хлоропласт более или менее перфорированный. Размножается зооспорами. Вегетативное размножение осуществляется фрагментацией или акинетами – толстостенными клетками, снабженными большим количеством запасных веществ.

Экология. Образует как самостоятельную, так и смешанную с *Pylaiella* и *Ulothrix* ассоциации в верхнем и среднем горизонтах валунно-глыбовой литорали. Обильно развивается в условиях опреснения и загрязнения, а также в обрастании различных антропогенных субстратов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Эфемер. Цикл развития гетероморфный. Никогда не эпифитирует на других водорослях и сам не имеет эпифитов. В летнее время может встречаться с видами родов *Codiolum* и *Bangia*.

Распространение до 1970 г. Отмечался уп-ова Завойко. **Распространение до 1991 г.** Отмечался у м. Казак и в бух. Турпанка. **Современное распространение.** Широко распространился по всему побережью, частота встречаемости его резко увеличилась. Участвует в формировании поздневесеннего – раннелетнего аспекта «зеленых приливов».

Экологическая и тератологическая изменчивость. Какие-либо заметные морфологические аномалии не обнаружены. Иногда наблюдается более частая, чем обычно, фрагментация нитей.

Отношение к загрязнению. Чрезвычайно полисапробный вид.

Urospora wormskjoldii (Mert.) Rosenv. – Уроспора Вормскольда

Scagel, 1966: 81, pl. 35, fig. G–H, pl. 36, fig. E–I; Виноградова, 1979: 79, рис. 49; Клочкова, 1996а: 25, рис. 14, б.

Описание. Слоевище в виде длинных или коротких неразветвленных слизистых на ощупь нитей белесовато-зеленого или желтовато-зеленого цвета до 5 см высотой. Прикрепляется хорошо развитыми наружными ризоидальными выростами, отходящими от базальных клеток. Длина клеток в 1,5 раза превышает ширину, равна или несколько меньше ее. Отличается от предыдущего вида большей толщиной нитей — до 66 мкм в основании и до 700 (1000) мкм на вершине. Размножается зооспорами.

Экология. Достаточно распространенный эврибионтный представитель флоры, но встречается реже, чем предыдущий вид, и смешанных поселений с ним не образует. Во всех районах растет в заметных количествах. В среднем горизонте прибойной валунно-глыбовой литорали формирует пояс с включением в него видов родов *Ulothrix* и *Blidingia*, а в теплое время года — видов рода *Porphyra*. Хорошо переносит опреснение. Часто встречается в обрастании антропогенных субстратов. Растения, прикрепленные к ржавым металлическим предметам, сильно меняют свой цвет, обрастают диатомовыми водорослями. В массовом количестве встречается весной и в начале лета. В это время в верхнем и среднем горизонтах литорали вся поверхность валунов и камней почти сплошь покрывается зелеными нитчатыми водорослями.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид, характеризующийся гетероморфной сменой поколений. Эфемер. Период развития одной генерации не превышает 1,5–2 мес. Обладает слабыми консортивными связями, не эпифитирует и не имеет эпифитов.

Распространение до 1970 г. В горле у мысов Вилкова и Жукова и в районе сопки Никольская. Распространение до 1991 г. Встречался достаточно часто во всей внутренней части губы. Современное распространение. Широко распространился по всему побережью, частота встречаемости резко возросла.

Экологическая и тератологическая изменчивость. При нефтяном загрязнении нити теряют ослизненность и приобретают грязно-зеленый цвет.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид, хорошо переносит нефтяное и хозяйственно-бытовое загрязнение.

Acrosiphonia arcta (Dillw.) J. Ag. – Акросифония прилегающая

Scagel, 1966: 96, pl. 37, fig. A–D, pl. 38, fig. A; Виноградова, 1979: 86, рис. 52, табл. 6, рис. 1; Клочкова, 1996а: 27.

Описание. Мягкие на ощупь ярко-зеленые кустики 3 см высотой. Образованы однорядными разветвленными нитями до 100 (150) мкм толщиной. Ветви последнего порядка, особенно в нижней трети, суженные к вершине, изогнутые. В основании кустика из-за обильного развития ризоидов и крючковидных нитей слоевище сплетается в дерновину, в верхней части распадается на отдельные пучочки. Клетки нитей цилиндрические, с тонкими оболочками. Их длина относится к ширине в основании слоевища как 1–2:1, у вершины как 2–3,5:1. Размножается зооспорами.

Экология. Растет в литоральной зоне шельфа и в сублиторали до глубины 4 м. Предпочитает прибойные скалистые участки дна, селится по трещинам и на боковой поверхности валунов, редко образует узкий пояс. Встречается в литоральных ваннах.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид, однолетний асезонный, с гетероморфным циклом развития. Иногда встречается как эпифит, сам эпифитов не имеет.

Распространение до 1970 г. Видимо, не имел большого распространения. Встречался редко во внутренней части губы и в горле. Распространение до 1991 г. Встречался на участке побережья бух. Малая Лагерная—бух. Завойко. Современное распространение. Встречается во внутренней части губы у восточного побережья.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения вид появляется в оптимальные для его развития сроки. В остальное время он весьма редок или отсутствует. В очень загрязненных местах наблюдается быстрое созревание зооспор и последующее массовое отмирание слоевищ.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

Acrosiphonia duriuscula (Rupr.) Yendo — Акросифония жестковатая

Виноградова, 1979: 83, рис. 50, 51, табл. 6, рис. 4—6; Клочкова, 1996а: 26.

Описание. Жесткие грубые темно-зеленые кустики 2—8 см высотой. В верхней половине распадаются на отчетливые отдельные пряди, в нижней — густо сплетены ризоидальными отростками и адвентивными ветвями, образуют дерновинки. Слоевище состоит из однорядных, поочередно или односторонне разветвленных нитей. Боковые ветви прямые, образуются в результате выпячивания боковой стенки клетки, имеют латеральное положение, отходят от материнских ветвей под острым углом. Клетки цилиндрические, с толстыми слоистыми оболочками. В основании кустика они имеют толщину до 133 мкм, в средней и верхней частях — до 170—350 (500) мкм. Их ширина относится к ширине в верхней половине слоевища как 2—3,5:1, а в нижней — как 0,5—1:1. В верхней трети слоевища отдельные вегетативные клетки превращаются в гаметангии.

Экология. Растет в среднем и нижнем горизонтах прибойной и полуприбойной литорали и в сублиторали до глубины 3 м. Формирует самостоятельную ассоциацию, но чаще выступает как сопутствующий вид. Может встречаться в сублиторали до глубины 4 м и в обрастании антропогенных субстратов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид, характеризующийся гетероморфной сменой поколений. Спорофит одноклеточный, свободноживущий макрокопический или как микроскопический эндифит. Однолетник. Нижняя часть слоевища после разрушения основных нитей может сохраняться и отрастать вновь. Встречается практически весь год с ранней весны до глубокой осени. Данные о встречаемости вида зимой отсутствуют.

Распространение до 1970 г. Имел повсеместное распространение. Распространение до 1991 г. Имел повсеместное распространение. Современное распространение. Встречается практически во всех районах, где еще сохраняется бентосная растительность. Увеличил частоту встречаемости и общую биомассу, вытеснив другие виды из обычных для них местообитаний. В первой половине лета наблюдается вспышка вегетации вида. Однако в грязных местообитаниях после бурного роста и размножения верхняя часть слоевища быстро подвергается некрозу. В остальное время сохраняется только нижняя часть слоевища, покрытая детритом, диатомовыми водорослями. Представители вида обычно свободноживущие, эпифитов, как правило, не имеют.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В местах высоким уровнем металлического загрязнения верхушки ветвей часто становятся ризоидообразными, вялыми. Наблюдается несвойственное виду образование дополнительных ризоидообразных боковых ветвей.

Отношение к загрязнению. Полисапроб. Из всех видов рода наиболее приспособлен к загрязнению. В олигосапробных условиях увеличивает биомассу, но почти не изменяет фитоценотической роли, в мезосапробных условиях вытесняет другие виды. При сильном загрязнении у него значительно сокращается период развития. Часто вскоре после спороношения под воздействием нефтяного загрязнения кустик чернеет и отмирает почти по всей длине нитей.

Acrosiphonia saxatilis (Rupr.) Vinogr. — Акросифония на скальной

Виноградова, 1979: 89, рис. 54–55, табл. 6, рис. 2; Клочкова, 1996а: 27.

Описание. Слегка слизистые мягкие на ощупь светло-зеленые кустики 2–3,5 см высотой, состоят из однорядных поочередно или супротивно разветвленных нитей. Ризоидальные нити в нижней части слоевища развиваются необильно и только в самом основании слоевища. Поэтому базальная дерновина и верхушечные лучки, как у предыдущего вида, не образуются. Боковые ветви 60–90 см шириной, с квадратными или субквадратными клетками в верхней части слоевища. Фертильные клетки более вытянутые.

Экология. Растет в нижних горизонтах прибойной и полуприбойной литорали. Образует ассоциацию с включением в нее видов родов *Porphyra*, *Melanosiphon*, *Fucus*. В сублиторали на глубине 0,5–1 м развивается среди *Petalonia*, *Pterosiphonia* и других водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид, характеризующийся гетероморфной сменой поколений. Однолетний, асезонный. Часто в его ветвях запутаны нити *Ulothrix*. Сам не эпифитирует и не имеет макроэпифитов.

Распространение до 1970 г. Еще в начале века был отмечен по всему побережью губы. Распространение до 1991 г. Сохранял свое присутствие. Современное распространение. В настоящее время встречается повсеместно.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В мезосапробных условиях может происходить неправильное деление клеток, что приводит к сильному изменению свойственного таксону соотношения длины клеток к их ширине.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

Порядок CHLOROCOCCALES Marchand emend. Pascher

Семейство ENDOSPHERACEAE (Klebs) Artari

Codiolum gregarium Braun — Кодиолум скупенный

Scagel, 1966: 105, pl. 7, fig. F–M, pl. 8, fig. A–E; Виноградова, 1979: 50, рис. 24; Клочкова, 1996а: 28, рис. 15.

Описание. Слоевище одноклеточное, микроскопическое или едва различимое невооруженным глазом, образует слизистый зеленый налет на камнях, валунах, бетонных глыбах. Имеет вид одиночных клеток булавовидной формы до 1,5 мм выс-

той и 160 мкм шириной в наиболее широкой верхней части. Стебелек узкоцилиндрический, слизистый, прямой или складчатый. Клеточное содержимое концентрируется в верхней части клетки.

Экология. Редкий для флоры вид с ограниченным распространением. Встречается на валунно-глыбовой литорали в ассоциациях *Urospora + Porphyra*, *Urospora + Bangia*. Не эпифитирует.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Является стадией развития в гетероморфном цикле представителей родов *Urospora* и *Acrosiphonia*. Летний эфемер.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. **Распространение до 1991 г.** Встречался у восточного побережья у разных участков городского побережья. **Современное распространение.** Растет на бетонных глыбах искусственной насыпи дамбы за территорией СРМЗ.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В июле 1994 г. у дамбы были встречены растения, имеющие вид одиночных клеток до 3,2 мм высотой и 180 мкм шириной в наиболее широкой верхней части. Возможно, эти изменения размеров являются не следствием экологической изменчивости, а результатом принадлежности этих образцов виду *C. cylindraceum* Foslie, который указывался в северо-западном секторе Пацифики Е.А. Кардаковой-Преженцевой (1938).

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к олигосапробным видам.

***Chlorochytrium inclusum* Kjellm. — Хлорохитриум погруженный**

Scagel, 1966: 109, pl. 3, fig. A; Виноградова, 1979: 52, рис. 26; Клочкова, 1996а: 29, рис. 16.

Описание. Слоевидное микроскопическое, в виде одиночных неправильно-круглых грушевидных темно-зеленых толстостенных многоядерных клеток, имеющих размеры 38–65 x 60–75 мкм.

Экология. Обычный, широко распространенный в губе вид. Эндофит стареющих растений *Neodilsea*, *Turnerella*, *Palmaria*, *Velatocarpus*, *Kallymeniopsis* и др. Встречается в нижнем горизонте скалистой полуприбойной и прибойной литорали и в сублиторали до глубины 5–8 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с гетероморфным циклом развития. Является стадией развития представителей родов *Urospora* и *Acrosiphonia*. Эфемер, облигатный эндофит. Видимо, встречается круглый год. Зарегистрирован с ранней весны до самой поздней осени. Особенно массовое развитие наблюдается во вторую половину лета и осенью.

Распространение до 1970 г. Был достаточно обычным видом флоры. Встречался повсеместно в местах обитания видов-базифитов. **Распространение до 1991 г.** Встречался у м. Казак, в бух. Турпанка, у восточного побережья губы как эндофит *Palmaria*. **Современное распространение.** Встречается редко у м. Завойко, у м. Казак и в бух. Турпанка в местах распространения *Palmaria senogona*, *Halosaccion hydrophorum*.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. **Отношение к загрязнению.** Полисапробный вид.

Chlorochytrium schmitzii Rosenv. — Хлорохитриум Шмитца

Виноградова, 1979: 53, рис. 27.

Описание. Слоевище микроскопическое, в виде одиночных яйцевидных, булавовидных темно-зеленых очень крупных клеток (60-90 × 200-300 мкм), с тонкой стенкой без утолщения на переднем конце.

Экология. Эндифит багряных водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанско-атлантический широкобореальный вид. Цикл развития гетероморфный. Эфемер, облигатный эндифит.

Распространение до 1970 г. Указывается для флоры губы в соответствии с литературными данными. В нашем материале не обнаружен.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

Порядок ULVALES Blackm. et Tansl.**Семейство Kornmanniaceae** Gold. et Cole**Kornmannia zostericola** (Tild.) Blid. — Корнманния зостеровая

Виноградова, 1974: 47, табл. 8; 1979: 101, табл. 2, рис. 7-10; Клочкова, 1996а: 31, рис. 17.

Описание. Тонкие, нежные, слегка слизистые на ощупь однослойные светло-зеленые пластины ланцетовидной формы 2-5 см длиной, 0,5-1,6 см шириной и до 18 мкм толщиной, с волнистыми густоскладчатыми краями. Основание трубчатое, с небольшим базальным диском. Клетки с поверхности пластины мелкие, субквадратные, 5-12 × 5-10 мкм, расположены отчетливыми группами по 2-10 шт. Их размеры несколько изменяются по длине и ширине пластины. Отдельные группы клеток разделяются между собой широкими полосами межклеточного вещества.

Экология. Образует скопления и заросли в полуприбойных участках литорали и в сублиторальной кайме до глубины 2-4 м. Эпифит *Zostera marina*, *Fucus evanescens*, *Neorhodomela larix*. Встречается в обрастании антропогенных субстратов и редко на каменисто-валунном грунте.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид. Характеризуется гетероморфной сменой форм развития, при которой макроскопическое пластинчатое слоевище — спорофит. Гаметофит представлен многослойным базальным диском. Сезонный эфемер, в течение года сменяется несколько генераций. В прошлом достаточно массовый вид. Особенно обильно развивается в первой половине лета.

Распространение до 1970 г. Встречался повсеместно во внутренней части и в горле губы. Распространение до 1991 г. Встречался в горле губы, был достаточно обычным в кутовой ее части, бух. Турпанка, у м. Казак и в бух. Сероглазка. Современное распространение. Несколько сократил свою фитocenотическую роль, но встречается в районах, где сохраняются его базифиты, — у м. Казак, в горле губы, бух. Богатыревка.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. В условиях эвтрофирования развивается особенно обильно. Отнесен к группе полисапробных видов.

Семейство *Monostromataceae* Kunieda ex Suneson

Monostroma crassidermum Tokida — Монострома толстокожистая

Tokida, 1954: 63, pl. 5, fig. 7–13, pl. 11, fig. D; Виноградова, 1974: 44, табл. 6; Ключкова, 1996: 31, рис. 18.

Описание. Очень тонкие пленчатые мешочки, цельные, чаще разорванные до самого основания и образующие нежные слизистые, светло-зеленые пластины до 20 см и более в поперечнике и 100 мкм толщиной. Пластина образована одним слоем беспорядочно расположенных округлых клеток размером 8–14 × 6–10 мкм. Клетки отделяются друг от друга слизистым межклеточным содержимым. Поверхность слоевища неровная. Оболочки клеток, обращенные к поверхности, имеют чрезвычайно развитые слизистые утолщения. Фертильные клетки хорошо отличаются от вегетативных более крупными размерами, округлостью и более темной пигментацией.

Экология. Растет на литорали, в сублиторальной кайме на скалистом грунте или на *Neorhodomela* и некоторых других водорослях, а также в сублиторали до глубины 4 м на листьях *Zostera*. Приспособлен к различной прибойности и солоносности. Предпочитает полуприбойные и защищенные участки побережья, литоральные ванны.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазийский широкобореальный вид, характеризующийся гетероморфным циклом развития, при котором макроскопический пластинчатый спорофит сменяется одноклеточным гаметофитом, часто сверлящим раковины моллюсков. Обычно эпифитирует на других водорослях, реже свободноживущий. Период вегетации очень короткий. Встречается большую часть года, наиболее обильна весной.

Распространение до 1970 г. Не изучено. **Распространение до 1991 г.** В прибрежной зоне Авачинской губы, у п-ова Завойко, в бух. Турпанка, у м. Казак. **Современное распространение.** Не сократил, а напротив, увеличил свое присутствие во время прилива.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. **Отношение к загрязнению.** Полисапробный вид.

Monostroma grevillei (Thur.) Wittr. — Монострома Гревилля

Виноградова, 1974: 43, табл. 1–4; 1979: 98, табл. 7; Ключкова, 1996а: 33.

Описание. Слоевище в молодом состоянии в виде тонкостенной широкоцилиндрической трубки или широкоовального мешка, в более зрелом — разорванное почти по всей длине, имеющее вид пластин с воронковидным основанием и большим базальным диском. Пластины нежные ярко-зеленые, менее слизистые, неправильно-округлые или удлинённые, до 20 см в поперечнике, в эвтрофных водах до 30 см. В зрелом состоянии они цельные или лопастные, с гладкими или слабоволнистыми или складчатыми краями, образованы одним слоем клеток, имеющим в среднем толщину 25 мкм. Клетки с поверхности в средней части пластины имеют диаметр 17–28 мкм в поперечнике, округлые или 4–6-угольные, собраны в группы. Клеточные оболочки, обращенные к поверхности слоевища, тонкие или едва

утолщенные. Гаметы образуются в клетках пластинчатого слоевища, расположенных по его верхнему краю.

Экология. Растет в среднем горизонте литорали, в литоральных ваннах, в сублиторали на глубине 3 м на валунно-песчаном, скалистом грунте. Часто встречается как эпифит *Fucus*, *Neorhodomela*. Включается в ассоциации *Urospora + Porphyra*, *Acrosiphonia*, *Fucus evanescens*. Достаточно обычный вид во флоре антропогенных субстратов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид, характеризующийся гетероморфным циклом развития. Стадии его развития и биологические особенности такие же, как у предыдущего вида. Эфемер. Начинает вегетацию в апреле, особенно обилен в первой половине года, позже встречается в меньших количествах и в пределах губы имеет менее широкое распространение.

Распространение до 1970 г. В бух. Крашенинникова, у мысов Казак, Вилкова, Жукова. **Распространение до 1991 г.** В горле губы, у п-ова Завойко, в районе Никольской сопки, за территорией СРМЗ и бух. Сероглазка. **Современное распространение.** Встречается повсеместно вдоль всего побережья вплоть до выхода из горла губы. За последние годы заметно увеличил свою ценотическую роль, представляет собой важный элемент весенней и раннелетней эфемерной флоры.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид. Очень хорошо приспособлен к высокому загрязнению бытовыми стоками, нефтью, тяжелыми металлами.

***Blidingia minima* (Näg. ex Kütz.) Kylin — Блидингия маленькая**

Scagel, 1966: 42, pl. 21, fig. C—E; Виноградова, 1974: 50, табл. 9, рис. 1—5; Клочкова, 1996а: 34, рис. 20.

Описание. Однослойные светло-зеленые трубки 1—5 см высотой, 0,1—0,5 см в поперечнике, неразветвленные или с редкими ветвями первого порядка, часто разорванные у вершины и суженные у основания. Прикрепляются небольшим базальным диском. Клетки поверхности слоевища очень мелкие, не более 10 мкм в поперечнике. Клеточные оболочки по всему периметру и у поверхности, обращенной внутрь полой трубки, не имеют хорошо выраженных утолщений.

Экология. Развивается во всех горизонтах литорали в условиях различной прибойности и в сублиторали до глубины 2,5 м. На границе верхних горизонтов на валунном грунте формирует самостоятельную или смешанную с *Ulothrix* и видами рода *Acrosiphonia* и *Urospora* ассоциацию. Встречается в обрастании антропогенных субстратов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Биполярный арктическо-бореально-нотальный вид. Половое размножение не известно. Эфемер с коротким циклом вегетации. В течение вегетационного сезона сменяется несколько генераций вида. Не имеет эпифитов и сам не эпифитирует. Консортивные связи слабо выражены.

Распространение до 1970 г. Встречался в горле губы, в куту бух. Раковая, в районе пос. Большая Океанская. Имел, по-видимому, более широкое распространение. **Распространение до 1991 г.** Встречался по всему побережью

губы. Современное распространение. Чрезвычайно широко распространенный вид. Встречается повсеместно. На одиночных валунах, глыбах, на валунной насыпи, на антропогенных субстратах. В летний период является одним из активных участников «зеленого прилива».

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях даже самого сильного загрязнения способен увеличиваться в размерах. Стенки становятся вздутыми, слоевища приобретают ломаную скрученную форму, что служит явным показателем неравномерного роста и деления клеток слоевища.

Отношение к загрязнению. Исключительно полисапробный вид.

***Blidingia chadefaudii* (J. Feldm.) Blid. — Блиндингия Шадефо**

Виноградова, 1974: 53, табл. 9, рис. 6–13; Ключкова, 1996а: 33, рис. 19.

Описание. Слоевище однослойное, трубчатое, простое или разветвленное, неравномерно толстое по всей длине, нередко слегка скрученное, 2–5 см высотой и 0,3–0,5 см в поперечнике. Стенки слоевища однослойные. Клетки с поверхности округло-прямоугольные или многоугольные, очень мелкие, размером до 8–10 × 5–6 мкм. На поперечном срезе оболочки клеток, обращенные вовнутрь слоевища, двойные, чрезвычайно утолщенные, до 40 мкм, более чем в 3–4 раза толще клеток, формирующих стенки трубки. Наружные оболочки слабоутолщенные. Размножается зооспорами. Они образуются в клетках верхней части слоевища.

Экология. Встречается во всех горизонтах полуприбойной валунной литорали, формирует самостоятельную или смешанную с другими зелеными водорослями ассоциацию. Свободноживущий.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид, очень близкий по своим биологическим особенностям к предыдущему. Встречается с начала лета по октябрь, наиболее массовый во второй половине года.

Распространение до 1970 г. Отмечен в районе м. Сигнальный, бух. Кокшаровская, в районе сопки Никольская, в бух. Сероглазка. Распространение до 1991 г. Уп-ова Завойко, ум. Казак. Современное распространение. В прибрежной губе и во внутренней части повсеместно, кроме участка побережья бух. Раковая—СРМЗ. Однако биомасса вида меньше, чем в прежние годы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Как у предыдущего вида.

Отношение к загрязнению. Полисапробный.

Семейство *Capsosiphonaceae* Charpm.

***Capsosiphon groenlandicus* (J. Ag.) Vinogr. — Капсосифон гренландский**

Виноградова, 1974: 60, табл. 15; Ключкова, 1996а: 35.

Описание. Однослойные неразветвленные слизистые на ощупь буровато-зеленые суженные у вершины и основания тонкие, почти нитевидные трубки 2–5 см длиной и 0,2–0,8 мм шириной. Отличается от видов предыдущего рода более крупными и более рыхло расположенными, особенно в нижней части слоевища, клетками до 20 × 10 мкм. Оболочки клеток, обращенных во внутреннюю полость слоевища, имеют слизистые утолщения. При поверхностном осмотре растений клетки располагаются по две в общей слизистой капсуле.

Экология. Развивается в верхнем и среднем горизонтах прибойной и полу-прибойной валунно-глыбовой литорали. Образует плотные заросли со сплошным покрытием. Предпочитает хорошо аэрируемые прибойные участки морского дна. Переносит сильное осушение и опреснение.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Правильная смена форм развития гетероморфная или отсутствует. Сезонный эфемер с коротким периодом вегетации. Наиболее развита позднелетняя генерация. Свободноживущий. Часто селится с видами рода *Urospora*.

Распространение до 1970 г. Горло губы, бух. Малая Лагерная, п-ов Завойко. **Распространение до 1991 г.** Встречался в горле губы, бух. Малая Лагерная, у п-ова Завойко, в районе между территорией СРМЗ и бух. Сероглазка и в бух. Турпанка. Современное распространение. Встречается очень редко у западного мыса и п-ова Завойко.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

Семейство Ulvaceae Lamour.

Ulva fenestrata P. et R. — Ульва продырявленная

Виноградова, 1974: 70, табл. 19–20; **Клочкова**, 1996а: 36, рис. 22.

Описание. Тонкие жесткие пластины ярко- или темно-зеленого цвета, простые, рассеченные или надорванные, цельные или с различными по величине перфорациями, ровные, волнистые или складчатые по краю, 25–30 см в поперечнике (в эвтрофной среде до 60 см). Прикрепляется к субстрату небольшой мозолистой подошвой. Пластина образована двумя слоями клеток. Их внешние и внутренние оболочки слегка утолщены. Клетки с поверхности 4–6-угольные, неправильной формы, округлые или угловатые, 8–30 × 8–25 мкм, на поперечном срезе до 50 мкм высотой и 25 шириной. Размножается зооспорами и гаметами, после их выхода фертильная краевая часть пластины белеет и разрушается. В течение лета размножение повторяется несколько раз.

Экология. Один из массовых и эврибионтных видов флоры. Обитает в среднем и нижнем горизонтах литорали и на глубине до 6 м. Наиболее обильно развивается на мелководье у защищенных и полузащищенных побережий, в куту губы. Встречается в самых разнообразных ассоциациях в течение всего года как свободноживущий и как эпифит.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский приазиатский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Свободноживущий, в условиях эвтрофирования переходит к эпифитированию. Обычно не имеет эпифитов и обрастателей. Эфемер. Существует круглогодично в форме перекрывающихся генераций. В неблагоприятное для развития время сохраняются остатки таллома.

Распространение до 1970 г. Вдоль всего побережья. **Распространение до 1991 г.** Вдоль всего побережья, увеличивая частоту встречаемости, фитоценотическую роль и общую биомассу. Современное распространение. Сохраняет свое присутствие практически во всех районах побережья.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях очень сильного загрязнения образуются темные некротические пятна. Иногда наблюдаются ингибирование роста, огрубевание слоевища.

Отношение к загрязнению. Исключительно полисапробный.

Ulvaria splendens Rupr. — Ульвария блестящая

Виноградова, 1974: 77, табл. 21; Ключкова, 1996а: 37, рис. 23.

Описание. Слоевище пластинчатое, тонкое, на короткой ножке, широкоовальное или неправильных очертаний, обычно цельное, с ровным краем, до 20 см в поперечнике. Цвет живых растений светло- или темно-зеленый, высушенных — грязно-зеленый с бурыми пятнами. Пластина образована одним слоем клеток, ее толщина в центральной части до 50 мкм. Клетки на поперечном срезе округло-прямоугольные, с тонкими или утолщенными оболочками, с поверхности слоевища угловатые, до 23 мкм в поперечнике. Хлоропласт у молодых клеток пластинчатый, у старых — из-за сосредоточения его основной массы у дистальных концов клеток — он приобретает антелеобразную форму или разрывается надвое. Из-за этого при просмотре пластины с поверхности растение ошибочно можно принять за двуслойное. Размножается зооспорами и гаметами.

Экология. Развивается преимущественно в сублиторали на глубине 2–4 м, среди багряных и ламинариевых водорослей и морской травы *Zostera marina*. Нередко поднимается в сублиторальную кайму и к нижней границе литорали и образует там заметные скопления. Обычно не эпифитирует и не имеет эпифитов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений, коротким периодом вегетации. Эфемер. В качестве эпибионтов на нем могут развиваться гидроиды. Сам как эпифит не отмечен. Появляется в ранневесеннее время, весь период вегетации его встречаемость и общая биомасса не изменяются. В конце лета, после штормов, пластинки ульварии обычно в большом количестве выносятся в прибрежную зону.

Распространение до 1970 г. Встречался повсеместно. Распространение до 1991 г. Фитоценологическая роль вида возросла. Современное распространение. Самый распространенный в сублиторальной зоне вид зеленых ульвовых водорослей. Встречается вдоль всего побережья губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения слабо сцеплен с субстратом, часто свободноживущий. Слоевище подвергается некрозу, из-за неправильного роста и повреждений часто теряет присущую ему форму.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид. Исключительно устойчив к самым разным видам загрязнения. В загрязненных местообитаниях часто является субдоминантом ламинариевых, но в гиперсапробных условиях, например во внутренней части бух. Раковая, уже не встречается.

Enteromorpha linza (L.) J. Ag. — Кишечница линзовидная

Scagel, 1966: 52, pl. 24, fig. A–F; Виноградова, 1974: 90, табл. 28–30; Ключкова, 1996: 38, рис. 24.

Описание. Слоевище в виде широко- или узколанцетовидных пластин с клиновидным основанием, небольшой подошвой, достигает 35 см высоты и 8 см ширины. Основание клиновидное, с небольшим базальным диском. Пластина двуслойная,

образуется в результате плотного смыкания однослойных стенок слоевища, которое только на самых ранних стадиях развития имеет вид полых трубок. Во взрослом состоянии остатки полости обнаруживаются лишь в ножке и по краям пластины. Клетки с поверхности в центральной части слоевища располагаются более или менее отчетливыми рядами, характеризуются неправильно-округлой, изодиаметрической формой. На вершине они более угловатые, располагаются беспорядочно. Хлоропласт пластинчатый с одним периноидом.

Экология. Эврибионтный вид. Формирует монодоминантные ассоциации на галечно-песчаных, галечно-валунных с линзами песка грунтах в защищенных участках среднего и нижнего горизонтов литорали. Для прикрепления использует мелкие камешки, гальку, обломки раковин, поэтому способен поселяться на мягких и подвижных грунтах. Охотно селится в местах, подверженных опреснению. В иных экологических условиях встречается как сопутствующий вид. Иногда опускается на глубину 2–4 м. Заселяет разнообразные антропогенные субстраты: металлические, деревянные, бетонные.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Биполярный бореально-тропическо-нотальный вид с изоморфной сменой поколений, эфемер с коротким периодом вегетации. Имеет слабовыраженные консортивные связи. Обычно ассоциирован с другими видами рода *Enteromorpha*.

Распространение до 1970 г. Имел очень широкое распространение. В кутах мелководных прогреваемых бухт (Бабыя, Раковая, Турпанка) практически во всех горизонтах литорали формировал почти сплошные заросли. **Распространение до 1991 г.** Увеличил свое присутствие в районах, прилежащих к горлу губы. Современное распространение. Один из наиболее массовых видов флоры. В теплую половину года принимает активное участие в формировании «зеленого прилива».

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения, особенно бытового, наблюдаются сильное изменение облика растений, резкое увеличение их размеров и их утонченность. В мезосапробных условиях преобладает ланцетовидная форма растений, в полисапробных – клиновидная. Кроме того, у них изменяется толщина внутреннего слизистого слоя.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

***Enteromorpha flexuosa* (Wulf. ex Roth) J. Ag. – Кишечница извилистая**

Виноградова, 1979: 115, табл. 18, рис. 4–8; Ключкова, 1996а: 39, рис. 25.

Описание. Слоевище до 25 см длиной, 3 см шириной, трубчатое, с редкими ветвями. Толщина до 20 мкм. В базальной части слоевища клетки с поверхности прямоугольные, 17–40 × 13–25 мкм, расположены продольными рядами. Выше размеры клеток уменьшаются, в основном за счет длины, расположение их рядами на отдельных участках слоевища и у молодых ветвей сохраняется. Пиреноидов в среднем 2–3, иногда до 5. Растет плотными дернинами, отходит помногу от одного основания.

Экология. Встречается на литорали, в сублиторали на глубинах до 1 м и в обростаниях.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Свободноживущий. Эфемер. Встречается почти круглый год. Массовое развитие наблюдается со второй половины лета. Консортивные связи слабо выражены.

Распространение до 1970 г. В районе сопки Никольская, в бух. Семеновская, в кутовой части бух. Раковая, в бух. Турпанка. Распространение до 1991 г. У м. Казак, в бух. Малая Лагерная, на участке бух. Раковая — район сопки Никольская. Современное распространение. Уступает по распространению другим видам рода. В целом же увеличил свое присутствие во внутренней части бух.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид, активный участник «зеленых приливов».

***Enteromorpha clathrata* (Roth) Grev. — Кишечница решетчатая**

Scagel, 1966: 46, pl. 22, fig. E–F, pl. 23, fig. A–B; Виноградова, 1974: 101, табл. 36–37; Клочкова, 1996а: 40.

Описание. Многократно разветвленные ярко-зеленые трубчатые кустики 3–10 см высотой, прикрепляющиеся небольшим базальным диском. Клетки с 2–3 пиреноидами, в нижней трети слоевища крупные, округло-прямоугольные, 30 × 50 мкм, расположены беспорядочно. Толщина трубок может сильно изменяться от 0,2 см до 2,5 мм, самые тонкие ветви нитевидные, однорядные. Клетки у основания расположены беспорядочно, содержат по 2–3 пиреноида.

Экология. Эврибионтный вид. Субдоминант литоральных и сублиторальных ассоциаций водорослей. Развивается особенно обильно в полуприбойных и защищенных от сильного волнения участках побережья. На галечно-песчаных грунтах в кутовых участках бухт образует самостоятельные заросли. Часто встречается в обрастании антропогенных субстратов, причальных стенок, судов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Мультизональный вид с изоморфной сменой поколений. Эфемер с коротким периодом вегетации, в течение вегетационного сезона сменяется несколько поколений. Переносит опреснение. Имеет слабые консортивные связи.

Распространение до 1970 г. Повсеместно. Распространение до 1991 г. Усилил свое присутствие практически по всему побережью. Современное распространение. Стал одним из массовых видов литоральной флоры.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях мезосапробности слоевища сильно разрастаются и ветвятся, образуют неприкрепленные скопления. Стенки трубок неравномерно разрастаются, цвет становится более светлым, от светло-зеленого до желто-зеленого.

Отношение к загрязнению. Исключительно полисапробный вид, тяготеющий к районам с бытовым эвтрофированием.

***Enteromorpha prolifera* (O.F. Müll.) J. Ag. — Кишечница пролиферирующая**

Scagel, 1966: 54, pl. 28, fig. E–G; Виноградова, 1974: 94, табл. 31–33; Клочкова, 1996а: 40, рис. 26.

Описание. Слоевище в виде обильно разветвленных светло-зеленых кустика до 20 см высотой, состоящих из однослойных раздутых или спавшихся трубок разной ширины — от 1,3 до 0,06 см. Прикрепляется к субстрату небольшой подошвой. Ветви отходят без какого-либо порядка. Их толщина не зависит от порядка ветвления слоевища. Клетки с поверхности в средней части угловатые или прямоугольные, расположены беспорядочно или продольными и поперечными рядами, 7–11 × 5–8 мкм.

Их расположение рядами нарушается при продвижении к вершине слоевища. Хлоропласт с одним пиреноидом.

Экология. Растет на литорали и в сублиторальной кайме, в условиях слабого прилива, слабо сцепляется с субстратом. Часто совместно с другими видами рода образует фон полисапробной растительности. Селится на самых разнообразных субстратах, в том числе антропогенных. Встречается как эфемер, обычно свободноживущий или очень редко как эпифит других водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Мультизональный вид с изоморфной сменой поколений. По своим биологическим особенностям близок к остальным видам рода.

Распространение до 1970 г. Повсеместно. **Распространение до 1991 г.** Усилил свое присутствие практически вдоль всего побережья. Современное распространение. В большинстве районов стал одним из массовых видов литоральной флоры.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Как у предыдущего вида.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

***Percursaria percursa* (Ag.) Boru — Перкурсария пронизанная**

Виноградова, 1974: 63, табл. 11, рис. 3–6; Клочкова, 1996а: 41.

Описание. Слизистые нити до 5 см длиной, неразветвленные, темно-зеленого или грязно-зеленого цвета. Состоят из двух рядов достаточно крупных клеток.

Экология. Предпочитает приустьевые участки. Селится на песчаном с галькой и камешками грунте на участках со слабой прибойностью. Образует спутанные массы.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский азиатско-американский высокобореальный вид, принадлежит монотипному роду. Имеет изоморфный цикл развития. Летний эфемер. Встречается только как свободноживущий. Иногда оборванные нити попадают среди кустиков *Polysiphonia*.

Распространение до 1970 г. Неотмечался. **Распространение до 1991 г.** В бух. Сельдевая. Современное распространение. В течение последних лет вид не встречался. Места прошлого нахождения не исследовались.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неотмечена. **Отношение к загрязнению.** Предположительно мезосапробный вид.

Порядок Schizogoniales West

Семейство Prasiolaceae (Rabenh.) Borzi

***Prasiola borealis* Reed — Празиола северная**

Setchell, Gardner, 1920: 277, pl. 10, fig. 1–3; Виноградова, 1979: 118, рис. 60.

Описание. Слоевище пластинчатое, в вегетативном состоянии однослойное, в фертильном — многослойное, с едва выраженной ножкой и базальным диском. Пластины до 1,2 см высотой, 14–17 мкм толщиной, слизистые, грязно-зеленые, вееро-

днанные или неправильных очертаний, загнутые по краю, чепцевидные или капюшончатые. Обычно отходят по несколько от одного основания, которое имеет вид более или менее обособленной ножки. Пластина до 40 мкм толщиной. Клетки с поверхностной слоевища квадратные или прямоугольные, мелкие, до 8 мкм в поперечнике, собраны в группы по 4–16 и более. Группы клеток разделены между собой широкими межклеточными пространствами, заполненными слизистым веществом.

Экология. Селится на вертикальных поверхностях скал в зоне брызг, в супралиторали или в самом верхнем этаже первого горизонта литорали. Иногда поднимается столь высоко над нулем глубины, что вклинивается в пояс наземной растительности. Образует плотные скопления. Предпочитает отвесную поверхность скал и районы гнездования морских птиц. Имеет слабые консортивные связи. Эфемер с достаточно продолжительным периодом вегетации.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид с изоморфным циклом развития. Способен к размножению путем образования апланоспор, лишенных жгутиков и снабженных толстой оболочкой. Хорошо переносит неблагоприятное воздействие среды.

Распространение до 1970 г. Не указывался, по всей вероятности, был широко представлен у скалистых участков литорали, на кекурах и останцах, высоко торчащих из воды. **Распространение до 1991 г.** Умысов Казак, Жукова, на скалах Три Брата, в бух. Малая Лагерная. Современное распространение резко сократил свое присутствие. Исчез из флоры внутренней части губы и в горле у восточного берега.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Предположительно олигосапробный вид.

***Rosenvingiella constricta* (S. et G.) Silva — Розенвингиелла перетянутая**

Setchell, Gardner, 1920: 280, pl. 12, fig. 5–10; Виноградова, 1979: 122, рис. 64.

Описание. Слоевидное нитевидное, в зрелом состоянии многорядное и многоклеточное, темно-зеленого цвета, 0,5–4 мм длиной, 8–15 мкм шириной в основании и до 178 мкм у вершины. Толщина нитей имеет резкие перепады, отчего вдоль нити образуются многочисленные перетяжки. Прикрепляется многочисленными слабо развитыми ризоидами.

Экология. Редкий вид флоры. Растет в супралиторали на камнях и скалистых скальях в поясе *Bangia atropurpurea*. Вегетирует в холодное время года. Иногда ассоциирован с *Prasiola*. Встречается очень редко.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский азиатско-американский высокобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Эфемер. Размножается вегетативно и бесполом путем.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. **Распространение до 1991 г.** На кекурах Три Брата. Современное распространение. Возможно, сохраняется на кекурах Три брата.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Предположительно олигосапробный вид.

3.2.2 ОТДЕЛ РНАЕОРНУТА – БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Порядок ECTOCARPALES Oltm.

Семейство Ectocarpaceae (Ag.) Kütz.

***Pyloiella littoralis* (L.) Kjellm. – Пилаелла прибрежная**

Abbott, Hollenberg, 1976: 148, fig. 109; Клочкова, 1996а: 45, рис. 29.

Описание. Мягкие слизистые оливковые бурые или рыжеватые кустики до 10 см высотой. Растет плотными дерновинами, образующими скрученные пряди. Ветвление двустороннее, попеременное или местами супротивное. Боковые ветви отходят под острым углом. Конечные веточки короткие, густые. Толщина каждой последующей ветви изменяется слабо. Клетки, несущие ветви, слегка деформированы. У основания слоевища они до 31×27 мкм, реже крупнее. У боковых ветвей их размеры $13-27 \times 18-23$ мкм, у терминальных ветвей $9-14 \times 12-14$ мкм. Апикальные клетки терминальных ветвей иногда сильно вытянуты, $20-27 \times 10-14$ мкм. Чаше их длина не превышает ширину или меньше нее. Хроматофоры дисковидные.

Одногнездные спорангии $18-36$ мкм в поперечнике с толстыми оболочками собраны в длинные интеркалярные цепочки по 2–25 шт. и более в каждой серии. В период массового спороношения спороносные участки нитей бывают разделены 2–4 вегетативными клетками, которые впоследствии нередко становятся генеративными. Иногда цепочки спорангиев могут быть целиком или частично двурядными. Многогнездные зооидангии и гаметангии имеют вид терминальных или интеркалярных длиннотрубчатых стручков $63-205 \times 18-31$ мкм. Иногда они разветвлены, имеют очень мелкие гнезда и располагаются между вегетативными нитями. На спорофитах развиваются одновременно стручки и цепочки спорангиев.

Экология. Чрезвычайно эвритопный и эврибионтный вид. Развивается во всех горизонтах литорали и в сублиторали до глубины 4 м. В разных условиях прибойности, предпочтительно в местах защищенных и полузащищенных от волнения, на различных типах жестких грунтов. Широко представлен на антропогенных субстратах, на других водорослях и на литоральных животных: *Midia*, *Balanus*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Биполярный арктическо-бореально-нотальный вид с изоморфной сменой поколений. Принадлежит многочисленному, широко распространенному в Мировом океане роду. Эфемер. Вегетирует практически круглый год. За год сменяется несколько генераций вида.

Распространение до 1970 г. Имел широкое распространение, но не был массовым. **Распространение до 1991 г.** Увеличил свое присутствие, особенно во внутренней части губы. Стал обязательным эпифитом *Fucus* практически во всех местах его обитания. Активно занимает участки грунта, освобождаемые другими видами. **Современное распространение.** Изменил свою ценотическую роль и стал одним из доминантов литоральной флоры. Встречается повсеместно.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Вид подвержен сильным изменениям: изменяется толщина нитей, наблюдаются раздувание клеток, изменение цвета внутриклеточных включений — вместо оливково-зеленого они приобретают грязный бурый или рыжий цвет. На участках с повышенным загряз-

ением тяжелыми металлами изменяется форма хроматофоров, происходит сильная аутолизация клеток. Иногда одна или две-три вакуоли заполняют всю клетку, прижимая клеточное содержимое к стенкам или верхушке клеток.

Отношение к загрязнению. В полисапробных местообитаниях формирует монодоминантную ассоциацию. Исключительно полисапробный вид. При существенном загрязнении отсутствует только на участках с сильным заилением и загрязнением субстрата нефтепродуктами. В бух. Раковая, где фактически уничтожена вся растительность, встречается в обрастании причальных стенок.

Pyraliella gardneri Coll. — Пилаелла Гарднера

Abbott, Holenberg, 1976: 146, fig. 108.

Описание. Эпифитные короткие слаборазветвленные однорядные нити до 0,4 м высотой. Образуют густое опушение на поверхности хозяина. Прикрепляются базальной длинноцилиндрической ризоидообразной или коротко-конической клеткой. Нити диморфные: между клетками парафизов растения-хозяина они тонкие, состоят из длинноцилиндрических клеток до 10 мкм толщиной, выше, у поверхности хозяина, они становятся 18–24 мкм толщиной, а к вершине — 60–65 мкм. Отдельные клетки слоевища часто имеют одну, реже две продольные перегородки. Зрелые клетки раздутые, их длина у основания нитей превышает ширину в 2–3 раза, у вершины — в 1–2 раза. Рост диффузный. Волоски отсутствуют. Многогнездные зоидангии интеркалярные, развиваются длинными сериями. По мере созревания достаточно долго сохраняется такое расположение спорангиев, которое подчеркивает контуры вегетативных клеток, ставших репродуктивными. При полном созревании зоидангий границы материнских клеток зоидангиев не просматриваются.

Экология. Эпифит *Laminaria bongardiana*. Частично проникает во внутренние слои хозяина. Развивается на прошлогодних пластинах в сублиторали до глубины 6 м в разных условиях прибойности. В эпифитной синузии этому виду часто сопутствуют *Laminariocolax*, *Acrochaetium*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореальный вид с изоморфной сменой поколений и неправильным циклом развития. Принадлежит многочисленному, широко распространенному в Мировом океане роду. Эфемер. Вегетирует в холодную половину года. Срок развития одной генерации не более 2 мес.

Распространение до 1970 г. До сих пор в дальневосточных морях России не указывался. Распространение до 1991 г. Был обнаружен у м. Казак в выбросах в бух. Малая Лагерная. Современное распространение. Встречается на нормальных здоровых растениях ламинарии в выбросах у мысов Жукова, Маячный. Во внутренней части губы отсутствует.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не зарегистрирована.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный. Исчезает при изменении условий обитания базифита.

Pyraliella varia Kjellm. — Пилаелла разнообразная

Kjellman, 1883: 282, tab. 27, fig. 1–12; Зинова, 1953: 56, рис. 54.

Описание. Желтовато-бурые не очень слизистые кустики до 5 см высотой. Ветвление поочередное или супротивное. Боковые ветви первых порядков длинные, плетевидные. Терминальные веточки короткие, из 4–2 клеток, оттопырен-

ные или перпендикулярные материнской ветви. Три или четыре базальные клетки боковых ветвей обычно меньших размеров. Клетки, образующие нить, бочонковидные, округло-прямоугольные, 27–36×27–32 мкм, их длина слегка превышает, равна или меньше ширины. Одногнездные спорангии сферические или слегка сплюснутые, 22–27×22–40 мкм, одиночные или развиваются в цепочках по 2–14 шт. Цепочки спорангиев интеркалярные или апикальные, местами двурядные. Многогнездные гаметангии и зоидангии в виде коротких, широких терминальных или интеркалярных стручков 72–166 × 30–38 мкм. На начальных стадиях формирования они длиннотрубчатые, однорядные, располагаются на 1–3-клеточной ножке или непосредственно на боковой ветви.

Экология. Чрезвычайно эвритопный и эврибионтный вид. Развивается на мелководной, валунно-глыбовой и скалистой литорали и в сублиторали до глубины 3 м. Предпочитает защищенные и полузащищенные от волнения участки берега. Заселяет антропогенные субстраты, различные водоросли, селится на раковинах двустворчатого моллюска мидии, домиках усоногих раков рода *Balanus*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с изоморфной сменой поколений. Эфемер. Вегетирует практически круглый год. За год сменяется несколько генераций. В теплое время года в среднем горизонте литорали на участках, прежде занятых фукусом, способен образовывать монодоминантную ассоциацию с достаточно плотным растительным покровом. Формирует мощное обрастание *Fucus evanescens*, и нередко общая масса эпифитирующих растений близка к массе растения-хозяина.

Распространение до 1970 г. Имел широкое распространение, но не был массовым. **Распространение до 1991 г.** Увеличил свое присутствие, особенно во внутренней части губы. Стал обязательным эпифитом *Fucus* практически во всех местах его обитания. Современное распространение. Изменил свою ценотическую роль и стал одним из доминантов литоральной флоры. Встречается повсеместно.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В эвтрофных условиях наблюдается сильная вакуолизация клеток, что косвенно может свидетельствовать о повышенном газообмене и усиленном клеточном дыхании как адаптационном приспособлении к повышенному уровню фенольного и нефтяного загрязнения.

Отношение к загрязнению. Исключительно полисапробный вид.

***Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. f. *arctus* (Kuetz.) Kuckuck –
Эктокарпус стручковидный**

Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jol.: З и н о в а , 1953: 64, рис. 56; К л о ч к о в а , 1996а: 47, рис. 31.

Описание. Кустики до 5 см высотой, мягкие, спутанные или скрученные у основания, образующие дерновинки, от темно-бурого до желтовато-бурого цвета. Прикрепляются короткими ризоидами, образующими подобие лопастной подошвы. Ветвление боковое, поочередное или неправильное дихотомическое. Ветви длинные, плетевидные, постепенно меняющие свою толщину в каждом следующем порядке ветвей и к вершине постепенно становящиеся тоньше. Апикальные клетки ветвей вытянутые, слегка раздутые на внешнем конце, иногда приобретают вид ложного волоска либо заканчиваются стручком. Клетки нитей субцилиндри-

ские, слабобраздутые, с тонкими оболочками. Отношение длины к ширине 1—4): 1. Главная ось до 54 мкм толщиной, боковые ветви 18—40 мкм. Терминальные ветви до 9 мкм толщиной. Хроматофоры в виде скрученных лент или перфорированных пластин. Рост диффузный. Одноклеточные спорангии округло-овальные, одиночные, сидячие на боковой поверхности ветвей. Многогнездные зооспорангии имеют вид веретеновидных стручков. Молодые стручки состоят из 1—3 рядов, зрелые — с мелкими гнездами, расположенными в 4—5 рядов, сидячие или на коротких одно-, двухклеточных ножках либо апикальные, на верхушках боковых ветвей. Их размеры 50—120 × 13—27 мкм.

Экология. Развивается во всех горизонтах литорали, в литоральных ваннах, на обрине 0—2,5 м, в условиях различной прибойности на скалистых грунтах, водоемах, антропогенных субстратах. Самостоятельных зарослей не образует.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Биполярный арктическо-бореально-нотальный вид с изоморфной сменой поколений. Принадлежит к чрезвычайно многочисленному широко распространенному роду. Часто выступает эпифитом и имеет обильную диатомовую микрофлору. Размер с коротким периодом вегетации и частой сменой генераций. Растет в широком диапазоне температур.

Распространение до 1970 г. Встречался достаточно обильно в районе бухты Никольская, в бух. Раковая, в горле губы и, видимо, в других районах. **Распространение до 1991 г.** Увеличил свое присутствие во внутренней части бухты. **Современное распространение.** Встречается во всех районах исследования, часто вместе с предыдущим видом, но уступает ему в количественном отношении.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Наблюдается изменения размеров клеток и нитей. При сплошном обрастании диатомовыми порослями клетки сильно удлиняются и теряют упругость.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид, чрезвычайно приспособленный к нефтяному загрязнению.

***Laminariocolax tomentosum* (Farl.) Kylin — Ламинариоколакс опушающий**

Зинова, 1953: 74: рис. 65.

Описание. Слоевище микроскопическое, в виде разветвленных кустиков, собранных в пучочки до 1,5 мм высотой. Прикрепляется базальными нитями, стелющимися по поверхности хозяина или развивающимися среди парафиз. Ветвление вольно частое. Боковые ветви оттопыренные, иногда отходят почти под прямым углом, короткие, попеременные или односторонние, расположенные то с одной, то с другой стороны основной ветви. Их толщина не превышает 10 мкм. Клетки нитей прямоугольные, не раздутые, их длина равна или вдвое больше ширины. Очень редко от основных вертикальных нитей отходят ризоидальные нити. Рост слоевища диффузный. Ложные или настоящие волоски отсутствуют. Хроматофоры лентовидные или широкопластинчатые, по 1 или 2 в клетке. Многогнездные спорангии однорядные, цилиндрические, до 105 мкм длиной и 6—7 мкм толщиной, с мелкими дискосидными гнездами и с тупой или слегка заостренной верхушкой. В состоянии пол-

ной зрелости на отдельных участках стручков может состоять из двух или даже трех рядов.

Экология. Эпифит ламинариевых водорослей и фукуса. Реже встречается на багрянках. Создает характерную опушенность на поверхности базифита. Развивается на литорали и в сублиторали в условиях различной прибойности. Встречается агрегированно с другими представителями эктокарповых водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с изоморфной сменой поколений. Принадлежит к многочисленному роду. Эфемер с коротким периодом вегетации. Растет в широком диапазоне температур, но массовое развитие наблюдается весной и в первой половине лета, когда идет разрушение прошлогодних пластин ламинарий. При массовом развитии на фукусе у растения-хозяина сильно повреждаются покровные ткани, что в последующем, видимо, вызывает вторичную инфекцию, обширный некроз и отмирание слоевищ.

Распространение до 1970 г. Не указывался. **Распространение до 1991 г.** Встречался в горле губы, у м. Казак, в бух. Малая Лагерная на пластинах *Laminaria*, стволиках *Agarum*, *Alaria*, *Thalassiophyllum*, а также на *Fucus*. Находки вида были новыми не только для Авачинской губы, но и в целом для дальневосточных морей России. **Современное распространение.** Встречается часто в районах развития *Fucus evanescens* *Halosaccion firmum*.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения имеет обильную диатомовую эпифлору, заметных изменений в морфологии не наблюдается.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

Порядок CHORDARIALES S. et G.

Семейство Elachistaceae Kjellm.

Halothrix lumbricalis (Kütz.) Reinke — Халотрикс червеобразный

Зинова, 1953: 92, рис. 76; Клочкова, 1996а: 56, рис. 39.

Описание. Небольшие плотные слизистые на ощупь пучочки однорядных нитей 0,2–1 см высотой. В основании пучка развиваются плотно прилегающие друг к другу извилистые ризоидальные нити. Вверх от них отходят длинные нити, несущие многогнездные спорангии и укороченные ассимиляционные нити, между которыми развиваются одноклеточные спорангии.

Экология. Эпифит *Zostera marina*. Развивается в условиях умеренного и слабого прибоя. Появляется весной.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид с изоморфной или неправильной сменой поколений. Эфемер. Период жизни одной генерации составляет, видимо, не более 2 мес. Облигатный эпифит.

Распространение до 1970 г. Данные отсутствуют. **Распространение до 1991 г.** Вкутовой части губы. Современное распространение. В течение нескольких последних лет не встречался.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид. *Zostera marina*, на которой эпифитирует *Halothrix*, в условиях загрязнения способна накапливать в больших концентрациях фенолы, нефтепродукты и тяжелые металлы. На ее поверхности в тропических условиях обильно развивается полисапробная микрофлора, образующая сплошную слизистую опушку. Все это, видимо, неблагоприятно для развития *Halothrix*.

Leptonematella fasciculata (Reinke) Silva — Лептонемателла пучковатая

Wynne, 1969: 11. — *Leptonema fasciculatum* Reinke, Rosenvinge, 1935: 38, fig. 38—41.

Описание. Слоевище в виде едва заметных пучочков до 1 мм высотой, образованных короткими, простыми, редко разветвленными у основания нитями до 13 мкм шириной. Вертикальные нити состоят из 6—12 клеток, возникают от рыхлых стелющихся хорошо развитых базальных нитей. Клетки нитей субцилиндрические. Имеются настоящие волоски. Многогнездные спорангии в форме конусовидных стручков развиваются на стелющихся и вертикальных нитях. Гнезда в стручках расположены достаточно правильными продольными и поперечными рядами.

Экология. Развивается как эпифит водорослей в сублиторальной зоне.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Эфемер с коротким периодом вегетации.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение в 1991 г. Был встречен однажды у м. Казак. Современное распространение. В течение нескольких последних лет не встречался.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Условно отнесен к олигосапробным видам.

Порядок CHORDARIALES S. et G.

Семейство Corynophlaeaceae Oltm.

Leathesia difformis (L.) Aresch. — Леатезия бесформенная

Abbott, Hollenberg, 1976: 176, fig. 142; Клочкова, 1996а: 57, рис. 41.

Описание. Подушкообразные, распростертые или полусферические слизистые оливково-бурые бугристые коркообразные слоевища 5—6 (8) см в поперечнике. Консистенция слоевища хрящеватая. Зрелые растения часто имеют полость, молодые — нет. Внутренние нити, формирующие слоевище, сложно дифференцированы по форме и размерам. Между соседними клетками имеются вторичные клеточные соединения. Многогнездные спорангии одно- или двурядные, по 6—12 гнезд в ряду. Одногнездные спорангии овальные, их окружают парафизы с раздутыми терминальными клетками.

Экология. Развивается в среднем горизонте прибойной и полуприбойной литорали и в сублиторальной кайме на видах родов *Corallina* и *Neorhodomela*. Наибольшую плотность и биомассу образует в литоральных ваннах среднего горизонта литорали.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Биполярный широкобореально-нотальный вид. К северу численность вида несколько уменьшается. Имеет неправильный, нарушенный цикл развития, гамето-

фит микроскопический, нитчатый. Однолетник, вегетирует большую часть года. Облигатный эпифит. Сам, как правило, эпифитов не имеет.

Распространение до 1970 г. В горле губы и у-ова Завойко. Распространение до 1991 г. В горле губы. Современное распространение. Исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид. Следует заметить, что сам по себе вид, вероятно, устойчив к антропогенному воздействию, поскольку содержит большое количество полисахаридов, препятствующих внутриклеточной интоксикации. Не выносят загрязнения виды, облигатным эпифитом которых он является.

***Kurogiella saxatilis* Kawai – Курогиелла на скальной**

Cylindrocarpus rugosus Okam., Клочкова, Березовская, 1997: 147.

Описание. Хрящеватые слизистые корки, округлые или неправильных очертаний, до 4 см в поперечнике и 1–3 см толщиной в наиболее толстой центральной части. Плотно соединяются с субстратом всей нижней поверхностью. Верхняя поверхность корок бугорчатая, неопределенно-складчатая. Цвет светло-бурый. Сливаясь, соседние слоевища могут формировать единый корковый массив до 10 см и более в поперечнике.

Экология. Обитает на скалистых пологих участках прибойной литорали. Самостоятельных зарослей не образует, является структурным элементом ассоциаций, образуемых *Analipus filiformis*, *Chordaria flagelliformis*, *Petalonia fascia*, *Leathesia difformis*, видами рода *Corallina*. Обитатель чистых вод.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский низкобореальный вид. Цикл развития неизвестен, принадлежит монотипному роду. Является одно- или многолетним.

Распространение до 1970 г. Встречался на пологих скалистых платформах у мысов Вилкова, Жукова, п-ова Крашенинникова. Распространение до 1991 г. Не отмечался. Современное распространение. В большинстве районов прежнего распространения исчез. В мае 2000 г. единичные растения были обнаружены в литоральной зоне в районе между мысами Вилкова и Жукова. Судя по всему, вид вновь вселяется в горло Авачинской губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

Семейство Lithodermataceae (Kjellm.) Nauck

***Lithoderma fatiscens* Aresch. – Литодерма растянутая**

Зинова, 1953: 82, рис. 69. Клочкова, 1996а: 58.

Описание. Корки в виде тонких пленок, до 10 см в поперечнике и 0,8 мм толщиной, зелено-бурого цвета, плотно прилегающие к субстрату. Самый нижний клеточный слой образован бесцветными клетками. От него вертикально вверх отходят

сходящие, плотно сомкнутые нити, которые не соединены друг с другом и не образуют псевдопаренхиму. Они редко ветвятся, состоят из 8–14 прямоугольных или субквдратных клеток. С одногнездными и многогнездными спорангиями.

Экология. Развивается на гладких поверхностях скал, глыбах, крупных валунах, иногда в опресненных лужах верхнего горизонта литорали. Предпочитает прибрежные местообитания, вертикальную экспозицию субстрата. Многолетний. Консорциальные связи слабо выражены. Эпифитов не имеет и сам не эпифитирует. Встречается в сообществе макрофитов, имеющих небольшие размеры или корковое строение.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Цикл развития вида неизвестен. Достаточно распространен по всему ареалу, принадлежит к монотипному роду. Многолетний.

Распространение до 1970 г. Данные отсутствуют. **Распространение до 1991 г.** Зарегистрирован на кекурах Три Брата, Бабушкин Камень, утесов Казак, Вилкова. Современное распространение. Единичные растения встречаются на кекурах в горле губы. Из остальных районов исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Семейство Chordariaceae (Ag.) Grev.

Chordaria flagelliformis (Müll.) Ag. – Хордария бичевидная

Inagaki, 1958: 152, fig. 57–58; Клочкова, 1996а: 64, рис. 46.

Описание. Слоевище в виде разветвленных хрящеватых, шнуровидных плотных, слизистых на ощупь, темно-коричневых или во взрослом состоянии почти черных шнуров 10–30 см и более высотой. Боковые ветви длинные, попеременно и неправильные с округлыми пазухами, отходят почти под прямым углом. Прикрепляется небольшой подошвой. Сердцевина ложнотканевая, состоит из пучка нитеобразованных длинноцилиндрическими толстостенными клетками и расположенных между ними ризоидообразных нитей. От периферических нитей пучка отходят ассимиляционные нити, состоящие из 6–8 клеток и образующие плотную оболочку. Одногнездные спорангии яйцевидной формы возникают от базальных клеток ассимиляционных нитей.

Экология. Образует самостоятельные ассоциации или сопутствует зарослям многих других видов. Часто с эпифитами и микроскопическими зелеными, бурыми и красными эндофитами. Развивается в нижнем горизонте литорали, в сублиторальной кайме и в сублиторали до глубины 4 м, на различных типах жестких субстратов в условиях сильного и умеренного прибоя, в обрастании антропогенных субстратов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Описанную морфологию имеет спорофит; гаметофит представляет собой микроскопические разветвленные нити, живущие в тканях других бурых водорослей. Асезонный однолетник. Биомасса и размеры максимальны летом и минимальны зимой, доходя до нулевых значений в январе–марте.

Распространение до 1970 г. Являлся структурным элементом сообщества водорослей нижнего горизонта литорали, встречался повсеместно на участках с благоприятными для его развития характеристиками. **Распространение до 1991 г.**

Встречался в горле губы, на кекурах Три Брата, в бух. Турпанка, у м. Казак. Современное распространение. Резко сократился в количестве, особенно в районе восточного побережья, в местах сильного загрязнения. Встречается в горле губы, у п-ова Завойко, в бух. Турпанка, у п-ова Крашенинникова.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения наблюдается сокращение размеров слоевищ более чем в 3—4 раза.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

Chordaria gracilis S. et G. — Хордария изящная

Setchell, Gardner, 1925: 573, pl. 84; Inagaki, 1959: 157, fig. 59-60.

Описание. Шнуровидный многократно разветвленный куст до 30 см высотой. Центральная ось отчетливо выражена, боковые ветви попеременные 2-3 порядков, вальковатые, до 1 мм толщиной, отходят под острым углом. Веточки последнего порядка, оттопыренные, короткие, многочисленные. В целом растение густо разветвленное. Хорошо отличается от предыдущего вида строением ассимиляционных нитей, покрывающих слоевище. Эти нити состоят из 2-3, в зрелом состоянии до 4 клеток. Апикальная клетка ассимиляционных нитей слабо или вовсе не раздута, но она несколько больше соседних.

Экология. Растет одиночными кустиками на литорали и в сублиторальной кайме

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид. Имеет гетероморфный цикл развития. Асезонный однолетник.

Распространение до 1970 г. Встречалась в горле и во внутренней части губы на участке побережья бух. Малая Лагерная п-ова Завойко. Распространение до 1991 г. Сократила свое присутствие в местах прежнего распространения. Современное распространение. Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Sphaerotrichia divaricata (Ag.) Kylin — Сферотрихия растопыренная

Inagaki, 1958: 146, fig. 51-56, pl. 6-19; Клочкова, 1996а: 65, рис. 47.

Описание. Вальковатые или чуть сдавленные, двусторонне поочередно или почти супротивно разветвленные, более или менее мягкие слизистые на ощупь светло-бурые или оливково-зеленые шнуры 6 см и более длиной. Боковые ветви короткие, достаточно многочисленные, особенно в верхней части слоевища. Прикрепляется небольшой подошвой. Примечательной особенностью вида является наличие раздутых апикальных клеток в ассимиляционных нитях, покрывающих всю поверхность слоевища.

Экология. Встречается на литорали и до глубины 1 м в условиях среднего прибоя, на жестком грунте в условиях слабого и умеренного прибоя.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Однолетний. Цикл развития и строение гаметофитов как у предыдущего вида. В обычных условиях свободноживущий. Эпифитирует очень редко, сам часто является базифитом для микроскопических водорослей. Консортивные связи хорошо выражены.

Распространение до 1970 г. Не был отмечен. Мог встречаться в бух. Турпанка, у м. Казак, в районе бух. Моховая в полузащищенных, валунно-каменис-

участках побережья. Распространение до 1991 г. В горле губы и единично у м. Казак. Современное распространение. Во внутренней части губы, по-видимому, исчез повсеместно. Встречаются единичные растения в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Наблюдается сильная ингибиция роста, осевые побеги утончаются.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Eudesme virescens (Carm.) J. Ag. — Евдесма зеленоватая

Inagaki, 1958: 139, fig. 45-47, fig. 4.

Описание. Мягкие слизистые редко поочередно разветвленные кустики до 5 см высотой, с боковыми ветвями 1-2 мм толщиной, отходят от небольшой подошвы. Цвет растений оливково-желтый. Текстура рыхлая. Ассимиляционные нити, образующие коровую обертку, одно- или двукратно разветвленные. Клетки коровых нитей бочонковидные, слегка увеличиваются в размерах от основания к вершине. Одногнездные спорангии яйцевидные, развиваются среди нитей коры.

Экология. Растет одиночными кустиками на литорали на камнях среди *Chordaria flagelliformis* и *Dictyosiphon foeniculaceus* и на глубине до 1,5 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Имеет гетероморфный цикл развития. Судя по всему, эфемер.

Распространение до 1970 г. Неотмечался. Распространение до 1991 г. Был обнаружен только однажды у м. Казак. Современное распространение. По-видимому, исчез из всех районов бывшего распространения.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неотмечена.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к олигосапробным видам.

Saundersella simplex (Saund.) Kylin — Саундерселла простая

Inagaki, 1958: 159, fig. 61-63, pl. 21; Клочкова, 1996а: 62, рис. 45.

Описание. Цилиндрические неразветвленные слизистые шнуры до 17 см длиной и 5 мм толщиной. Текстура слоевища очень рыхлая, цвет буровато-зеленый или оливковый в молодом состоянии. Прикрепляется дисковидной подошвой.

Экология. Встречается в нижнем горизонте литорали и в сублиторальной кайке как эпифит *Chordaria flagelliformis*. Предпочитает полуприбойные участки побережья, валунно-глыбовые грунты.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид, имеющий гетероморфный цикл развития, при котором гаметофит представлен микроскопическими нитями, принадлежит монотипному роду. Сезонный эфемер с коротким периодом вегетации. Облигатный эпифит. Развивается в теплую половину года. Сам не имеет макроскопических гаметофитов.

Распространение до 1970 г. Отмечался в местах обитания базифита (губы, бух. Малая Лагерная, п-ов Завойко), считался редким видом. Распространение до 1991 г. Неотмечался. Современное распространение. По-видимому, исчез из всех районов бывшего распространения.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неотмечена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Порядок RALFSIALES Oltm.

Семейство Ralfsiaceae (Farl.) Hauck

Analipus japonicus (Harv.) Wynne — Аналипус японский

Wynne, 1971a: 172, fig. 4, 7–9; Клочкова, 1996a: 69, рис. 51.

Описание. Слоевище спорофита и гаметофита образовано многолетним коркообразным основанием и отходящими от него однолетними вертикальными побегами 8–20 см высотой. На вертикальных побегах, начиная с нижней четверти или трети, образуются длинные, оттопыренные ветви только первого порядка. Иногда вертикальные побеги редуцируются и представляют собой небольшие вертикальные трубки с зачаточными бугорками или едва обозначенными выростами боковых ветвей. Сердцевина вертикальных побегов ложнотканевая с центральной полостью. Нити, развивающиеся вокруг нее, расположены очень плотно. Окружающая их обертка из коровых и ассимиляционных нитей плотная, нити состоят из 5–7 клеток. Многогнездные зооидангии двурядные, располагаются интеркалярно в основании ассимиляционных нитей.

Экология. Образует чистые или смешанные заросли во всех горизонтах литорали в участках, защищенных от прямого удара волн. Встречается в сублиторали на глубине до 2 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид. Имеет неправильный, часто нарушающийся цикл развития. Гаметофиты неизвестны. Ложный многолетник, зимнее время переживает только базальная часть слоевища. Эпифитов не имеет и сам не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Был достаточно обычным видом флоры и встречался в горле губы, вдоль западного и восточного побережий. **Распространение до 1991 г.** Исчез из районов береговой застройки, но еще оставался во многих районах внутренней части и в горле. Современное распространение. Практически полностью исчез из внутренней части губы и у восточного берега горла. Очень редко встречается у п-ова Завойко.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. **Отношение к загрязнению.** Мезосапробный вид.

Analipus filiformis (Rupr.) Wynne — Аналипус нитевидный

Wynne, 1971a: 172, fig. 1–3, 5–6; Клочкова, 1996a: 70, рис. 52.

Описание. Слоевище состоит из многолетней коркообразной базальной части. От нее отходят короткие однолетние вертикальные рыжевато-бурые трубчатые побеги до 3 см высотой и 2 мм толщиной, с очень короткими папилловидными или сосочковидными боковыми выростами не более 1 мм длиной. Часто они отсутствуют.

Экология. Образует пояс в нижних горизонтах скалистой и скалисто-глыбовой литорали в сублиторальной кайме, при всех типах прибойности. Встречается отдельными пятнами.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид. Смена форм развития неизвестна. Одно- и многогнездные зооидангии развиваются на различных морфологически сход-

ных растениях. Ложный многолетник. Эпифитов не имеет и сам не эпифитирует. Иногда почти срастается с другими корковыми видами.

Распространение до 1970 г. Имел широкое распространение на участках с жесткими грунтами по всей акватории губы. Распространение до 1991 г. У восточного берега губы встречался только у п-ова Завойко и южнее, у западного — сохранял свое присутствие у п-ова Крашенинникова и повсеместно в горле. Современное распространение. Остался в очень ограниченном количестве у п-ова Завойко, у кекуров в горле губы. У мысов Вилкова и Жукова уже не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Ralfsia verrucosa Aresch. — Ральфсия бородавчатая

Зинова, 1953: 84, рис. 71; Клочкова, 1996а: 70.

Описание. Плотные прилегающие к субстрату корки, слегка слизистые, светлоржаво-коричневые, в зрелом состоянии более темные, 1,5–3 см в поперечнике. Очертания корок округлые, чаще неопределенные, поверхность гладкая или со слабо заметными морщинами. Внутренняя часть корок образована стелющимися и восходящими нитями с изодиаметрическими клетками 5–7 мкм шириной.

Экология. Развивается у нижней границы среднего горизонта литорали, при всех уровнях прибойности, часто вместе с *Analipus filiformis*, *Petalonia fascia* + *Chordaria agelliformis*. Поселяется на валунах, нередко на гальке и уплощенных камешках, обволакивая их почти целиком.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Смена фаз развития отсутствует. По всей вероятности, многолетний. Эпифитов не имеет. Консортивные связи не выражены.

Распространение до 1970 г. Встречался вдоль всего побережья губы. Распространение до 1991 г. В горле губы. Современное распространение. Повсеместно исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

Ralfsia fungiformis (Gunn.) S. et G. — Ральфсия грибообразная

Abbott, Hollenberg, 1976: 165, fig. 132; Клочкова, 1996а: 71, рис. 53.

Описание. Слоевище в виде кожистых, легко отделяющихся от субстрата ржавато- или ржаво-коричневых корок 1–2,5 см в поперечнике. Корки одиночные только в молодом и ювенильном состоянии, обычно они веерообразно расходящиеся, налегающие друг на друга и образующие общий коркообразный пласт 5–7 см в поперечнике. На их дорсальной поверхности образуется радиальная и концентрическая полосчатость, на вентральной — развиваются короткие ризоидальные выросты. Края корок волнистые, приподнимаются над субстратом. Одногнездные спорангии образуются в основании многоклеточных парафиз. Многогнездные зооидангии однорядные, располагаются интеркалярно в верхней части парафиз. Однако верхушечная клетка зооидангиев всегда остается стерильной.

Экология. Развивается на литорали в виде небольших корочек, часто ассоциирован с *Analipus filiformis*. Предпочитает пологие участки дна, прибойные и полуприбойные местообитания.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Смена поколений не изучена. Многолетний. Эпифитов не имеет.

Распространение до 1970 г. Указывался в горле губы, но, видимо, имел более широкое распространение. Распространение до 1991 г. Встречался в горле губы, у кекуров Три Брата. Современное распространение. Вид практически полностью исчез из флоры губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неотмечена. Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Порядок PUNCTARIALES Kylin

Семейство Punctariaceae (Thur.) Kjellm.

Melanosiphon intestinalis (Saund.) Wynne — Меланосифон кишковидный

Abbott, Hollenberg, 1976: 192, fig. 155; Клочкова, 1996a: 74, рис. 56.

Описание. Слоевище в виде полых трубок, суживающихся у вершины и основания почти до волосовидной толщины, 2–5 см высотой и 1,5–2,5 мм толщиной в средней части, с маленькой дисковидной подошвой. Обычно растет пучками, по несколько десятков слоевищ. Цвет растений изменяется от оливкового в молодом состоянии до рыжевато-бурого в старом. Клетки центральных нитей, окружающие внутреннюю полость, собраны в нити, располагающиеся рыхло, в 3–5 слоев. Ассимиляционные нити, образующие коровую обертку, располагаются рыхло и состоят из 6–7 клеток. Размножается одногнездными спорангиями.

Экология. Встречается в сообществах различных водорослей, часто на антропогенных субстратах. На скалистых участках верхнего горизонта полуприбойной и прибойной литорали образует самостоятельную ассоциацию.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид, принадлежит монотипному роду. Описанная выше морфология свойственна спорофитам. Гаметофиты микроскопические в виде однорядных разветвленных нитей. Эпифитов не имеет, сам не эпифитирует. Эфемер.

Распространение до 1970 г. Прежде был массовым, широко распространенным во флоре видом. Распространение до 1991 г. Еще встречался во многих участках в горле губы и во внутренней ее части, но в местах сильного загрязнения сократил свое присутствие. Современное распространение. Сохраняется у п-ова Завойко, между территорией СРМЗ и бух. Сероглазка, в бух. Турпанка, у мысов бух. Крашенинникова, в горле губы, но нигде не образует пояса или заметных скоплений.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неотмечена.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид, однако менее приспособленный к сильному загрязнению, чем некоторые другие представители этой группы.

Семейство Delamareaceae A. Zin.

***Delamarea attenuata* (Kjellm.) Rosenv. — Деламаря утонченная**

Зинова, 1953: 130, рис. 107; Клочкова, 1996а: 75, рис. 57.

Описание. Полюе, слегка сдавленные, суживающиеся у основания трубчатые слоевища до 2,8 см высотой, прикрепляющиеся к субстрату едва заметной подошвой. Отличается от предыдущего вида главным образом анатомическими признаками и, в первую очередь, наличием одноклеточных парафизов и многогнездных спорангиев.

Экология. Имеется указание на нахождение неотенической формы вида на глубине 3 м, на подошве *Monostroma grevillei* в фертильном состоянии, в апреле.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид с гетероморфной сменой поколений. Однолетний, возможно, эфемер. Гаметофит микроскопический. Принадлежит монотипному роду.

Распространение до 1970 г. Отмечался в горле и у восточного побережья губы. **Распространение до 1991 г.** На участке побережья бух. Малая Лагерная—м. Сигнальный. **Современное распространение.** В местах бывшего распространения не обнаружен.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В неблагоприятных условиях вид может сильно изменяться и становится тонконитевидным до 1–2 мм высотой. Такая неотеническая форма развития имеет и видоизмененное внутреннее строение. Она появляется под влиянием токсического воздействия антикоррозийных покрытий антропогенных субстратов.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Семейство Dictyosiphonaceae Kütz.

***Coilodesme fucicola* (Yendo) Nagai — Коилодесме фукусовая**

Nagai, 1940: 63; Клочкова, 1993: 156, рис. 75.

Описание. Нежные тонкостенные сдавленные мешочки светло-бурого или оливкового цвета, 10–12 см длиной, 0,6–4 см шириной, с вытянуто-клиновидным основанием, постепенно расширяющимся к вершине. Прикрепляется небольшой дисковидной подошвой. Стенки слоевища достаточно тонкие, гладкие, с ровной поверхностью, слипающиеся.

Экология. Эпифит ламинариевых водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатско-американский высокобореальный вид. Принадлежит к широко распространенному многочисленному роду, для которого свойственно чередование макроскопического спорофита и микроскопического гаметофита. Сезонный эфемер, облигатный эпифит.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. В целом является редким видом флоры Авачинского залива. **Распространение до 1991 г.** В горле губы, у входного мыса. **Современное распространение.** Судя по всему, этот вид раньше появлялся в губе эпизодически, в последние годы не встречался.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неизучена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

Coilodesme bulligera Strömf. — Коилодесме пузырчатая

Setchell, Gardner, 1925: 581, pl. 45, fig. 77–78; Nagai, 1940: 62; Зинова, 1953: 142, рис. 117.

Описание. Нежные, тонкостенные раздутые мешочки светло-бурого или оливкового цвета с вытянуто-клиновидным основанием, переходящим в отчетливо выраженную ножку и постепенно расширяющимся к вершине, 8–15 см длиной и 0,6–4 см шириной. Поверхность неровная, неравномерно вздутая. Прикрепляется небольшой дисковидной подошвой.

Экология. Растет на камнях и скалистых участках на литорали в условиях умеренного и слабого прилива.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный высокобореальный вид. Цикл развития гетероморфный. Обильное развитие наблюдается в мае—начале июня. Встречается только как свободноживущий. Обычно не имеет макроэпифитов. Эфемер.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. В целом является редким видом флоры Авачинского залива. **Распространение до 1991 г.** В горле губы, у кекуров. Современное распространение. Судя по всему, этот вид раньше появлялся в губе эпизодически, в последние годы не встречался.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. **Отношение к загрязнению.** Стеносапробный вид.

Dictyosiphon chordaria Aresch. — Диктиосифон хордария

Зинова, 1953: 142, рис. 117; Перестенко, 1980: 152, рис. 303.

Описание. Шнуровидные мягкие слизистые кустики с ветвями преимущественно первого порядка, до 30 см высотой. Толщина центральной оси и боковых ветвей в средней части 1,8 мм. Характерной особенностью вида является многослойная коровая обертка в отличие от однослойной у следующего ниже вида. Нити коры собраны в свободные 1–3-клеточные нити.

Экология. Эпифит *Chordaria* или свободноживущий. Встречается на литорали и в сублиторальной кайме.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Принадлежит широко распространенному многочисленному роду, для которого свойственно чередование макроскопического спорофита и микроскопического гаметофита. Однолетник или эфемер с длительным периодом вегетации.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. В целом является редким видом флоры Авачинского залива. **Распространение до 1991 г.** Однажды был обнаружен у п-ова Завойко. Современное распространение. Судя по всему, резко сократил присутствие.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. **Отношение к загрязнению.** Мезосапробный вид.

Dictyosiphon foeniculaceus (Huds.) Grev. — Диктиосифон укроповидный

Setchell, Gardner, 1925: 589, pl. 40, fig. 47–49; Зинова, 1953: 137, рис. 22, 33; Клочкова, 1996а: 78.

Описание. Слоевище спорофита в виде многократно разветвленных кустика до 25 см длиной и более, светло-оливковое или в зрелом состоянии темно-бурое. При-

крепляется небольшой подошвой. Ветвление частое, многократное, вплоть до образования ветвей пятого порядка. Ветви до 1,5 мм толщиной, в нижней части слоевища более длинные, чем в верхней. Центральная часть слоевища образована пучком нитей. Клетки, образующие этот пучок, на периферии намного короче, чем в его центральной части. Кора одно- или двуслойная, мелкоклеточная. Клетки коры при просмотре с поверхности слоевища расположены рядами. Одногнездные спорангии развиваются по всему слоевищу.

Экология. Растет в полузащищенных участках нижнего горизонта литорали и в сублиторальной кайме на валунных, скалистых, заиленных грунтах и на гидротехнических сооружениях. Образует самостоятельные поселения, а также часто встречается как эпифит *Chordaria flagelliformis*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с гетероморфной сменой форм развития. Однолетник, возможно, эфемер. Развивается летом и осенью.

Распространение до 1970 г. Отмечался у м. Казак и в бух. Крашениникова, у восточного берега горла губы. Раньше имел широкое распространение во внутренней части губы, встречался в горле. Распространение до 1991 г. Еще отмечался в горле губы, в бух. Турпанка, у м. Казак, п-ова Завойко. В последнем районе формировал массовые скопления в сублиторальной кайме на участке побережья, обращенном к горлу губы. Современное распространение. Резко сократил свою численность, сохраняется у п-ова Завойко, кое-где у западного берега губы, с восточной стороны горла исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид. Плохо переносит нефтяное загрязнение. Исчезает из районов с плавающими нефтяными пленками.

Семейство Striariaceae Kjellm.

Stictyosiphon tortilis (Rupr.) Reinke – Стиктиосифон скрученный

Зинова, 1953: 133, рис. 110; Клочкова, 1996а: 79.

Описание. Слоевище в виде бурых или темно-коричневых грубонитевидных разветвленных кустиков 7–10 см высотой. Боковые ветви первого порядка обильно развиваются в верхней трети слоевища, ветви второго и последующих порядков практически отсутствуют. Рост слоевища осуществляется синхронным делением клеточных нитей, в результате которого возникают полисифонные членики, придающие слоевищу под микроскопом членистый вид.

Экология. Редкий вид. Растет небольшими скоплениями в сообществе морской травы *Zostera*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с гетероморфной сменой форм развития. Эфемер, растет большую часть года. В дальневосточных морях имеет широкий ареал, но встречается очень редко.

Распространение до 1970 г. В районе м. Сигнальный. Распространение до 1991 г. В бух. Моховая. Современное распространение. Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к олигосапробным видам.

Порядок SCYTOSIPHONALES Feldm.**Семейство Scytosiphonaceae (Thur.) Foslie*****Petalonia fascia* (Müll.) Kuntze — Петалония лентовидная**

Wynne, 1969: 17, pl. 11–13, fig. 6–8; Виноградова, 1973: 28, рис. 2; Ключкова, 1996а: 80, рис. 60.

Описание. Пленчатые оливковые или бурые слегка волнистые по краям, клиновидно суженные у основания пластины 3–12 см длиной, 0,5–2 см шириной, 120–200 мкм толщиной, с маленькой дисковидной подошвой. Центральная часть пластины состоит из 2–3 слоев крупных клеток, покрытых однослойной корой. Клетки коры 7–10 мкм в поперечнике. Многогнездные гаметангии удлиненно-цилиндрические, развиваются среди редких парафиз и волосков и вместе с ними образуют на поверхности пластины плотные обширные сорусы.

Экология. Эврибионтный вид. В среднем и нижнем горизонтах прибойной и полуприбойной литорали и в сублиторальной кайме образует самостоятельную ассоциацию. Опускается в сублитораль до глубины 2 м. Встречается в обрастании антропогенных субстратов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Биполярный арктическо-бореально-нотальный вид. Имеет гетероморфный цикл развития. Гаметофит макроскопический, описанной выше морфологии, а спорофит представлен небольшой многослойной корочкой. Однолетний, асезонный вид с коротким сроком жизни одного поколения. Существует почти круглогодично, при этом одна генерация перекрывает другую, но отдельные растения живут недолго. В куртинах всегда наряду с отспоросившими можно встретить и ювенильные особи. Иногда может эпифитировать, сам эпифитов не имеет. Играет исключительную роль в формировании биоты антропогенных субстратов и выступает в роли пионерного вида. Это указывает на повышенную способность вида к расселению.

Распространение до 1970 г. Был одним из наиболее распространенных видов литоральной флоры. Рос во внутренней части и в горле губы. **Распространение до 1991 г.** Сохранял свое присутствие во внутренней части в горле губы. Встречался даже в районе воздействия сточных вод (у коллекторов, расположенных в районе сопки Никольская, у судоремонтного и рыбоконсервного заводов). Но в местах загрязнения численность вида резко уменьшилась. **Современное распространение.** Полностью исчез из флоры восточного побережья, в остальных районах появляется эпизодически, буквально единичными растениями. Былой ценотической роли не имеет. Даже у открытого побережья п-ова Завойко и в горле губы встречается весьма ограниченно, единичными куртинами.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Видимые изменения внешнего вида и анатомии не наблюдаются. По сравнению с другими водорослями более устойчив к обрастанию микрофлорой. В загрязненных местообитаниях большинство встречающихся растений ювенилы.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид. В гиперсапробных условиях погибает.

***Petalonia zosterifolia* (Reinke) Kuntze — Петалония зостеролистная**

Виноградова, 1973: 28, рис. 1; Клочкова, 1996а: 80.

Описание. Нежные бурые или оливковые, почти зеленые, ровные или слегка скрученные клиновидно суженные у основания узколанцетовидные пластины до 15 см длиной и 0,5–1,5 мм шириной. Прикрепляется подошвой. Анатомическое строение как у предыдущего вида.

Экология. Редкий вид флоры. Растет небольшими куртинками в нижнем горизонте скалистой прибойной литорали и в сублиторальной кайме, часто совместно с *P. fascia*. Встречается в обрастании.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Смена форм развития и биологические особенности как у предыдущего вида.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. **Распространение до 1991 г.** В бухтах Турпанка и Малая Лагерная. Современное распространение. В последние годы вид не был обнаружен ни разу.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. **Отношение к загрязнению.** Мезосапробный вид.

***Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) J. Ag. — Сцитосифон коленчатый**

Wynne, 1969: 32, pl. 14–17; Клочкова, 1996а: 81; Kogame, 1998: 47, fig. 52–65.

Описание. Слоевище гаметофита в виде кожистых тонкостенных трубок, снабженных по всей длине редкими перетяжками, придающими слоевищу членистый вид, 4–20 см длиной и 0,4–0,7 см шириной. Прикрепляется к субстрату небольшой подошвой. Цвет растений светло- или темно-бурый, в молодом состоянии — оливково-бурый. Стенки слоевища состоят из 3–5 слоев нитей, клетки которых крупные, уменьшающиеся к наружной поверхности слоевища. Кора, покрывающая растение, однослойная. У зрелых растений от клеток коры отходят однорядные многогнездные гаметангии, среди них развиваются многочисленные длинные, раздутые к верхушке одноклеточные парафизы.

Экология. Массовый эврибионтный вид флоры. Растет плотными пучками, образованными разноразмерными растениями, отходящими от одной общей подошвы. Часто формирует самостоятельные моно- и полидоминантные ассоциации, в сублиторали распространен до глубины 2 м. Хорошо переносит опреснение.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Мультизональный вид с таким же, как у предыдущего вида, циклом развития. В цикле развития наблюдались нарушения, при которых образование гаметофитов происходило в результате разрастания вегетативных нитей спорофита. Обильно обрастает микрофлорой, главным образом диатомеями. Асезонный вид. Вегетирует круглый год. Срок жизни одной генерации до нескольких месяцев. Наиболее многочисленны летние генерации.

Распространение до 1970 г. Был обычным видом флоры защищенных валунно-каменистых и щебенчатых участков. Играл заметную фитоценологическую роль. Встречался в разных растительных группировках практически повсеместно. **Распространение до 1991 г.** Отмечался в районе сопки Никольская, за территорией

СРМЗ, в бух. Моховая у ПРКЗ, в бух. Турпанка. Уже тогда отмечалось сокращение ценотической роли вида. Достаточно обильным оставался в бухтах Большая и Малая Лагерные. Современное распространение. Резко сократился в количестве. Исчез практически повсеместно из флоры восточного берега, встречается исключительно редко, единичными экземплярами.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Уданного вида, видимо, хорошо выражена способность к усвоению низкомолекулярных органических соединений. Поэтому при незначительном воздействии этих веществ его слоевища увеличиваются в размерах в 2–3 раза по сравнению с нормой и покрываются обильной эпифлорой из диатомовых водорослей, микроорганизмов и микроскопических макрофитов. При гиперэвтрофикации наблюдаются уменьшение размеров растений до 30–70 × 1,2–2 мм и постепенное снижение численности вплоть до полного исчезновения.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид. Хорошо выносит загрязнение тяжелыми металлами и способен к их накоплению.

***Soranthera ulvoidea* P. et R. — Сорантера ульвовидная**

Постельс, Рупрехт, 1840: 19, табл. 40 (96); Abbott, Hollenberg, 1976: 196, fig. 160.

Описание. Слоевище в виде тонкопленчатого или более грубого кожистого полого округлого, удлиненного, иногда разветвленного на вершине мешка до 2 см в поперечнике. Основание в виде широкого конуса, подошва едва заметна. Наружная поверхность слоевища, особенно в зрелом возрасте, неровная, с хорошо заметными невооруженным глазом компактными пятнами, образующимися в результате появления фертильных структур.

Экология. Очень редкий вид флоры. Эпифит *Neorhodomela*, развивается в теплую половину года. Предпочитает неглубокие литоральные ванны.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатско-американский высокобореальный вид с гетероморфным циклом развития, принадлежит монотипному роду. Эфемер.

Распространение до 1970 г. Данные отсутствуют. Распространение до 1991 г. Эпизодически, очень редко появлялся у западного берега горла губы. Современное распространение. Судя по всему, полностью исчез вместе с исчезновением своего базифита.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. **Отношение к загрязнению.** Стеносапробный вид.

Порядок DESMARESTIALES S. et G.

Семейство Desmarestiaceae (Thur.) Kjellm.

***Desmarestia intermedia* P. et R. — Десмарестия промежуточная**

Desmarestia aculeata auct. non Lamour.: Nagai, 1940: 53.— Клочкова, 1996a: 84, рис. 64.

Описание. Бурые или темно-коричневые жесткие многократно попеременно разветвленные кусты до 80 см высотой. Главная ось и боковые побеги у основания цилиндрические, вальковатые, до 6 мм толщиной. Ветви последних порядков отто-

вырванные, уплощенные или плоские, до 1,1 мм толщиной, со слегка заостренной верхушкой, ровным краем и короткими шиловидными или зубчатыми, прямыми или слегка загнутыми вовнутрь веточками. Ветви одиночные или в пучках по 2–3, образовавшихся как результат развития дополнительных пазушных ветвей. Дополнительные ветви всегда короче основных. Прикрепляется к субстрату конусовидной подошвой. Спорангии одногнездные, развиваются по всему слоевищу среди клеток коры и погружены под их поверхность.

Экология. Зарослей не образует, растет единичными кустами на галечно-валунных и скалистых грунтах на глубине 2–7 м, в прибойных и полуприбойных местообитаниях.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид. Цикл развития гетероморфный. Гаметофит микроскопический однорядный, разветвленный. Многолетник. У растений периодически сбрасываются старые и отрастают новые боковые ветви.

Распространение до 1970 г. Встречался в поясе ламинариевых водорослей вдоль всего побережья внутренней части губы и в горле. **Распространение до 1991 г.** Отмечался в горле губы, в бухтах Большая и Малая Лагерные, у островов Завойко и Крашенинникова, у м. Казак. У восточного берега внутренней части губы к этому времени повсеместно исчез. **Современное распространение.** Встречается единично в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид. Основными причинами, вызывающими исчезновение вида, являются повышение мутности воды и недостаток освещенности на глубинах его произрастания.

***Dichloria viridis* (Müll.) Grev. — Дихлория зеленая**

Клочкова, 1996а: 85, рис. 65. — *Desmarestia viridis* (Müll.) Lamour., Зинова, 1953: 105, рис. 87.

Описание. Светло-бурые или оливковые поникающие, обильно разветвленные кустики 15–80 см и более высотой, с хорошо выраженной главной осью, достигающей в основании 1,7 см толщины. Прикрепляется хорошо развитой конусовидной подошвой. Ветвится попеременно по всем направлениям. Главная ось и боковые ветви цилиндрические. Ветвление супротивное. Ветви последнего порядка тонкие, шиловидные. На воздухе растение быстро зеленеет. Одногнездные спорангии образуются по всей поверхности среди ассимиляционных клеток корового слоя, покрывающего слоевище. Гаметофит микроскопический, нитчатый.

Экология. Как у предыдущего вида.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Цикл развития гетероморфный. Многолетник.

Распространение до 1970 г. Неизвестно. **Распространение до 1991 г.** Встречен однажды в дрейфующих выбросах в горле губы. **Современное распространение.** Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид. Основной причиной, вызывающей исчезновение вида, могут являться повышение мутности воды и недостаток освещенности на глубинах его произрастания.

Порядок LAMINARIALES Kylin

Семейство Laminariaceae (Bory) Rostaf.

Laminaria gurgjanovae A. Zin. — Ламинария Гурьяновой

Клочкова, Березовская, 1997: 67, рис. 2.27.

Описание. Тонкокожистые гладкие буровато-оливковые ланцетовидные пластины до 2,2 м длиной и 40 см шириной с ширококлиновидным основанием, переходящим в цилиндрический стволик, слабоуплощенный в верхней части. По всей длине он имеет характерный более темный, чем пластина, цвет, в сухом состоянии почти черный. Прикрепляется пучком тонких, многократно разветвленных ризоидов, также имеющих темный цвет. Молодые первородные слоевища тонкоперепончатые, со слабоволнистым, иногда складчатым или ровным краем и с гладкой или булированной поверхностью. Були располагаются в 2 ряда. Сорусы спорангиев на обеих сторонах пластины созревают почти одновременно, их очертания совпадают достаточно отчетливо.

Экология. Встречается на глубине 4–8 м, на каменисто-песчаном с битой ракушкой грунте, в местах, укрытых от сильного волнения.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид, заходит в восточный сектор Арктики. Многолетний. Как и другие представители порядка характеризуется гетероморфным циклом развития. Гаметофит, как и у всех *Laminariales*, представлен микроскопическими разветвленными нитями.

Распространение до 1970 г. Встречался у западного берега губы, в районе СРМЗ. Распространение до 1991 г. Встречался очень редко к северу от м. Казак и в районе сопки Никольская. Современное распространение. В местах прежнего произрастания не обнаружен. В выбросах не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид. Основными причинами исчезновения являются заиление субстрата и погребение твердого грунта, на котором могут закрепиться зооспоры, гамето- и спорофиты.

Laminaria dentigera Kjellm. — Ламинария зубчатая

Клочкова, 1996а: 93, рис. 70; Клочкова, Березовская, 1997: 69, рис. 2.28.

Описание. Слоевище спорофита до 2 м и более длиной, 60 см шириной. Пластина широкоовальная, почковидная в основании, с ровными краями, рассеченная от верхушки почти до основания на ремневидные лопасти. Разрывы слоевища заканчиваются примерно на одном уровне от основания пластины и имеют характерный разрыв, при котором его концы на разных поверхностях смещены и как бы накладываются друг на друга. Стволик длинный до 40 см, округлый, очень плотный, в самой верхней части слегка уплощенный, в средней части — слегка раздут. Ризоиды мощные, разветвленные, плотно прилегают к грунту. Сорусы спорангиев на одной из сторон пластины начинают развиваться раньше, их очертания на обеих сторонах не совпадают.

Экология. Встречается на скалистых и крупновалунных грунтах прибойных участков побережья. Является одним из наиболее глубоководных видов ламинарии-

х. На глубинах 5–7 м обычно смешивается с зарослями *Agarum*, глубже образует разреженные поселения с подлеском багрянок.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатско-американский высокобореальный вид. Многолетний. Живет предположительно до 5 лет. Цикл развития гетероморфный. Появление спорофитов происходит в течение летне-осеннего периода. В зимнее время процессы жизнедеятельности затухают, в начале весны рост растений возобновляется. Ранней весной на прогодных пластинах наблюдается обильное появление эпифитов. В чистых местопоселениях имеет эпифлору на ризоидах. Сам не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Встречался повсеместно в горле губы, у кекуров и у побережья, а также в прилежащих участках восточного (до бух. Раковая) и западного берегов. Распространение до 1991 г. Отмечался в горле губы. Современное распространение. Исчез почти из всех районов прежнего поселения. Сохраняется на западном побережье горла губы, ближе к выходу.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена ввиду того, что вид при сильном загрязнении не встречается.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид. Основными причинами его исчезновения из эвтрофных участков побережья являются, видимо, повышение мутности воды и недостаток освещенности в местах обычного произрастания.

Laminaria yezoensis Miyabe — Ламинария йезоенская

Клочкова, Березовская, 1997: 64, рис. 2.25.

Описание. Слоевище до 2 м длиной, 50 см шириной, черешок до 50 см высотой с ширококлиновидным почти сердцевидным основанием. Пластина в зрелом состоянии упругая, гладкая, рассечена на 5–6 и более ремневидных лопастей, в молодом — цельная с щелевидными перфорациями. В конце жизненного цикла растения обычно имеют наибольшее число ремневидных лопастей, до 17 шт. Прикрепляется к субстрату округлым базальным диском до 8 см в поперечнике, цельным или рассеченным на лопасти.

Экология. Предпочитает селиться на жестких неподвижных грунтах у открытых побережий на глубинах 3–5 м среди других ламинариевых водорослей. Никогда не выходит на литораль или в сублиторальную кайму. Приспособлен к сильному гидродинамическому воздействию. В спокойных водах практически не встречается.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатско-американский высокобореальный вид. Многолетний. Цикл развития гетероморфный. Vegetирует предположительно 3–4 года. Появление спорофитов происходит в течение всего летне-осеннего периода. В зимнее время процессы жизнедеятельности затухают. Большая часть пластины разрушается. В начале весны рост растений возобновляется. Может иметь эпифиты, сам не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Встречался повсеместно у западного и восточного побережий горла губы, у кекуров, а также на прилежащих к горлу участках внутренней части губы. Распространение до 1991 г. Отмечался в горле губы, в бух. Малая Лагерная, у кекура Бабушкин Камень. Современное распространение. Сохраняется в горле губы у западного выходного мыса.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

Laminaria longipes Bory – Ламинария длинноногая

Клочкова, Березовская, 1997: 66, рис. 2.26.

Описание. Слоевище до 1,5 м длиной и 7 см шириной. Черешок до 40 см высотой. Пластина кожистая, упругая, с гладкой поверхностью, ровным краем. Имеет узколинейную форму и одну или две, в зависимости от возраста пластин, перетяжки. Стволик длинный, составляет почти четверть общей длины слоевища, упругий, такого же или чуть более темного, чем пластина, цвета, не более 0,8 см в поперечнике, по всей длине округлый и только в верхней части слабосдавленный, переходящий в остроклиновидное основание пластины. Данный вид имеет характерные органы прикрепления — корневищеподобные столоны. От них могут отходить дополнительные пластины и ризоидальные отростки. Спороносные пятна имеют линейную или неправильную форму, развиваются в нижней половине пластины.

Экология. Приурочен к прибойным участкам побережья. Благодаря способности к вегетативному размножению и образованию чрезвычайно плотных дернин, обтекаемости и упругости слоевищ, способен выдерживать значительную гидродинамическую нагрузку. В горле Авачинской губы на глубинах 0,5–2,5 м образует клоновые дернины с плотностью 30–40 экз/м². В этих местах сопутствующим видом в ее зарослях обычно становится *Arthrothamnus bifidus*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореальный вид. Многолетний. Цикл развития гетероморфный. Один вертикальный побег вегетирует до 3 лет. Наличие столонов дает возможность вегетативного размножения и продления жизни дерновины. Промежгодные пластины сохраняются, каждая новая пластина, появляющаяся в течение года, отделяется от материнской перетяжкой. Начало роста новых пластин стимулируют высокие летние температуры.

Распространение до 1970 г. Не указывался, но, видимо, встречался в горле губы. **Распространение до 1991 г.** Указывался в горле губы, у п-ова Завойко. **Современное распространение.** Обнаружен к югу от м. Жукова.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к олигосапробным видам. Настоящее отношение вида к загрязнению может быть установлено при изучении особенностей его развития и распространения в загрязненных районах открытого побережья.

Laminaria bongardiana P. et R. – Ламинария Бонгарда

Постельс, Рупрехт, 1840: 10, табл. 13, 14; Клочкова, Березовская, 1997: 70, рис. 2.29–2.34.

Описание. Слоевище спорофита до 4 м длиной, 45 см шириной. Пластина цельная или рассеченная на несколько (2–6) ремневидных лопастей. Разрывы глубокие, заканчиваются на разной высоте от основания пластины, иногда почти целиком ее рассекают. Основание пластин от клиновидного до округло-сердцевидного. Поверхность гладкая, иногда с булями. Пластина плоская или слегка свернута по спирали вместе с верхушкой черешка. Она может также иметь форму чепчика или капюшона. Стволик вальковатый, слабосдавленный в самой верхней части, равномерно толстый по всей длине, длиной от 5 до 20 см и более. Ризоиды плотно прилегают к грунту благодаря наличию у них вееровидно рас-

ширяющихся концов. Спороносная ткань образуется с одной или с обеих сторон пластины.

Описываемый вид характеризуется чрезвычайной морфологической изменчивостью, представлен несколькими формами и вариантами. В понимании его внутривидовой систематики и объема форм до сих пор нет единства. Приведенное выше описание соответствует наиболее распространенной в Авачинской губе типовой форме вида.

Экология. Чрезвычайно эвритопный вид. Растет в широком диапазоне приливности и глубин на литорали, в литоральных ваннах, в сублиторальной кайме и далее до глубин 4–5 м. У верхней границы распространения вида в его заросли обычно вклиниваются представители рода *Alaria*, у нижней – *L. dentigera* или *L. clathratum*. Заселяет разнообразные грунты, хорошо выносит опреснение.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореальный вид. Многолетник с гетероморфным циклом развития. Vegetирует предположительно 3 года. Появление спорофитов происходит в течение всего года. Фаза активного линейного роста приходится на холодную половину вегетационного сезона. Выявленного периода покоя, как другие виды рода, не имеет. Размножение начинается в весеннее время и продолжается все лето и осень. Могут иметь обильную и разнообразную эпифлору на всех частях слоевища.

Распространение до 1970 г. Составлял основу ламинариевого келпа вдоль всего побережья губы. **Распространение до 1991 г.** Сохранял свое присутствие в большинстве районов прежнего обитания. **Современное распространение.** Остается единственным видом рода, встречающимся во внутренней части и в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Чрезвычайно полиморфный вид. Его формообразование является результатом экологической и возрастной изменчивости. В условиях загрязнения на естественное формообразование накладывается изменчивость, связанная с появлением аномалий развития и уродств. У растений в зависимости от загрязнения размеры пластин уменьшаются в 2–7 раз. Пластины сильно деформируются, особенно у представителей формы *bifurcata*, утончаются почти в 3 раза, изменяют удельную массу (масса единицы площади), становятся более ломкими, выделяют липкую слизь, окрашенную в бурый цвет. В местах аномально плотного произрастания у них появляются дополнительные ризоиды, которые могут отходить в несколько ярусов в нижней и верхней части черешка. У совсем молодых пластин иногда наблюдается раздвоение черешков.

В результате контакта с нефтяной пленкой у растений появляются белесые пятна, «ожоги», на месте которых впоследствии образуются некротические пятна. В результате повреждения поверхности пластин на них нередко образуются раневые рубцы. От них могут развиваться пластинчатые выросты. В условиях загрязнения на всей поверхности слоевища появляется обильное биообрастание: кладовые моллюсков, мшанки, домики усконогих раков, гидроиды, микрофлора, микроорганизмы. При сильном выделении слизи и обрастании гидроидами на поверхности пластин оседает достаточно толстый слой наилка. В целом морфофизиологическое состояние растений может служить хорошим показателем уровня загрязнения.

Отношение к загрязнению. Чрезвычайно полисапробный вид, приспособлен к металлическому загрязнению и накоплению всех тяжелых металлов и радионуклидов. Хорошо переносит также высокое содержание биогенов, сильное нефтяное и фенольное загрязнение.

Agarum clathratum Dumor. — Агарум решетчатый

Agarum cribrosum Bory, Постельс, Рупрехт, 1840: 11, табл. 20, 21; Клочкова, 1996а: 94, рис. 71; Клочкова, Березовская, 1997: 58, рис. 2.22.

Описание. Слоевище 0,4–1 м высотой. Пластина до 57 см шириной. Черешок до 25 (30) см высотой. Прикрепляется к грунту пучком разветвленных, хорошо развитых ризоидов. Пластина округло-овальная, часто с оборванным верхом. Центральная жилка выпуклая или уплощенная, до 1,7 см шириной. Перфорации многочисленные, располагаются без особого порядка, крупные и более мелкие вперемешку. Размеры перфораций от 0,2 до 1 см в поперечнике. В основании пластины они фестончатые, на вершине — с ровным краем. Сорусы спорангиев имеют иероглифические очертания.

Экология. Растет на жестких грунтах на глубине 4–10 м и более, при различной прибойности — от незначительной до океанической. Является структурным элементом ассоциации ламинариевых водорослей. Обитает у нижней границы фитали. Эвригалинный. Может развиваться при подтоке пресных вод.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Цикл развития гетероморфный. Имеет широкое распространение в соседних районах Авачинского залива и в целом на Дальнем Востоке. Многолетний. Активный рост новых пластин начинается в позднеосеннее время и завершается к маю. Размножается в летний и осенний периоды.

Распространение до 1970 г. Встречался практически по всему поясу прибрежной ламинариевой растительности во внутренней части и горле губы. **Распространение до 1991 г.** Исчез в бух. Моховая. Современное распространение. Резко сократил свое присутствие. Практически исчез во внутренней части восточного берега губы. В горле встречается редко, в выбросах.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения уменьшается толщина пластин, края становятся бахромчатыми или густоскладчатыми, особенно в основании пластины. Из-за чрезмерного развития перфораций пластины часто беспорядочно разрываются. У растений, произрастающих в районах с высоким загрязнением тяжелыми металлами, могут появляться дополнительные ризоиды, а также дополнительные пластины, расположенные вдоль жилки перпендикулярно основным двусторонним ее выростам. Наблюдаются ингибция роста, диспропорциональность соотношений длины черешка и пластины и др.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид. По сравнению с видами рода *Alaria* и *L. bongardiana* менее приспособлен к обитанию в загрязненных районах. Скорее всего, причиной этого являются не повышенное количество органики и токсическое воздействие поллютантов, а недостаточное количество света. Это подтверждается тем, что при повышении мутности растения сначала сильно уменьшаются в размерах, становятся карликовыми и только затем исчезают. В местах с повышенной мутностью обычно имеет слой наилка, у таких растений наблюдается появление на пластине черных некротических пятен. Из биообрастания наиболее характерны гидроиды. Они могут покрывать 70–80% поверхности слоевища.

Agarum turneri P. et R. — Агарум Турнера

Постельс, Рупрехт, 1840: 12, таб. 22; Клочкова, Березовская, 1997: 57, рис. 2.21.

Описание. Внешне очень похож на предыдущий вид, но отличается от него более кожистым слоевищем, имеет не вальковатую, а широкую плоскую жилку и очень

рупные перфорации, а также менее складчатый край. Самостоятельность этого вида постоянно подвергалась сомнению. Многие авторы рассматривали его как экологическую форму *A. clathratum*, следовательно, его синоним. В своей публикации (Ключкова, Березовская, 1997) мы привели аргументы в пользу самостоятельности *A. turneri*. Недавно проведенные генетические исследования камчатских образцов этих двух видов в национальном университете г. Таджон (Южная Корея) подтвердили самостоятельность рассматриваемого вида (С.М. Бу, устное сообщение).

Экология. Встречается в местах обитания *A. clathratum*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатско-американский высокобореальный вид. Многолетний. Встречается гораздо реже, чем *A. clathratum*.

Распространение до 1970 г. Встречался в горле губы и прилегающих к нему районах внутренней части, в бух. Турпанка. **Распространение до 1991 г.** Сохранился в тех же районах. **Современное распространение.** Исчез из всех районов внутренней части губы и сохраняется в горле у западного входного мыса.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

***Thalassiophyllum clathrus* P. et R. — Морелист решетчатый**

Постельс, Рупрехт, 1840: 11; Ключкова, Березовская, 1997: 77, табл. 2.35.

Описание. Слоевища до 75 см высотой. Перфорированные конусообразно вывернутые пластины, закрученные вокруг стволика на 1/2 или 2/3 витка спирали. Стволик длинный, жесткий, вальковатый, спирально скрученный, заканчивается мощным пучком ризоидов. Перфорации фестончатые, особенно в молодых растущих участках слоевища, вывернуты на внутреннюю сторону. Развиваясь упорядоченно, они имеют вид правильной ячеистой сети.

Экология. Встречается у открытых, прибойных побережий на жестких неподвижных скалистых и крупновалунных грунтах. Является одним из наиболее глубоководных видов ламинариевых. Глубже 7–8 м образует разреженные поселения с подлеском багрянок. На глубинах 5–12 м обычно сопутствует зарослям *Denticigera* и *A. clathratum*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатско-американский высокобореальный вид. Принадлежит монотипному роду. Многолетник с гетероморфным циклом развития. Живет предположительно до 10–12 лет. В отличие от большинства ламинариевых не сбрасывает прошлогодние пластины. Сопределенной ритмичностью у него с одного края пластины идет ее нарастание, с другой — разрушение. Отличить сеголетнюю часть пластины от прошлогодней невозможно. Активный рост слоевища начинается при осеннем понижении температуры и уменьшении длины дня. Ранневесенние поселения эпифитов на старых участках пластины ускоряют ее разрушение.

Распространение до 1970 г. Встречался вдоль всего побережья, в местах развития ламинариевых. **Распространение до 1991 г.** Отмечался в горле губы, в районе от бух. Малая Лагерная до м. Сероглазка, у м. Казак, п-ова Крашенинникова. **Современное распространение.** Исчез практически из всех районов внутренней части губы. Сохраняется в горле губы севернее м. Жукова и на западном побережье, ближе к выходу.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид. Основной причиной его исчезновения из эвтрофных водоемов является повышение мутности воды и как следствие этого уменьшение фотосинтетически активной радиации. При такой ситуации он не может развиваться в свойственных ему экотопах, а с меньшей глубины вытесняется более конкурентоспособными видами.

Семейство *Arthrothamnaceae* Ju. Petr.

Arthrothamnus bifidus (Gmel.) J. Ag. — Артротамнус раздвоенный

Клочкова, Березовская, 1997: 62, рис. 2.24.

Описание. Зрелые растения до 2 м длиной. Пластины гладкие ремневидные с чуть заметной более толстой и широкой срединной полосой, до 5–5,5 см шириной. Стволик короткий, в виде толстого треугольника. Ризоиды короткие, у многолетних растений расположены в несколько ярусов. У нижних краев пластин развиваются характерные для вида скрученные ушки.

Экология. Растет у широко открытых прибою и слабо защищенных скалистых, глыбово-валунных участков побережья на глубинах 1–4 м, часто встречается совместно с *Laminaria longipes*. В этом сообществе выступает как доминант или субдоминант, иногда только как сопутствующий вид.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатско-американский широкобореальный вид. Живет предположительно до 4 лет. Цикл развития гетероморфный. Эпифитная флора как у других ламинариевых. Сам не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Встречался в горле и внутренней части губы. Распространение до 1991 г. Рост только в горле губы. Современное распространение. В горле губы стал редким. Встречается у входных мысов.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неизучена.

Отношение к загрязнению. Предположительно олигосапробный вид.

Семейство *Alariaceae* S. et G.

Alaria fistulosa P. et R. — Крыльница (алария) полая

Постельс, Рупрехт, 1840: 11, tab. 16; Клочкова, 1996а: 95, рис. 74; Клочкова, Березовская, 1997: 54, рис. 2.20.

Описание. Слоевище до 7 м длиной, 0,3–0,9 м шириной. Стволик до 0,45 м длиной, до 2,8 см в поперечнике, в основании вальковатый, у основания пластины слабосдавленный. Центральная жилка сдавленная, в месте перехода в пластину образует желоб. Внутренняя часть жилки полая, септированная. Перегородки образуют камеры, наполненные воздухом. Пластина тонкая, слегка гофрированная. Ризоиды образуют мощный компактный пучок. Спорофиллы на очень коротких и толстых ножках, располагаются правильными рядами с обеих сторон жилки.

Экология. Вид с ограниченным распространением. Растет на жестких грунтах на глубине 5–10 м в прибойных проточных местообитаниях. Сопутствует зарослям других ламинариевых.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореальный вид. Многолетник с гетероморфным циклом развития. На участках массового распространения играет высокую средообразующую роль. Полая жилка обеспечивает виду флотацию, благодаря чему он может преодолевать большие расстояния и расселяться.

Распространение до 1970 г. Имеются сведения, что в начале века вид находили в выбросах на Семеновской косе. Это дает основания предполагать, что он рос где-то во внутренней части губы, поскольку дрейфующие растения из горла губы, где вид до сих пор встречается, в ее внутреннюю часть не проникают. **Распространение до 1991 г.** Встречался в горле губы у кекуров Три Брата, Бабушкин Камень. **Современное распространение.** У южного входного мыса в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неотмечена.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

***Alaria angusta* Kjellm. — Крыльница (алария) узкая**

Kjellman, 1889: 38, pl. 3, fig. 1–4; Клочкова, 1996а: 99; Клочкова, Березовская, 1997: 51, рис. 2.18.

Описание. Слоевище 1–2,5 (4) м длиной, 0,05–0,25 (0,40) м шириной. Стволик 6–23 см длиной. Ризоиды отходят по всей окружности черешка, у основания стволлика часто сливаются, образуя по периферии лопастные расширения. Спорофиллы располагаются более или менее упорядоченно по обе стороны. Они имеют линейную или удлинненно-ланцетовидную форму, остроклиновидное утолщенное основание, тупую или заостренную верхушку, часто бывают слегка скручены. Спороносная ткань развивается по всей поверхности спорофиллов. Пластина тонкая, у вершины часто с поперечными надрывами. Гландулярные клетки овальные.

Экология. Эврибионтный вид. Встречается достаточно широко, селится преимущественно в закрытых и полузакрытых бухтах с подветренной стороны мысов на глубине 0–2 м. Формирует узкий пояс часто совместно с *Laminaria bongardiana*. Одинокое растение иногда встречается на глубине до 5–6 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с гетероморфным циклом развития. Многолетник. Вегетирует предположительно до 4 лет. Активный рост слоевищ происходит в ранневесеннее время, рост спорофиллов в длину и ширину продолжается в течение всего лета.

Распространение до 1970 г. Встречался практически по всему поясу прибрежной ламинариевой растительности во внутренней части и горле губы. **Распространение до 1991 г.** К этому времени постепенно исчез или резко сократился в количестве на участке побережья м. Северный–бух. Моховая. **Современное распространение.** Резко сократил свое присутствие и в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения уменьшаются размеры пластин — они становятся более узкими и

короткими. Несущие их черешки часто выглядят непропорционально большими. У них могут появляться дополнительные ризоиды и расположенные вдоль жилки дополнительные пластинчатые выросты. При сильном загрязнении спорофиллы становятся редкими, расставленными, сильно скручиваются. Спороносная ткань у них развивается только в нижней трети или четверти. При нефтяном воздействии большая часть пластины разрушается и остаются длинные хлысты, состоящие из жилок.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид. По сравнению с алярией окаймленной и ламинарией Бонгарда менее приспособлен к обитанию в загрязненных районах.

***Alaria marginata* P. et R. — Крыльница (алария) окаймленная**

Постельс, Рупрехт, 1840: 11, tab. 10; Клочкова, Березовская, 1997: 53, рис. 2.19.

Описание. Слоевиде до 2,5 м длиной, 6–25 (30) см шириной, стволик до 40 см длиной, вальковатый, в месте развития спорофилл сдавленный. Ризоиды жесткие, пучковатые, отходят по всей окружности стволика. Спорофиллы овальные, ланцетовидные, реже линейные, с округлым или клиновидным основанием, не скручиваются. Гландулярные клетки овальные.

Экология. Эврибионтный вид. Встречается очень широко, селится предпочтительно в местах, защищенных от сильного волнового воздействия, на глубине 0–5 м. В сублиторальной кайме часто совместно с *Laminaria bongardiana* формирует узкий пояс, состоящий из ювенилов и сеголеток. Глубже встречается одиночными растениями как сопутствующий вид.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазийский широкобореальный вид. Многолетник с гетероморфным циклом развития. Vegetирует предположительно 3–4 года. Начинает свой рост в конце февраля или в марте. Старые пластины обтрепываются постепенно. Хорошо выносит небольшое опреснение, даже тяготеет к слабо распресняемым местообитаниям.

Распространение до 1970 г. Являлся одним из основных структурообразующих видов на границе литоральной и сублиторальной зон. Был распространен повсеместно. Имел биомассу до 13 кг/м². **Распространение до 1991 г.** Сохранял свою ценогическую роль. **Современное распространение.** Отсутствует лишь там, где пояс растительности уничтожен.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Виду свойственна широкая экологическая пластичность. Он меняет размерные характеристики пластин, спорофиллов, площади спороносных пятен и др. В условиях загрязнения демонстрирует широкий спектр изменчивости, связанной с появлением аномалий развития и уродств. Важнейшими из них является нарушение в развитии спороносных листочков. Так, в самых загрязненных местообитаниях пластина редуцируется в несколько раз, а некоторые из спорофиллов, причем только с одной стороны, увеличиваются в размерах в 4–6 раз, и на них формируется спороносная ткань.

Отношение к загрязнению. Исключительно полисапробный вид. Из донной прибрежной растительности исчезает одним из последних.

***Alaria ochotensis* Yendo — Крыльница (алария) охотская**

Yendo, 1919: 84, pl. 3, pl. 19, fig. 1–3; Клочкова, 1996: 99.

Описание. Кожистые линейные бурые или оливковые волнистые по краю пластины до 0,5 м длиной и 8 см шириной, клиновидно суженные у основания, с

центральной жилкой, переходящей в цилиндрический ствол. Прикрепляется ризоидами. Спорофиллы и ризоиды отходят от стволика в одной плоскости. Гландулярные клетки разветвленные, звездчатой или неправильной формы.

Экология. Сублиторальный вид, достаточно редкий у восточной Камчатки.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатский широкобореальный вид. Многолетний, с гетероморфным типом развития.

Распространение до 1970 г. Неизвестно. Распространение до 1991 г. Указывался у восточного побережья внутренней части губы (Гидробиологические исследования..., 1989). Не исключено, что определение вида было произведено неверно. Современное распространение. Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Предположительно олигосапробный вид.

Порядок SPHACELARIABES Oltm.

Семейство Sphacelariaceae Decne

Sphacelaria arctica Harv. — Сфацелярия арктическая

Зинова, 1954: 112, рис. 91.

Описание. Нитевидные жесткие темно-бурые кустики до 1,6 м высотой, прикрепляющиеся ризоидами. Главная ось и боковые ветви полисифонные, 43–65 мкм толщиной, имеются вторичные поперечные перегородки и перицисты. Однозвездные спорангии одиночные или в кистях, развиваются на специальных боковых веточках.

Экология. Обнаружен в литоральной ванне вместе с *Melanosiphon intestinales*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Однолетний, возможно, эфемер, свободноживущий, без эпифитов.

Распространение до 1970 г. Был однажды обнаружен у восточного берега горла губы. Распространение до 1991 г. Неизвестно. Современное распространение. Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Предположительно олигосапробный вид.

Порядок FUCALES Kylin

Семейство Fucaceae Ag.

Fucus evanescens Ag. — Фукус исчезающий

Setchell, Gardner, 1925: 681, tab. 106, 107; Ключкова, 1996а: 113, рис. 85.

Описание. Слоевище в виде дихотомически разветвленных желтовато-бурых кустиков 6–25 см высотой. С вальковатыми у основания и уплощенными в средней и верхней частях растения линейными ветвями, с центральной вздутой жилкой. При созревании растений на вершинах ветвей образуются слизистые хрящеватые вздутя —

рецептакулы. Внутри них развиваются органы размножения. Прикрепляется диско-видной подошвой.

Экология. Один из наиболее массовых видов флоры губы. Основной структурный элемент литоральных сообществ. Встречается во всех горизонтах литорали, может образовывать проективное покрытие до 100%. Предпочитает пологие скалистые полуприбойные и защищенные участки морского дна. Характеризуется высокой эвритопностью и эврибионтностью, хорошо переносит опреснение.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазийский широкобореальный вид. Многолетний с моногенетическим циклом развития, при котором смена форм развития отсутствует. Vegetирует до 8 лет. У этого вида в течение первого года жизни формируется уплощенный расширяющийся к вершине побег с неглубокой апикальной дихотомической выемкой. В течение второго года жизни появляются две дихотомические ветви, имеющие выемки на вершине, намечающие новое дихотомическое ветвление. Таким образом, количество дихотомических разветвлений у растений соответствует их возрасту. Спороношение начинается на третий-четвертый год жизни. В него последовательно вступают одна за другой боковые ветви. После разрушения рецептакулов и образования раневых рубцов могут появляться дополнительные ветви, из которых только некоторые достигают нормального развития и последующего спороношения.

Распространение. До 1970 г. встречался повсеместно вдоль всего побережья Авачинской губы. В начале 70-х гг. отмечался мощный пояс фукуса в бух. Раковая. С 1991 г. стал исчезать в районах береговой застройки, но по-прежнему сохранялся вдоль большей части побережья. К 1994 г. практически исчез из бух. Раковая и далее вплоть до района сопки Никольская. В 1998 г. в районе м. Казак основу пояса фукуса составляли растения четвертого—седьмого годов жизни. В 1995 г. в нем уже доминировали растения второго—четвертого годов жизни, и сам пояс водорослей стал более узким и разреженным. В настоящее время во внутренней части губы в ряде районов западного и восточного побережий еще сохраняются участки литорали с присутствием фукуса. В бух. Моховая наблюдается даже восстановление его зарослей. В горле губы, после аварии танкера «Северный полюс», фукус полностью исчез у восточного берега, а у западного немногочисленные растения еще сохраняются.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения в размножение вступает раньше, на третьем году жизни. При сильном нефтяном загрязнении и воздействии других поллютантов, повреждающем апикальную меристему, у растения появляются дополнительные ветви. Порой они сплошной щеткой покрывают верхушки и боковые поверхности ветвей. По нахождению на растениях раневых рубцов, образование которых не было связано с разрушением рецептакулов, и по возрасту остановивших свое нормальное развитие ветвей можно определить, сколько лет назад на растение было оказано токсическое воздействие, вызвавшее повреждение апикальной меристематической ткани.

Воздействие хронического загрязнения проявляется другим образом. Растения в таких районах, как правило, вытягиваются и не имеют дополнительных ветвей. У них постепенно разрушаются боковые участки ветвей и остается в основном центральная жилка. Массовое развитие сезонных эпи- и эндофитов способствует разрушению растений.

Отношение к загрязнению. Является исключительно полисапробным видом флоры.

3.2.3. ОТДЕЛ RHODOPHYTA – КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ

Порядок BANGIALES Schmitz

Семейство Bangiaceae (S. F. Gray) Näg.

Bangia atropurpurea (Roth) Ag. – Бангия темно-пурпурная

Garbary et al., 1980: 167, fig. 8b, 9a–m; Перестенко, 1994: 30, табл. I, 3; *Bangia fusco-purpurea* (Dillw.) Lyngb., Клочкова, 1996a: 118, рис. 88.

Описание. Слоевидное нитевидное, неразветвленное, поникающее, до 5 см длиной и 40 мкм шириной. Цвет в свежем состоянии ярко-бордовый, в высушенном – фиолетово-черный. На ранних стадиях развития нити однорядные, позднее в результате продольного деления клеток становятся многорядными. Образующие их клетки, при поверхностном обзоре нитей, располагаются поперечными рядами, а на поперечном срезе радиально. Слоевидное спорофита микроскопическое, нитевидное, бесполое. Размножение осуществляется моно- и конхоспорами.

Экология. Обнаружен в ранневесеннее время в верхнем этаже среднего горизонталиторали, на отвесных поверхностях скал и камней в сообществе *Prasiola borealis* и *Urospora penicilliformis*. Являлся, по-видимому, достаточно обычным видом флоры.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Цикл развития гетероморфный, одна генерация представляет собой микроскопические стелющиеся нити, развивающиеся в раковинах моллюсков, другая представлена макроскопическими нитями описанной выше морфологии. Сезонный эфемер, развивается в первую половину года, когда в губе наблюдаются самые высокие приливы. К августу с повышением летнего уровня глубины и понижением максимальных сизигийных приливов резко уменьшается в количестве и исчезает.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. Распространение до 1991 г. Был обнаружен у мысов Вилкова, Казак, на кекурах Три Брата, на насыпном грунте за территорией СРМЗ. Судя по всему, раньше был достаточно обычным видом и появлялся в раннелетнее время. Современное распространение сохраняется в горле губы на кекурах. Во внутренней части появляется в отдельные годы в чрезвычайно ограниченном количестве.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

Porphyra abbottae Krishn. – Порфира Абботта

Krishnamuthy, 1972: 28, fig. 1, 2; Перестенко, 1982: 19, табл. I, 6; 1994: 32, табл. L, 6.

Описание. Однослойные широкоовальные, почти округлые сидячие пластины 6–30 см длиной, 12–40 см шириной и до 110 мкм толщиной. Основание и края широкоскладчатые, поверхность блестящая. Цвет от серовато-сиреневого до фиолетово-пурпурного. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на одном и том же разении смешанно или группами и полосами по краям пластины.

Экология. Обитает в нижнем этаже верхнего горизонта прибойной, полуприбойной и слабоприбойной литорали, на любых типах субстратов, включая антропогенные. Образует чистые заросли со 100%-ным проективным покрытием.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореальный вид, один из самых массовых среди представителей рода у восточной Камчатки и в северо-западном секторе Тихого океана. Характеризуется сложным жизненным циклом, гетероморфной сменой поколений. Как и у остальных представителей рода, микроскопическая стадия развития представлена разветвленными нитями, сверлящими раковины моллюсков. При созревании на них формируются моно- и конхоспоры. Прорастая, они дают пластины. Сезонный эфемер с коротким периодом развития. На других водорослях практически не эпифитирует. Очень хорошо переносит иссушение и интенсивное солнечное воздействие в период отлива. Может расти при сильном опреснении без каких-либо признаков угнетения.

Распространение до 1970 г. Неизвестно. Распространение до 1991 г. Отмечался во внутренней части губы, в бух. Турпанка, ум. Казак, вдоль всего восточного побережья во внутренней части губы. Современное распространение. По всему району и присутствует везде, где развиты жесткие грунты.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В эвтрофных водах у *P. abbottae* наблюдается гигантизм.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид. Хорошо переносит достаточно сильное загрязнение, при этом сильно изменяет размерные характеристики. Так, при обычных размерах 4–12 см в поперечнике в месте стока ручья из Культучного озера встречались растения до 60 см высотой и 40 см шириной. В карманах дамбы (за территорией СРМЗ), заполненных солоноватой водой, обогащенной биогенными элементами, встречались растения, имеющие почти 1 м в поперечнике. Вместе с тем они были чрезвычайно рыхлыми и легко разрывались.

***Porphyra kurogii* Lindstr. — Порфира Куроги**

Lindstrom, Cole, 1992: 2071, fig. 1–7; *Porphyra purpurea* (Roth) Ag., Kurogi, 1972: 170, 173–175, 177, 188; Перестенко, 1994: 36, табл. I, 8–12; Клочкова, 1996а: 118, рис. 89.

Описание. Однослойные широкоовальные пластины до 17 см длиной, 12 см шириной, 35–46 мкм толщиной розовато-фиолетового цвета, с гладкими или складчатými краями. В фертильном состоянии отличается от других видов рода наличием отчетливой продольной границы между двумя половинами пластины, на которых развиваются более темные женские альфа-спорангии и более светлые мужские бетаспорангии.

Экология. Встречается на каменистой литорали, в сублиторали на глубине 0–3 м, на глыбово-валунных, скалистых и каменистых грунтах в подлеске ламинариевых, часто как эпифит разных водорослей. Скоплений не образует. Растет небольшими группами или отдельными растениями. Встречается достаточно редко.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид, характеризуется гетероморфной сменой поколений. Эфемер.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Был обнаружен в горле губы и в бух. Большая Лагерная. Современное распространение. Встречаются редкие одиночные растения в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена. Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Porphyra pseudolinearis Ueda — Порфира ложнолинейная

Tanaka, 1952: 49, fig. 24, tab. VIII–IX; Перестенко, 1982: 27, табл. IV, 1–3; 1994: 39, табл. LIII, 1–3.

Описание. Однослойные, сидячие, с крупноволнистыми краями, матовой поверхностью серовато-фиолетового цвета, удлинненно-линейной формы пластины, 10–14 см длиной и 2,6–4,2 см шириной. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на разных растениях по всей длине пластины узкой краевой каймой, иногда на разных ее половинах.

Экология. Встречается в среднем горизонте литорали при различных условиях прибойности, на скалистых платформах, валунах, разбросанных по песчаному пляжу. Для вида характерно групповое, скученное произрастание, формирование самостоятельного узкого пояса на покатых и отвесных поверхностях жесткого грунта.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид, характеризуется гетероморфной сменой поколений. Сезонный эфемер, пластинчатая стадия появляется только в летний период. Vegetация продолжается около 3 мес. В куртинах всегда присутствуют разновозрастные слоевища. Судя по всему, виду свойственны периодические вспышки увеличения численности, которые происходят у юго-восточного побережья Камчатки раз в несколько лет. В отдельные годы количественное развитие вида сводится к минимуму. Как эпифит не отмечен и сам не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. В 70-х гг. отмечался в горле губы и был достаточно частым. **Распространение до 1991 г.** Отмечался в горле губы. **Современное распространение.** Не обнаружен, возможно, в связи с общим снижением численности.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. В условиях слабого органического и нефтяного загрязнения (наблюдения проводились в Кроноцком заливе) пластины в 2–3 раза увеличиваются в размерах и обильно покрываются одиночными и колониальными диатомовыми водорослями, особенно по краю. Олигосапробный вид.

Porphyra variegata (Kjellm.) Hus — Порфира пестрая

Krishnamuthry, 1972: 47; Перестенко, 1983а: 36, табл. I, 1, 2; 1994: 40, табл. III, 5–7, LIV, 1, 2, 6; Клочкова, 1996а: 123, рис. 94.

Описание. Двухслойные ланцетовидные или овальные пластины в среднем 20 см длиной, 3–5 см шириной и 130–180 мкм толщиной, с округлым или сердцевидным основанием, ровным краем, фиолетово-карминового цвета, неблестящие. Сперматангии развиваются раньше, чем карпоспоры. Карпоспорангии закладываются по всей оставшейся части пластины между вегетативными клетками. При созревании карпоспор и нарушении упорядоченного расположения клеток пластина приобретает характерную пятнистую окраску, пятна густопигментированы, с размытыми разводами.

Экология. Растет в нижнем горизонте литорали, в сублиторальной кайме и на глубине 0–4 м, одиночными пластинами. Предпочитает прибойные и полуприбойные местообитания. Встречается обычно как эпифит ламинариевых водорослей, а также представителей родов *Ptilota*, *Neoptilota*, *Odonthalia*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид, характеризуется гетероморфной сменой поколений. Сезонный эфемер. Vegetирует в теплую половину года и имеет, по-видимому, несколько генераций. Облигатный эпифит.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался в бух. Сероглазка, у м. Казак, у п-ова Завойко, у побережья вдоль сопки Никольская. Современное распространение. Встречается только у п-ова Завойко. В бух. Сероглазка полностью исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

Porphyra miniata (Ag.) Ag. — Порфира красная

Krishnamuthry, 1972: 30; Перестенко, 1983а: 35, табл. I, 3–5; 1994: 42, табл. LIV, 3–5; Клочкова, 1996а: 124, рис. 95.

Описание. Двухслойные широкоовальные пластины со складчатыми краями. 16 см длиной, 12 см шириной и 50–82 мкм толщиной. Основание ширококлиновидное, поверхность блестящая. Цвет от бледно- или темно-розового до карминового. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на одном и том же растении по краям пластины. Сперматангии образуют микроскопические группы среди карпоспорангиев и вегетативных клеток или только среди вегетативных клеток.

Экология. Обитает в нижнем горизонте прибойной и полуприбойной литорали, в сублиторальной кайме и на глубинах 0–2 м, на камнях, на водорослях, одиночными слоевищами или группами. Способен к агрегированному произрастанию. Иногда, в особо теплые годы, формирует вместе с *Palmaria stenogona* пояс растительности в сублиторальной кайме у нуля глубины.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид, характеризуется гетероморфной сменой поколений. Сезонный эфемер.

Распространение до 1970 г. Рос в горле губы, у п-ова Завойко и, возможно, в других местах. Распространение до 1991 г. Отмечался во внутренней части губы, в бух. Турпанка, у п-ова Завойко, в районе сопки Никольская. Современное распространение. Встречается в горле губы, редко в прилежащих к нему районах.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид. В условиях слабого загрязнения резко увеличивается в размерах, достигая 40 см в длину. Хорошо переносит сильное загрязнение, не изменяя при этом обычных размерных характеристик.

Porphyra ochotensis Nagai — Порфира охотская

Nagai, 1941: 144, pl. IV, fig. 3–8; pl. VI, fig. 1–2; Перестенко, 1994: 38, табл. III, 1, 2, LI, 2–4.

Описание. Однослойные цельные или рассеченные на лопасти перфорированные пластины до 20 см длиной, 4,2 см шириной и 65 мкм толщиной в центральной части. Цвет слоевища насыщенный фиолетово-карминовый или серо-фиолетовый, поверхность глянцевая, с блеском. С поверхности слоевища клетки округло-многоуголь-

вые, 22–45 мкм в поперечнике, расположены рыхло, обычно в группах по 2–4. На поперечном срезе наружные оболочки клеток утолщены. При просмотре пластины с поверхности хорошо заметны перепады в ее толщине, создающиеся из-за разницы в высоте клеток, образующих слоевище. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на разных растениях, по краям пластин.

Экология. Встречается на валунно-глыбовой и скалистой литорали и на глубине 0–2 м в условиях различной прибойности. Формирует пояс.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид. Сезонный эфемер с очень коротким периодом вегетации и гетероморфным циклом развития. В массовом количестве появляется во второй половине лета одновременно с *P. abbottae*, но не образует с ней смешанных зарослей, предпочитая нижние этажи литоральной зоны. На его рост большое влияние оказывает температурный режим. Разница температуры прибрежных вод на 1–2° С приводит к тому, что в одно и то же время на разных участках Авачинской губы состояние зрелости растений сильно различается.

Распространение до 1970 г. Не указывался. **Распространение до 1991 г.** Судя по всему, был обычным широко распространенным видом флоры Авачинской губы. В разных районах горла и внутренней части губы формировал обширные заросли. **Современное распространение.** Расширил свое распространение. Встречается во внутренней части губы, скудно – у восточного и кое-где у западного берега горла.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В эвтрофных условиях увеличиваются размеры слоевища, появляется густая складчатость по краям пластины. Устойчив к токсичным загрязнениям. Встречается в массовых количествах в районах, где загрязненность грунтов тяжелыми металлами в 3–6 раз превосходит фоновый уровень.

Отношение к загрязнению. Исключительно полисапробный вид.

Порядок ACROCHAETIALES Garb.

Семейство Acrochaetiaceae (Hamel.) Fritsch

Acrochaetium moniliforme (Rosenv.) Börg. – Акрохетиум четковидный

Перестенко, 1994: 44, табл. 1, 4; Клочкова, 1996а: 127, рис. 98. – *Chantransia moniliforme* Rosenving, 1909: 99, fig. 28, 29.

Описание. Разветвленные однорядные микроскопические нити 3–6 мкм шириной, образующие кустики. В основании слоевища отчетливо выделяется базальная клетка, с помощью которой слоевище прикрепляется к субстрату. Размножается моноспорами.

Экология. Эпифит бурых и красных водорослей. Встречается на литорали и на глубине 0–2 м в условиях различной прибойности.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Спорофит и гаметофит микроскопические. Сезонный эфемер с очень коротким периодом вегетации. Селится на растениях, завершающих свою вегетацию.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Обнаружен на стареющих растениях *Chordaria flagelliformis* п-ова Завойко. Современное распространение. Обнаружен в горле губы на *Halosaccion firmum*.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Неизвестно, но в сильно загрязненных участках побережья, где в обростании водорослей в большом количестве появляются макрозообионты, этот вид уже не встречается. Олигосапробный.

Audouinella purpureum (Lyghtf.) Woelkerl. — Одуинелла пурпурная

Woelkerling, 1973: 536. — *Rhodochothon purpurea* (Lightf.) Rosenv., Abbott, Holenberg, 1976: 323, fig. 266; Перестенко, 1994: 49, табл. III, 8, 9; Клочкова, 1996а: 128.

Описание. Слоевище диморфное, состоит из стелющихся базальных нитей, образующих однослойный ложнотканевый диск, и отходящих от них вертикальных разветвленных нитей, образующих кустики. Клетки базального диска прямоугольные, до 12 мкм шириной, с отношением длины к ширине 1:1–3. Вертикальные нити до 1,5 мм высотой, ветвятся попеременно. Ветви второго порядка образуются в исключительных случаях. Клетки нитей цилиндрические, не раздутые, тех же размеров или крупнее. Тетраспорангии крестообразно разделенные, овальные, до 33 × 22 мкм, развиваются терминально на ветвях или коротких боковых веточках. Гаметофит сходного строения.

Экология. Встречается на литорали и в сублиторали до глубины 3 м, на скалистом грунте по трещинам, любит селиться на отвесных стенках с отрицательным склонением, в гротах, в местах, не подверженных сильному солнечному воздействию. Может эпифитировать на других водорослях.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Имеет нарушения в цикле развития, при которых постоянно воспроизводится только спорофитная генерация. Эфемер.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. Распространение до 1991 г. Встречался в районе м. Казак, в горле губы. Современное распространение. По-видимому, полностью исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Audouinella concrescens (Drew) Dixon — Одуинелла сросшаяся

Клочкова, 1996а: 129, рис. 99.

Описание. Однослойные пленки с отходящими от них короткими микроскопическими нитями. Распростертая базальная часть образована сросшимися разветвленными стелющимися нитями. Клетки, образующие стелющиеся нити, прямоугольной формы, 10–20 × 4–20 мкм. Между отдельными клетками соседних нитей образуются клеточные анастомозы. Вертикальные нити короткие, ветвятся скудно, исключительно редко. Несут верхушечные или очень редко боковые тетраспорангии.

Экология. Развивается на поверхности хитиновой оболочки гидроида *Obelia* sp. Иногда покрывает его почти целиком. Предпочитает валунный грунт, высокую подвижность воды, глубины от 2,5 до 5 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Биполярный бореально-нотальный вид. Цикл развития не определен. Эфемер.

Распространение до 1970 г. Встречался в местах распространения вида-хозяина. Распространение до 1991 г. Встречался в тех же районах, значительно реже. Современное распространение. Исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

Семейство Rhodophysemataceae Saund. et McLachlan

Meiodiscus spetsbergensis (Kjellm.)

Saund. et McLachlan — Мейодискус шпицбергенский

Перестенко, 1994: 51. — *Rhodochorthon penicilliformis* (Kjellm.) Rosenv., Зиннова, 1955: 62, рис. 56; Клочкова, 1996а: 127.

Описание. Однорядные разветвленные вертикальные нити до 5 мм высотой, отходят от плотно сомкнутых базальных нитей, стелющихся по субстрату и образующих однослойный псевдопаренхимный диск.

Экология. Редкий для флоры губы вид. Обнаружен в выбросах на черешках *Thalassiophyllum clathrus*, на пластинах *Palmaria stenogona*, на скалистом грунте. Во всех случаях формирует опушенность субстрата.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Эфемер с достаточно коротким периодом вегетации. Имеет нарушения в цикле развития. Способен к вегетативному размножению путем разрастания стелющейся части слоевища.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Был обнаружен в горле и у западного берега внутренней части губы. Современное распространение. По-видимому, полностью исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид. Не переносит нефтяного воздействия.

Rhodophysemata nagaii Masuda — Родофизема Нагаи

Masuda, 1978: 152, fig. 3, 4; Перестенко, 1994: 50. — *Rhododermis parasitica* (Batt.) Nagai, 1941: 163, tab. IV, 29.

Описание. Мягкие стелющиеся очень тонкие, почти микроскопические корочки темно-бордового цвета. При слиянии с соседними корочками образуется заметная невооруженным глазом пленка 0,5–1,5 мм в поперечнике и 30–47 мкм толщиной.

Экология. Растет на черешках ламинариевых водорослей, главным образом на представителях родов *Thalassiophyllum*, *Laminaria*. Поселяется на старых многолетних растениях. Иногда почти сплошным слоем покрывает поверхность. Размножается сидящими на длинных ножках тетраспорами, собранными в обширные сорусы.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Эфемер. Имеет изоморфный цикл развития, при котором после однократного деления зиготы начинается формирование тетраспорангия. Женские растения до сих пор не описаны. Рост слоевищ маргинальный.

нальный. Виду присуща высокая способность к регенерации. На стволиках, покрытых корками *Rhodophyseta*, часто поселяются другие эпифиты, в основном крупные красные водоросли.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. Распространение до 1991 г. Встречался в горле и во внутренней части губы у западного берега. Современное распространение. Исчез практически повсеместно.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид. Его можно рассматривать как показатель благополучного состояния сообществ глубоководных ламинариевых. При изменении возрастной структуры сообществ ламинарии и преобладании в зарослях сеголеток и первогодних растений, этот вид, как правило, не встречается. Он исчезает также при повышении мутности воды.

Rhodophyseta elegans Batt. — Родофизема изящная

Перестенко, 1994: 50, табл. V, 7, 8; Masuda, Ohta, 1981: 76, fig. 2--10.

Описание. Стелющиеся, сливающиеся друг с другом пленчатые многослойные корки 3—8 мм в поперечнике и до 90 мкм толщиной в наиболее толстой фертильной части. Отличается от предыдущего вида некоторыми анатомическими признаками.

Экология. Обнаружен на стволиках *Thalassiophyllum clathrus*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Известны морфологически идентичные мужские гаметофиты и спорофиты. Женские растения не описаны. Эфемер. Способен к вегетативному размножению.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался в горле губы. Современное распространение. Исчез практически полностью.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид, близкий по характеристикам к предыдущему.

Rhodophyseta georgii Batt. — Родофизема Георга

Hawkes, Scagel, 1986: 1168, fig. 50—54; Перестенко, 1994: 50, табл. V, 7—8; Ключкова, 1996а: 199, рис. 158. — *Rhododermis georgii* (Batt.) Collins. Rosenvinge, 1917: 199, fig. 119, 120.

Описание. Мягкохрящеватые корочки или раздутые желваки темно-бордового цвета, 0,2—1 мм в поперечнике и 60—470 мкм толщиной. Гипоталлий однослойный, периталлий многослойный, образован субквадратными или слегка вытянутыми клетками. Клетки периталлиальных нитей сильно увеличенные, овальные, формируют ложнотканевую сердцевину, в результате чего корка приобретает подушковидную форму. Парафизы простые, сильно изогнуты, целиком окутывают тетраспорангии.

Экология. Эпифит стареющих растений *Halosaccion firmum*, на которых кроме *Rhodophyseta* встречались эпифитные эктокарповые и акрохетиевые водоросли, а также проростки *Monostroma grevillei*. Встречается в нижнем горизонте литорали на скалистом грунте в местах, защищенных от прямого удара волн.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид. Цикл развития как у предыду-

дних видов. Эфемер. Облигатный эпифит. Характерно, что ни разу за весь период исследования вид не был обнаружен на обычном для него хозяине *Zostera marina*.

Распространение. Впервые был обнаружен в мае 2000 г. у восточного берега мыса Авачинской губы в районе между мысами Вилкова и Жукова. Это первая находка вида в высокобореальных водах морей российского Дальнего Востока. Она принципиально меняет взгляды на особенности его широтного распространения в приазиатском секторе Тихого океана и дает основания отнести вид к широкобореальным представителям флоры.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Предположительно олигосапробный вид.

Порядок HILDENBRANDTIALES Pueschel et Cole

Семейство Hildenbrandtiaceae (Trev.) Rabenh.

Hildenbrandtia rubra (Sommerf.) Menegh. — Гильденбрандия красная

Перестенко, 1994: 79. — *Hildenbrandtia prototypus* Nardo, Abbott, Hollenberg, 1976: 377, fig. 320; Ключкова, 1996а: 162.

Описание. Тонкие, безризоидов, плотно прирастающие к субстрату всей нижней поверхностью темно-красные или бордовые пленки неопределенных очертаний 40–250 мкм толщиной. Поверхность корок ровная, повторяющая неровности субстрата, блестящая. На поперечном срезе корок просматривается ложнотканевое строение. Стелющиеся и восходящие нити плотно сомкнуты, образованы очень мелкими прямоугольными и субквадратными клетками до 5 мкм шириной. По всей поверхности корки развиваются полости округлой формы — концептакулы. В них образуются сильно разделенные тетраспорангии.

Экология. Образует самостоятельную ассоциацию в затененных участках верхнего горизонта скалистой прибойной литорали, в литоральных и супралиторальных зонах и в сублиторали. Предпочитает субстрат с неровной поверхностью.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Многолетний. Смена поколений отсутствует. Половое размножение отсутствует. Принадлежит к монотипическому семейству и немногочисленному роду, широко распространенному в Мировом океане и дальневосточных морях России.

Распространение до 1970 г. Не указывался, но, по-видимому, был весьма распространен по всей акватории губы. **Распространение до 1991 г.** Встречался повсюду еще достаточно широко, кроме участков, испытывающих хроническое загрязнение нефтепродуктами. **Современное распространение.** Резко сократился в районах, испытавших залповое нефтяное воздействие в результате аварии танкера.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид. Сильное повреждающее воздействие оказывают нефтяные пленки. Во время отлива они растекаются по поверхности растения и наносят повреждения клеткам фотосинтетически активного слоя, а также меристематическим клеткам.

Порядок CORALLINALES Silva et Johansen

Семейство Corallinaceae Lamour.

Bossiella cretacea (P. et R.) Johansen — **Боссиелла меловая**

Клочкова, 1980: 14, рис. 1, 2; 1996: 165, рис. 130. — *Corallina cretacea* P. et R. (Постельс, Рупрехт), 1840: 20, tab. 40, fig. 104, 109, 110.

Описание. Известковые членистые дихотомически разветвленные беловато-розовые кустики 5–6 см высотой, отходящие от массивной распростертой корки. Членики в верхней части слоевища цилиндрические, до 3,5 мм длиной и 2 мм толщиной, в нижней части — короткоцилиндрические или округлые. Размножается тетраспорами.

Экология. Растет в нижнем горизонте прибойной литорали и на глубине 0–6 м и более, на скалах, валунах, раковинах моллюсков. Развивается среди ламинариевых водорослей и *Zostera* в виде плотных куртин или одиночных растений. Чаще встречается как субдоминант в сообществе корковых кораллиновых водорослей *Clathromorphum* + *Lithothamnion*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореально-нотальный вид. Смена поколений, судя по нашим наблюдениям, не происходит или, если имеется, изоморфная. Виду свойственна ограниченная способность к вегетативному размножению, которое осуществляется путем отрастания от базальной корки новых вертикальных побегов. Он также способен к образованию дополнительных ризоидальных ветвей, которые в случае отрыва растений от грунта могут давать дополнительные корочки в местах соприкосновения с субстратом и таким образом вновь закрепляться на морском дне. Ложный многолетник. В зимнее время часть вертикального побега может разрушаться. Весной оставшиеся пеньки продолжают рост. Может иметь эпифитную макрофлору. Очень широко распространен вдоль всего побережья Дальнего Востока, в том числе и у юго-восточной Камчатки.

Распространение до 1970 г. Встречался во многих районах внутренней части и в горле губы. **Распространение до 1991 г.** К началу 90-х гг. общая биомасса и встречаемость в губе сильно уменьшились. Во внутренней части он почти исчез и сохранился только у м. Казак и п-ова Завойко, но в последнем районе был крайне редким. В горле его нормальному развитию препятствовала аномально высокая плотность донного населения, появившегося здесь в результате эвтрофикации. **Современное распространение.** Судя по всему, исчез или находится на грани исчезновения.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В эвтрофных условиях при недостатке кислорода у самого дна растения приобретают серый землистый цвет, у них удлиняются и становятся тоньше членики.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к стеносапробным видам.

Corallina frondescens P. et R. — **Кораллина облиственная**

Постельс, Рупрехт, 1840: 22, табл. 40, рис. 103; Клочкова, 1996а: 167, рис. 133.

Описание. Известковые членистые многократно перисто-разветвленные в одной плоскости розовато-красные кустики 2–4 см высотой, отходящие от достаточной

развитой базальной корки. Членики в основании слоевища почти цилиндрические или сдавленные, до 0,6–0,8 мм длиной и 1–1,2 мм шириной. В средней и верхней частях плоские, с выпуклой продольной центральной жилкой и тонкими крыловидными выростами. Соседние членики почти соприкасаются друг с другом. Размножаются тетраспорами.

Экология. Растет на прибойной литорали, образует плотные заросли.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореально-субтропический вид с изоморфной сменой поколений. Ложный многолетник. Считается редким видом дальневосточной флоры, имеющим преимущественное распространение на Командорских и Курильских островах. У юго-восточной Камчатки встречается редко.

Распространение до 1970 г. Обнаружен лишь однажды в сборах из Авачинской губы, сделанных в прошлом веке и хранящихся ныне в Ботаническом институте в г. Санкт-Петербурге. **Распространение до 1991 г.** Не указывается. Современное распространение. Исчез полностью, не встречается даже эпизодически.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. **Отношение к загрязнению.** Стеносапробный вид.

***Corallina pilulifera* P. et R. – Кораллина шариконосная**

Постельс, Рупрехт, 1840: 20, tab. 40, fig. 101; Клочкова, 1996а: 169, табл. 135.

Описание. Известковые членистые неблестящие перисто-разветвленные красновато-розовые или белые кустики 2–4 см высотой, отходят от базальной корки. Все растение слегка свернуто по спирали. Членики центральной оси и ветвей первого порядка округло-треугольные или слабоуплощенные, плотно сомкнуты друг с другом, до 0,8 мм длиной и 0,5 мм толщиной. На вершине они более крупные, с раздутой беловатой верхушкой.

Экология. Развивается во всех горизонтах литорали, в литоральных ваннах и в глубине 0–5 м. Образует чистые заросли иногда значительной протяженности или растет в сообществах других водорослей. Предпочитает хорошо аэрируемые, проточные участки морского дна или литоральные ванны, в которых образует сплошные заросли, так называемые кораллиновые тротуары.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский бореально-субтропический вид. Широко распространен в дальневосточных морях России. Характеризуется изоморфной сменой поколений. Спорофиты однодомные, при этом мужские растения встречаются исключительно редко, чаще отсутствуют. Может размножаться вегетативно и вторично закрепляться на грунте подобно *Bossiella*. Ложный многолетник. Зимой рост приостанавливается, вертикальные побеги частично или полностью разрушаются. Весной начинается их новый рост. Хорошо выражена способность к регенерации и отрастанию после выедания части слоевища животными, нуждающимися в кальции. На старых растениях развивается эпифлора. Обычно это нитчатые церамиевые или зеленые водоросли. Сам вид диффундирует крайне редко.

Распространение до 1970 г. Рос на литорали в районах распространения фукуса и в сублиторали многих участков побережья. **Распространение до 1991 г.** Встречался у м. Казак, в бух. Сероглазка, в районе расположенном между

бух. Сероглазка и СРМЗ, в горле губы. Современное распространение. Исчез практически полностью.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Не выдерживает загрязнения даже в небольших дозах и исчезает при эвтрофикации водоема одним из первых. Стеносапробный вид.

Clathromorphum circumscriptum (Strömfl.) Foslie – Клатроморфум очерченный

Lebednik, 1977: 64, fig. 3a–d, 4, 5a; Клочкова, Демешкина, 1985: 74, табл. 1, рис. 1–4.

Описание. Корки до 10 см в поперечнике и 0,8 см толщиной, гладкие, блестящие, с ровным беловато-розовым краем, плотно соединены всей нижней поверхностью с субстратом. Нитевидные бороздки на поверхности корок отсутствуют. Концептакулы с вогнутыми или плоскими достаточно крупными крышками располагаются сближенно, образуют четко оконтуренные фертильные зоны. Крышки концептакулов до 300 мкм в поперечнике, с 10–20 порами. Участки слоевища с разрушенными крышками напоминают соты. Концептакулы у мужских и женских растений однопоровые.

Экология. Растет в большом диапазоне глубин: в верхнем горизонте литорали, в ваннах и в среднем и нижнем горизонтах, в сублиторали, от нуля глубины до нижней границы фитальной зоны. Встречается в сообществах, образованных корковыми кораллиновыми водорослями, как субдоминант или под пологом ламинариевых водорослей. Поселяется на скалистых платформах, камнях, гальке. Предпочитает высокую прибойность.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с изоморфной сменой поколений. Распространен очень широко вдоль побережья дальневосточных морей. Многолетний. Активно заселяет новые субстраты, в том числе антропогенные. Относится к числу пионерных многолетних представителей флоры.

Распространение до 1970 г. Встречался повсеместно среди ламинариевых водорослей и фукуса. Распространение до 1991 г. В том или ином количестве встречался повсеместно в районах прежнего обитания, кроме бух. Раковая. Современное распространение. Исчез из района бух. Моховая-м. Западный, а также из литоральных сообществ у западного побережья горла губы. С 1996 г. кое-где началось восстановление зарослей вида. На западном побережье сохраняется на участках, прилежащих к горлу и в самом горле губы в растительном поясе, развивающемся в сублиторальной кайме.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид. Самое губительное воздействие на представителей вида оказывают нефтяная пленка и наилон из детрита и ила, пропитанный нефтепродуктами. Некроз и почернение слоевищ обычно начинается с центральной части и охватывает зону постфертильного разрушения корки. Затем омертвление охватывает краевую зону слоевища. Тогда деятельность краевой меристемы прекращается, и растения погибают. На отмерших корках поселяются прикрепленные животные, главным образом мидия или водоросли, или же они засыпаются мягкими грунтами и детритом.

***Clathromorphum compactum* (Kjellm.) Foslie —
Клатроморфум уплотненный**

Lebednik, 1977: 69, fig. 3e; Ключкова, Демешкина, 1985: 76, табл. 2, рис. 1—4.

Описание. Гладкие блестящие серовато-фиолетовые равномерно толстые корки 1,5—10 см в поперечнике и 0,3—2 см толщиной, плотно прилегающие к субстрату всей нижней поверхностью. Соприкасающиеся края соседних корок образуют валикообразные утолщения. Поверхность корки пересекается нитевидными бороздками. Фертильные зоны не имеют четких границ.

Экология. Селится на скалистом грунте и раковинах моллюсков в широком диапазоне глубин. Выходит на литораль. Предпочитает высокую прибойность. Активно участвует в формировании низкопродуктивного сообщества кораллиновых.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний. Имеет большую, почти десятилетнюю продолжительность вегетации и низкие темпы роста. Достаточно распространенный вид в соседних районах восточной Камчатки.

Распространение до 1970 г. Встречался совместно с предыдущим видом. **Распространение до 1991 г.** Как у предыдущего вида. **Современное распространение.** Резко сократил свое присутствие. Во внутренней части губы можно найти лишь случайные корки, в горле полностью исчез из осушной зоны и уменьшил численность в сублиторали.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. **Отношение к загрязнению.** Олигосапробный вид.

***Clathromorphum nereostratum* Lebedn. — Клатроморфум платформа Нерезя**

Lebednik, 1977: 79, fig. 5c, 11, 12a—f, 14a—d; Ключкова, Демешкина, 1985: 80, табл. 4, рис. 1—4.

Описание. Известковые корки округлой или неопределенной формы до 10 (15) см в поперечнике, со свободным, не соединенным с субстратом краем, в центральной части более толстые, чем на периферии, до 2 см толщиной. Поверхность корок ровная или всхолмленная, с немногочисленными нитевидными бороздками, расположенными без особого порядка, матовая или даже слабошероховатая, серо-фиолетового либо красновато-фиолетового цвета. Концептакулы с вогнутой или плоской крышечкой, пронизанной 10—20 порами, образуют различимые фертильные зоны с четко очерченными границами. У женского и мужского растений концептакулы однопоровые.

Экология. Развивается на скалистом грунте на глубине 0—5 м, редко на литорали на камнях, на домиках усонюгих раков под пологом ламинариевых водорослей. Обитатель чистых вод.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореальный вид с изоморфной сменой поколений. В соседних районах восточной Камчатки достаточно обычен. Многолетний. Имеет самую высокую для водорослей продолжительность жизни: до 100 лет. Характеризуется низкими темпами роста, последовательным омертвением части корки, расположенной ниже верхнего слоя живых клеток.

Распространение до 1970 г. Не отмечался, но, судя по всему, был массовым в бентосной флоре горла и внутренней части губы. **Распространение до 1991 г.** Встречался у м. Казак, на кекурах Три Брата, у западного побережья горла.

Современное распространение. Во внутренней части губы уже не встречается, в горле губы находится на грани уничтожения.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Clathromorphum loculosum* (Kjellm.) Foslie —
Клатроморфум многогнездный**

Lebednik, 1977: 71, fig. 5b, 6a–d, 8a–f, 10; Клочкова, Демешкина, 1985: 78, табл. 3, рис. 1–4.

Описание. Розовато-фиолетовые равномерно толстые корки округлой или неопределенной формы 1,5–4,5 см в поперечнике и 0,5–2 см толщиной. Плотные прилегают к субстрату всей нижней поверхностью или большей ее частью. Поверхность корок блестящая, гладкая или с небольшими складками. Фертильные зоны не имеют отчетливых границ. Нитевидные бороздки на поверхности корок отсутствуют.

Экология. Широко распространен по всему поясу растительности, от среднего горизонта литорали до нижней границы фитали.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореально-арктический вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний, с низкими темпами роста, но в то же время наиболее высокими по сравнению с остальными представителями рода. Эпифлора у здоровых растений практически отсутствует.

Распространение до 1970 г. Неизвестно, возможно повсеместное в зарослях ламинариевых. Распространение до 1991 г. В том или ином количестве встречался повсеместно в районах прежнего обитания, кроме бух. Раковая. Современное распространение. Исчез из района бух. Моховая–м. Западный, а также из литоральных сообществ восточного побережья горла губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

***Leptophytum laeve* (Strömf.) Adey — Лептофитум сглаженный**

Клочкова, 1996а: 182.

Описание. Корки 2,5 мм толщиной, 6 см в поперечнике, с гладкой блестящей поверхностью, ровными, более светлыми краями, плотно соединенными с субстратом. Крышки концептакулов очень крупные, плоские, чуть подняты над поверхностью.

Экология. Встречается в сублиторали под пологом ламинариевых и в сообществе корковых багрянок. Прикрепляется к гальке, раковинам крупных брюхоногих моллюсков, мелким валунам.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореально-субтропический вид с изоморфной сменой поколений. Довольно редкий для флоры юго-восточной Камчатки. Многолетний.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался у кекуров Три Брата, ум. Казак. Современное распространение. В последние годы не был отмечен ни в одном из районов губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена. Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Phymatolithon lenormandii* (Aresch.) Adey —
Фиматолитон ленормандский**

Клочкова, 1996а: 165. — *Lithothamnion lenormandii* (Aresch.) Foslie, Masaki, 1968: 15.

Описание. Тонкие сливающиеся друг с другом, плотно прилегающие к субстрату розовато-фиолетовые корочки до 0,3 мм толщиной и 2,8 см в поперечнике. Край растений неровные, лопастные, вальковатые, более светлые, чем остальное слоевище, с более или менее выраженными концентрическими полосами. Бесполое концептакулы многопоровые, с плоской приподнятой крышкой, половые — однопоровые.

Экология. Встречается часто, на глубине 0—12 м, на галечных и каменистых грунтах. В верхней сублиторали на глубине 0—2 м обычно сопутствует зарослям видов родов *Lithothamnion* и *Clathromorphum*. Заметных самостоятельных зарослей и скопленений не образует.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Биполярный мультизональный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний, с выраженной способностью к неравномерному развитию краевой, маргинальной меристемы, функционирование которой приводит к появлению лопастных выростов на краях корки, их последующему разрастанию и превращению в новые растения. В качестве эпифитов на представителях вида появляются только другие кораллиновые водоросли, главным образом виды родов *Bossiella* и *Lithothamnion*.

Распространение до 1970 г. Не указывался. **Распространение до 1991 г.** Ум. Казак и п-ова Завойко, у кекуров Три Брата. Современное распространение. Встречается исключительно редко в горле губы и у выходных мысов.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена. Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Lithothamnion sonderi* Hauck — Литотамнион Сондера**

Masaki, 1968: 18, pl. 9, fig. 3, pl. 11, 47—48; Клочкова, 1996а: 183, рис. 147.

Описание. Известковые корки, плотно прикрепленные к субстрату, до 6 см в поперечнике. Край корки широкий, ровный, плоский, не приподнимающийся, более светлый, чем остальное слоевище. В центральной части развиваются широко представленные друг от друга небольшие сосочкообразные выросты или небольшие булочки. Концептакулы развиваются на боковой поверхности выростов и между ними. Крышки концептакулов выпуклые. У бесполох растений многопоровые, у половых — однопоровые.

Экология. Растет на скалистых и валунно-глыбовых грунтах на глубине 1—7 м, совместно с другими корковыми кораллиновыми водорослями. Часто встречается на раковинах морских блюдечек, домиках усонюгих раков.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Амфибореальный широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Имеет широкое распространение вдоль всего дальневосточного побережья. Достаточно обычный для восточной Камчатки. Многолетний, с низкими темпами роста. Консортивно связан с другими неизвестковыми корковыми багрянками.

Распространение до 1970 г. Неизвестно. Распространение до 1991 г. Встречался совместно с видами рода *Clathromorphum*. Современное распространение. Обнаружен у полуостровов Завойко, Крашенинникова, у м. Казак. Единичные растения найдены у западного берега горла губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Порядок GIGARTINALES Schmitz

Семейство Dumontiaceae Schmitz

Dumontia contorta (Gmel.) Rupr. — Дюмонтия перекрученная

Ruprecht, 1851: 295, fig. 53–54, 56–58; Перестенко, 1994: 50, табл. IV, 7; XXVIII, 2; Клочкова, 1996а: 137, рис. 104.

Описание. Слоевище в виде мягких густо разветвленных полых цилиндрических трубок, образующих кустики до 20 см высотой. Прикрепляется небольшой подошвой. Ветвление кустиков неправильное. Боковые ветви длинные, преимущественно первого порядка, узкоцилиндрические, до 4,5 мм шириной. Слоевище одноосевое. От каждой клетки осевой клеточной нити отходят радиально по 4 ветви. Они многократно ветвятся и образуют сомкнутый коровый слой. У старых растений формируется внутренняя полость. Мелкие гонимобласты, погружены в коровую обертку, и тетраспорангии развиваются по всей поверхности слоевища.

Экология. Самостоятельных зарослей не образует, растет одиночными растениями или небольшими группами в среднем и нижнем горизонтах литорали среди представителей родов *Chordaria*, *Petalonia*, *Palmaria*, *Ulva*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазийский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Сезонный эфемер. Не эпифитирует и сам, как правило, не имеет эпифитов. Начинает вегетацию ранней весной. К середине лета, судя по всему, сокращается в количестве и к середине сентября исчезает. Принадлежит немногочисленному широко распространенному роду.

Распространение до 1970 г. Ум. Вилкова. Распространение до 1991 г. Умысов Вилкова и Жукова. Современное распространение. Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. При значительном органическом загрязнении сильно разрастается в длину и ширину, приобретает обильную микроэпифлору, в основном из диатомовых. Нефтяного загрязнения не выносит.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Constantinea rosa-marina (Gmel.) P. et R. — Константиunea морская роза

Постельс, Рупрехт, 1840: 17, табл. 30–40, рис. 84–87; Lindstrom, Scagel, 1987: 2208, fig. 1–7; Перестенко, 1994: 88, табл. XXXI, 5; Клочкова, 1996а: 139, рис. 106.

Описание. Темно-бордовые, почти черные, супротивно или дихотомически разветвленные кустики до 10 см высотой. Центральная ось и боковые ветви вальковатые. 0,5 мм толщиной, заканчиваются щитовидными округлыми рассеченными пластинами.

3–7 см в диаметре. Такие же округло-дисковидные пластинки развиваются по слоевищу на центральной оси и боковых ветвях с интервалом 2–5 см.

Экология. Встречается одиночными экземплярами или небольшими группами на глубине 4–6 м в поясе ламинарий и глубоководных багрянок. Предпочитает места с высокой скоростью движения воды.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний. Растет предположительно до 5 и более лет. Принадлежит малочисленному тихоокеанскому роду. В целом у восточной Камчатки является достаточно редким. Никогда не эпифитирует на других водорослях. Сам также не имеет эпифитов.

Распространение до 1970 г. Не указывается. **Распространение до 1991 г.** Встречался в поясе ламинарий и глубоководных багрянок у м. Казак, у кекуров Три Брата и Бабушкин камень. Стал исчезать по мере суживания пояса сублиторальной растительности. **Современное распространение.** Повсей вероятности, исчез или находится на грани полного уничтожения.

Экологическая и тератологическая изменчивость. При недостатке освещенности растения не могут развиваться нормально, поэтому они часто недоразвиты и представлены только одной округлой пластинкой на вершине вальковатого стволика.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Neodilsea yendoana* Tokida – Неодилсея Иендо**

Tokida, 1943: 96, fig. 1–9; Перестенко, 1994: 89, табл. IV, 9; IX, 4; XXVIII, 4; XXX, 1; Клочкова, 1996a: 154, рис. 121.

Описание. Плотные темно-вишневые, цельные или рассеченные, ровные или волнистые по краям разветвленные пластины 7–15 см высотой и 1,5–5 см шириной. С округлой вершиной, клиновидным основанием и маленькой дисковидной подошвой. Поверхность зрелой пластины с поперечными морщинами. Тетраспоры и гонимобласты развиваются по всей поверхности пластины.

Экология. Встречается небольшими группами в нижнем горизонте скалистой прибойной и полуприбойной литорали и в sublиторали до глубины 5 м в поясе ламинариевых водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Однолетник. Широко распространен вдоль восточной Камчатки, но встречается, как правило, в небольших количествах. Свободноживущий, обычно с микро-, эпи- и эндофитами. От одной подошвы могут отрастать новые молодые пластины. Споронение осуществляется в летний период.

Распространение до 1970 г. Указывался в горле губы. **Распространение до 1991 г.** Указывался в горле, у п-ова Завойко и у м. Казак. **Современное распространение.** В последние годы не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

***Neodilsea natashae* Lindstr. – Неодилсея Наташи**

Lindstrom, 1984: 28, fig. 1-19; Перестенко, 1994: 90.

Описание. Плотные темно-вишневые, ровные по краю, иногда разветвленные пластины округлых очертаний, до 12 см высотой, с ширококлиновидным основанием

и маленькой дисковидной подошвой. Поверхность зрелой пластины гладкая, без поперечных морщин, часто с продольными, вертикальными или изогнутыми щелевидными разрывами. Органы размножения развиваются по всей поверхности.

Экология. Растет в верхнем горизонте сублиторальной растительности среди багрянок сублиторальной каймы. Селится на жестких грунтах плотными пучками, отходящими от одной подошвы. Предпочитает прибойные местообитания.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. У юго-восточной Камчатки встречается редко. Однолетник, обычно свободноживущий. Часто имеет эпи- и эндофитную микрофлору.

Распространение до 1970 г. Не указывался. **Распространение до 1991 г.** Уп-ова Завойко, в горле губы. Современное распространение. Не встречался. Уп-ова Завойко в местах прежнего обитания полностью исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

***Dilsea socialis* (P. et R.) Perest. – Дилсея групповая**

Iridea socialis Postels et Ruprecht, 1840: 18; Перестенко, 1994: 91, табл. IV, 12.

Описание. Тонкие винно-красные, ровные по краям узкоклиновидные пластины до 20 см высотой, 1,5–5 см шириной, с округлой вершиной, вытянутым клиновидным основанием и маленькой дисковидной подошвой. Поверхность зрелой пластины ровная и гладкая, обычно без разрывов и щелей.

Экология. Как у предыдущих видов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Свободноживущий. Никогда не встречается в качестве эпифита. Период вегетации точно не определен, судя по всему, однолетник. Встречается от ранней весны до поздней осени, возможно, и зимой. От одной подошвы отходит несколько пластин разного возраста.

Распространение до 1970 г. Не указывался. **Распространение до 1991 г.** Уп-ова Завойко. Современное распространение. Сохраняет свое присутствие, но в гораздо меньшем количестве.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Семейство Endocladiaceae Kylin

***Gloiopeltis furcata* (P. et R.) J. Ag. – Глойопелтис вильчатый**

Постельс, Рупрехт, 1840: 19, табл. 40, fig. 79; Перестенко, 1994: 93, табл. XXVII, 1; Ключкова, 1996а: 143, рис. 101.

Описание. Слоевище в виде небольших, до 2 (5) см высотой, 0,2–1,5 мм толщиной, редко разветвленных или неразветвленных хрящеватых цилиндрических трубчатых выростов. Ветви, если они образуются, неправильно-вильчатые, только

первого порядка. Основание распростертое, в виде сплошной базальной корки, от которой плотной щеткой отходят вертикальные побеги. Характеризуется одноосевым строением. От клеток центральной нити под углом друг к другу отходят по две ветви. Они многократно ветвятся и образуют коровую обертку слоевища. От клеток внутренней коры развиваются ризоидообразные нити. В зрелых слоевищах образуется полость. Гонимобласты и крестообразно разделенные тетраспорангии развиваются в коровом слое.

Экология. Растет на скалах, валунах, валунно-глыбовой россыпи, в условиях различной прибойности. Формирует самостоятельную ассоциацию в верхнем горизонте литорали. В условиях сильного прибоя поднимается в супралитораль. У верхнего уреза воды образует наиболее плотные заросли и высокую биомассу. Хорошо выносит небольшое распреснение и интенсивное воздействие солнечного света.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Имеет диморфное строение слоевища. Ложный многолетник. Многолетняя только базальная часть слоевища. Способен к вегетативному размножению путем разрастания базальной корки и формирования на ней новых вертикальных побегов. Летом на короткий период вертикальная часть слоевища сбрасывается. В нормальных условиях обычно никогда не имеет эпифитов и никогда не эпифитирует сам, однако в условиях загрязнения встречались слоевища *Gloiopeltis*, обильно покрытые *Monostroma grevillei*.

Распространение до 1970 г. Развивался практически повсеместно на участках с неподвижными жесткими грунтами в условиях различной прибойности. Формировал самостоятельный пояс. **Распространение до 1991 г.** Сначала 90-х годов начал катастрофически исчезать вдоль восточного побережья губы. **Современное распространение.** Встречается крайне редко у западного берега горла, растет по щелям и трещинам скалистого грунта.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения наблюдается сильная ингибция роста, растения становятся короткими, почти нитевидными, иногда вертикальная часть редуцируется, вслед за этим исчезает и корковидная часть слоевища.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид. В мезо- и полисапробных местообитаниях повсеместно замещается эфемерными нитчатыми зелеными водорослями.

Семейство Kallymeniaceae Kylin

Callophyllis radula Perest. — Каллофиллис терка

Перестенко, 1994: 100, табл. XXXVI, 2–4.

Описание. Пластинчатые дихотомически разветвленные кустики до 8–10 см высотой, прикрепляющиеся небольшой дисковидной подошвой. Боковые ветви линейные, 0,5–1 см шириной, с округлыми пазухами, расширяющиеся к вершине до 1 см. Верхушки ветвей с ровным, округлым краем. В свежем состоянии имеет характерный молочно-розовый цвет. Поверхность стерильных растений гладкая; зрелых — шершавая из-за обильного развития органов размножения.

Экология. Встречается на скалистом грунте и на ризоидах ламинариевых водорослей в прибойных и полуприбойных местообитаниях на глубине 2–6 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский высокобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний. Вегетирует более одного года. Появляется ранней весной или поздней осенью, в последнем случае в ювенильном состоянии уходит под зиму. В середине лета достигает зрелости. Осенью практически все растения имеют органы размножения. Макроэпифиты обычно отсутствуют. На стареющих растениях часто развиваются микроэпифиты. Сам вид не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Вид описан недавно как новый для науки, поэтому ранее в губе не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался у входа в бух. Крашенинникова, в районе от м. Маячный до п-ова Завойко, у м. Казак, в горле губы в местах развития ламинариевых водорослей. Формировал достаточно заметные скопления. Современное распространение. Численность вида катастрофически сократилась. Он исчез повсеместно в местах, где сильно сужен пояс ламинариевых и ламинариевое сообщество претерпело коренную перестройку размерно-возрастной структуры.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения наблюдается сильное огрубение слоевища.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид. При нефтяном воздействии некоторое время еще сохраняется способность к воспроизводству, но при повышении мутности воды и концентрации нефтепродуктов вид исчезает.

***Callophyllis rhynchocarpa* Rupr. — Каллофиллис горлоплодный**

Ruprecht, 1850: 68, tab. 13; Перестенко, 1994: 99, табл. IX, 10; XXXII, 2; Ключкова, 1996а: 145, рис. 112.

Описание. Пластинчатые дихотомически разветвленные кустики до 7 см высотой, прикрепляющиеся небольшой дисковидной подошвой. Боковые ветви линейные, суживаются у основания и расширяются к вершине, 0,5–0,7 см шириной, с округлыми пазухами. Верхушка ветвей выемчатая. Гонимобласты развиваются преимущественно на вершине слоевища по краю ветвей, имеют оттянутое горло.

Экология. Встречается на скалистом грунте и на ризоидах ламинариевых водорослей в прибойных и полуприбойных местообитаниях на глубине 2–6 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Однолетний. Появляется весной и вегетирует до глубокой осени. Зарослей не образует. Растет куртинами или одиночно. Имеет достаточно широкое распространение в дальневосточных морях, но на севере встречается реже, чем на юге. Может иметь эпифитную эндофлору, сам эпифитирует крайне редко.

Распространение до 1970 г. Встречался во внутренней части губы у сопки Никольской. Распространение до 1991 г. Встречался в горле губы, у м. Казак, в бух. Сероглазка, у п-ова Завойко. Современное распространение. По-видимому, полностью исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид. Не выносит загрязнения и низкой освещенности.

Euthora cristata (L.) J. Ag. — Эутора гребенчатая

Wynne, Heine, 1992: 70, fig. 21–23; Перестенко, 1994: 102, табл. XXXV, 1; XLVIII, 1; Клочкова, 1996а: 146, рис. 113.

Описание. Слоевище в виде плоского дихотомически и поочередно разветвленного кустика до 20 см высотой. Прикрепляется небольшой подошвой. Центральная ось слоевища не выражена. Боковые ветви 0,5–1,5 (2,8) мм шириной, в месте разветвления более широкие. Ветвление поочередное, супротивное, у вершины ветвей сближенное. Края ветвей гладкие, с пролификациями или без них.

Экология. Редкий для флоры губы вид, скоплений и зарослей не образует. Встречается как эпифит ламинариевых, *Neoptilota asplenioides* или как свободноживущий на скалистом и валунном грунте в условиях сильного и умеренного приобоя на глубинах 2–5 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с изоморфной сменой поколений. Имеет широкое распространение в дальневосточных морях, но на юге встречается реже, чем на севере, и имеет меньшие размеры. Однолетний. Vegetирует почти круглый год. Клету общая биомасса вида возрастает, к осени резко уменьшается.

Распространение до 1970 г. Встречался практически повсеместно в местах развития зарослей ламинариевых водорослей. **Распространение до 1991 г.** Встречался у м. Казак, у кекуров Три Брата. **Современное распространение.** Встречается в местах бывшего обитания на участках с ламинариевой растительностью, редко в горле губы и у западного берега. Общее количество резко сократилось.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях слабого и среднего органического загрязнения сильно увеличиваются размеры растений и их численность. При более сильном загрязнении нарушается развитие органов размножения. В условиях сильного загрязнения не живет.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

Семейство Cryptonemiaceae Harv.

Neoabbottiella araneosa (Perest.) Perest. — Неоабботтиелла паутинистая

Перестенко, 1975: 1687, рис. 7; 1994: 87, табл. X, 7–12; Клочкова, 1996а: 153, рис. 120.

Описание. Слоевище пластинчатое, округлое или овальное цельное или рассеченное в верхней части, 12–15 см высотой и 7–10 мм шириной. Гонимобласты при созревании располагаются по поверхности пластины строго упорядоченными группами в виде многолучевых звездочек, образующих паутинный узор.

Экология. Встречается на скалистых грунтах на глубине 4–8 м в условиях сильного приобоя. Судя по всему, предпочитает олиготрофные воды с высокой прозрачностью. В целом редкий для камчатской флоры вид.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид. Характерна изоморфная смена поколений. Принадлежит приазиатскому монотипному роду. В пределах всего ареала является редким. На юге растет на больших глубинах. Вероятнее всего, однолетник. Всегда свободноживущий.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Отмечался в горле губы ближе к м. Маячный. Современное распространение. Данные отсутствуют. Возможно, эпизодически встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

Семейство *Crossocarpaceae* Perest.

Cirrularcarpus gmelini (Grun.) Tokida et Masaki — Цирруликarpус Гмелина

Перестенко, 1994: 107; Ключкова, 1996а: 157, рис. 126.

Описание. Плотные, обильно неправильно разветвленные кустики достаточно сложной формы до 15 см высотой. Центральная ось и боковые ветви вальковатые, в верхней части слоевища уплощаются и заканчиваются лопастными пластинками разной формы с округлыми вершинами. Гонимобласты и тетраспорангии рассеяны по всей пластине.

Экология. Обитает в сублиторали на глубине 3–8 м на скалистом грунте под пологом ламинариевых в прибойных местообитаниях при высокой прозрачности вод.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский высокобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний. Никогда не встречался в качестве эпифита. Сам также не имеет макроэпифлоры. В целом в водах Камчатки встречается достаточно редко. Сопутствует другим красным водорослям.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. Распространение до 1991 г. Встречался в горле губы, в выбросах у входных мысов. Современное распространение. Отсутствует.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

Crossocarpus lamuticus Rupr. — Кроссокарпус ламутский (охотский)

Перестенко, 1975: 1682, рис. 5; 1994: 102, табл. X, 22–26; XXXI, 3–4; Ключкова, 1996а: 158, рис. 127.

Описание. Цельные или лопастные рассеченные почти до основания пластины до 12 см высотой. С краевыми пролификациями в виде мелких округлых пластинок, соединенных с материнской в самом основании коротким, едва выраженным стебельком. Гонимобласты развиваются в пролификациях.

Экология. Как у предыдущего вида.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский высокобореальный вид. Цикл развития изоморфный. В природных популяциях наиболее распространена спорофитная генерация. Принадлежит монотипическому эндемичному приазиатскому роду. Основным районом его распространения является материковое побережье Охотского моря. У восточной Камчатки он, судя по всему, заносный, встречается крайне редко. Здесь проходит граница его распространения. Многолетний.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встретился однажды в количестве 2 экз. в горле Авачинской губы в выбросах у м. Маячный и у м. Казак. Возможно, был принесен из соседних районов

Авачинского залива. Современное распространение. С 1992 г. не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Beringia castanea* Perest. — Берингия каштановая**

Перестенко, 1975 : 1683, рис. 6; 1994 : 106, табл. X, 1–6.

Описание. Тонкие цельные или рассеченные не более чем на 1/3 общей длины пластины до 20 см высотой, темно-красного и красно-коричневого цвета. Отличается от других пластинчатых водорослей внутренним строением, цветом и текстурой.

Экология. Обитает в сублиторали на глубине 3–8 м на скалистом грунте под пологом ламинариевых в прибойных местообитаниях при высокой прозрачности вод. Встречается одиночными пластинами или небольшими группами.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский высокобореальный вид. Цикл развития изоморфный. Принадлежит монотипному приазиатскому роду. Сроки вегетации неизвестны, вероятно, многолетний. Имеет эндофитную флору, сам не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался у мысов Западный и Казак. Современное распространение. После 1994 г. у м. Западный ни разу не встретился. У м. Казак, возможно, сохранились редкие экземпляры вида.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Hommersandia palmatifolia* (Tokida) Perest. — Хоммерсандия пальчатолистная**

Перестенко, 1994 : 107. — *Pugetia palmatifolia* Tokida, 1948 : 37, fig. 7–9. — *Hommersandia maxicarpa* Hansen et Lindstrom, 1984 : 476, fig. 1–35.

Описание. Слоевище пластинчатое, до 35 см высотой, жесткое на ощупь, почти черное или темно-бордовое, в ювенильном и молодом состоянии цельное, во взрослом и зрелом лопатное, рассеченное почти до основания, с ровной поверхностью, гладким краем.

Экология. Глубоководный вид. Принимает участие в формировании пояса багрянок. Предпочитает открытые участки побережья с высоким прибоем и высокой прозрачностью вод. На малые глубины практически не выходит.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский высокобореальный вид. Имеет изоморфную смену форм развития. Принадлежит монотипному роду. Многолетний. Вегетирует предположительно более одного года. Новые пластины отрастают от основания старой, как пролиферации и ответвления. В качестве эпифита не отмечен. Крупных эпифитов не имеет.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. Распространение до 1991 г. Редко встречался у п-ова Завойко на глубине 6–7 м. Современное распространение. В местах прежнего произрастания не обнаружен. Возможно, полностью исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид. Исчезает при повышении мутности воды.

Kallymeniopsis lacera (P. et R.) Perest. — **Каллимениопсис разорванный**

Перестенко, 1975 : 1679; 1994 : 103, табл. X, 13–17; XXXI, 6; Клочкова, 1996а : 159. — *Iridea lacera* P. et R. (Постельс, Рупрехт), 1840 : 17.

Описание. Мягкие тонкие надорванные или рассеченные пластины до 8 см высотой, 10 см шириной и 220 мкм толщиной, с узкоклинновидным, вальковатым в самой нижней части слоевища стебельком темно-вишневого цвета. Края пластины ровные, поверхность гладкая. Прикрепляется небольшим базальным диском.

Экология. Встречается в подлеске ламинариевых водорослей, преимущественно ламинарии Бонгарда, на скалистом, валунно-глыбовом грунте на глубинах 3–5 м в прибойных местообитаниях.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский высокобореальный вид с изоморфной сменой форм развития. Имеет широкое распространение в дальневосточных морях, особенно в интерзональной области. Многолетний. Vegetирует более одного года. Молодые пластины появляются в конце октября от короткого стебелька или как дополнительные выросты.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Был достаточно распространенным видом. Встречался в значительном количестве среди ламинариевых водорослей в горле губы, во внутренней ее части ближе к выходу у м. Казак. Современное распространение. Резко сократился в количестве, но встречается у м. Казаки в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Судя по всему, плохо выносит повышенные концентрации биогенов. Олигосапробный вид.

Velatocarpus pustulosus (P. et R.) Perest. — **Велатокарпус пупырчатый**

Перестенко, 1994 : 103, табл. X, 27–29; XI, 5–7; XXXI, 9; Клочкова, 1996а : 160, рис. 128. — *Iridea pustulosa* P. et R. (Постельс, Рупрехт), 1840 : 18, табл. 32, 40, рис. 94–95.

Описание. Цельные, чаще рассеченные, округло-клиновидные мягкие пластины до 15 см высотой, с коротким вальковатым стебельком, многочисленными мелкими перфорациями, шелевидными надрывами или без них. У основания слоевища нередко развиваются дополнительные молодые, более мягкие пластины.

Экология. Встречается на глубине 3–8 м, обычно как эпифит ламинариевых, особенно *Thalassiophyllum*. Поселяется чаще всего на стволиках, предпочитает прибойные, хорошо аэрируемые местообитания. Один из самых обычных видов-эпифитов ламинариевых водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. В природе спорофитная генерация преобладает над гаметофитной. Имеет широкое распространение в дальневосточных морях. По всему ареалу глубоководный. Требователен к прозрачности вод. Vegetирует, по-видимому, более года. Рост новых пластин начинается поздней осенью. При температуре 0–5 °С наступает спороношение.

Распространение до 1970 г. Отмечался без указания местонахождения в Авачинской губе. Распространение до 1991 г. Встречался в горле дубы, повсеместно в сообществе ламинариевых с ненарушенной возрастной структурой, у м. Казак до 1993 г., уп-ова Завойко до 1991 г. Современное распространение. В местах бывшего произрастания не обнаружен.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид. При появлении признаков загрязнения исчезает вместе с исчезновением базифитов и сокращением сроков их вегетации, что может служить показателем начавшейся полисапробизации водоема.

Семейство *Peyssonneliaceae* Zanard. emend. Denizot

Peyssonnelia pacifica Kylin – Пейсоннелия тихоокеанская

Kylin, 1925 : 25, fig. 12 b–d, 13; Перестенко, 1994 : 109, табл. V, 1–2; Ключкова, 1996а : 161, рис. 129.

Описание. Слоевище в виде тонких пленок, плотно прилегающих к субстрату, до 3 см в поперечнике и 300 мкм толщиной, с многочисленными ризоидами и гладкой блестящей поверхностью, винно-красного цвета. Край корок ровный, не утолщенный, в стадии активного роста более светлый.

Экология. Встречается в нижнем горизонте литорали и в сублиторали на глубине 0,5–8 м на камнях, обычно вместе с другими корковыми видами. Предпочитает проточные участки, хорошую прозрачность.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний. Эпифлоры в период активного роста не имеет. На старых и отмирающих растениях селятся другие корковые, нитчатые церамиевые и иные водоросли. У побережья Камчатки является массовым, но вклад в общую продукцию, создаваемую макрофитами, невелик.

Распространение до 1970 г. Не отмечался, но, судя по всему, был распространен достаточно широко. Распространение до 1991 г. Встречался в сублиторальной зоне шельфа у кекура Три Брата, у м. Казак, кое-где в бух. Сероглазка, у полуостровов Завойко, Крашенинникова и в горле. Современное распространение. Исчез из многих районов из-за снижения прозрачности и заиления донных грунтов.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В местах оседания битумной фракции нефтепродуктов слоевища сначала приобретают сероватый оттенок, потом отмирают.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Семейство *Nemastomataceae* Schmitz

Schizymenia pacifica Kylin – Шизимения тихоокеанская

Перестенко, 1980 : 63, рис. 80, 82, 201; 1994 : 103; Ключкова, 1996а : 186.

Описание. Надорванные или рассеченные на лопасти красно-коричневые пластины 10–17 см высотой и 8–13 см шириной. Прикрепляется небольшой подо-

швой. Краевых пролификаций не имеет. От прочих пластинчатых видов отличается особенностями внутреннего строения, в частности наличием отверстия в коровом слое над каждым зрелым гонимобластом.

Экология. Редкий вид флоры. Обнаружен на глубине 8 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореально-субтропический вид. Многолетний. Спорофит имеет вид небольших корочек. Принадлежит монотипному роду. По всему району распространения на восточной Камчатке является редким.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Отмечался у восточного берега в горле губы. Современное распространение. Возможно, появляется эпизодически.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

Семейство Solieriaceae (Harv.) Kylin

Opuntiella ornata (P. et R.) A. Zin. — Опунтиелла украшенная

Зинова, 1972: 83, рис. 1–3; Перестенко, 1994: 115, табл. XXXIII, 3. — *Iridea ornata* P. et R. (Постельс и Рупрехт), 1840: 17, табл. 31, 40, рис. 91–92.

Описание. Слоевище спорофита и гаметофита в виде темно-бордовых или винно-красных кожистых пластин до 15 см в поперечнике, 0,4–0,8 мм толщиной. Пластина цельная или разорванная, в зрелом состоянии с крупными пластинчатыми пролификациями, развивающимися почти по всему краю пластины и соединяющимися с материнской пластиной тонким стебельчатым или узкоклиновидным основанием. Прикрепляется к субстрату небольшой подошвой. Внутренняя часть пластины дифференцирована на сердцевину, образованную переплетенными разветвленными тонкими нитями, подкорку, состоящую из плотно сомкнутых крупных клеток, и кору. Клетки коры вытянутые, собраны в ряды. Между ними развиваются крупные светопреломляющие клетки. Крупные гонимобласты и зонально поделенные тетраспорангии развиваются среди клеток коры по всей поверхности пластины.

Экология. Встречается в подлеске ламинариевых водорослей, является достаточно редким представителем флоры.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореальный вид. Многолетник. Цикл развития гетероморфный. Спорофит имеет вид небольших корочек.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Отмечался в выбросах у м. Маячный, м. Казак, п-ова Завойко. Современное распространение. С 1993 г. не отмечался.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Turnerella mertensiana (P. et R.) Schmitz — Турнерелла Мертенса

Перестенко, 1994: 113, табл. XII, 7; Клочкова, 1996а: 187. — *Iridea mertensiana* P. et R. (Постельс, Рупрехт), 1840: 44, табл. 33.

Описание. Кожистые, грубые на ощупь, округлые или неопределенных очертаний, цельные или разорванные на лопасти, темно-бордовые, в сухом состоянии по-

сти черные пластины с широким основанием, 20–40 см высотой и 9–30 см шириной. Толщина пластин до 600 мкм. Как в свежем, так и в высушенном состоянии не имеет блеска. Прикрепляется небольшой подошвой. Лопастии возникают в результате разрыва пластин по щелевидным перфорациям. Сердцевину пластины формируют тонкие переплетенные клеточные нити. Подкорка состоит из округлых или звездчатых клеток, кора — из мелких пигментированных клеток, собранных в короткие 2–3-рядные нити. В коровом слое развиваются крупные обратнойцевидные светопреломляющие клетки, называемые железистыми. Гонимобласты развиваются в коровом слое по всей поверхности слоевища, тетраспорангии зонально поделенные.

Экология. Часто встречающийся вид. Растет у открытых побережий на глубинах 2–10 м и более. Самостоятельной ассоциации не образует, обычно сопутствует взрослым ламинариевым водорослям. Принимает активное участие в формировании пояса глубоководных багрянок.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид. Имеет гетероморфную смену поколений, корковидный спорофит. Многолетний. Отличается от других пластинчатых багрянок тем, что сохраняет пластину в течение нескольких лет. Старые пластины почти черные, кожистые, молодые — темно-красные, часто со звездчатой пигментацией. Никогда не эпифитирует. Не имеет крупных эпифитов, но часто с микроскопическими эндофитами.

Распространение до 1970 г. Указывался в начале века в бух. Раковая. Видимо, был распространен повсеместно. **Распространение до 1991 г.** Встречался повсеместно, кроме кутовой части губы. **Современное распространение.** С 1994 г. исчез у восточного берега, сократил свое присутствие в горле губы, у м. Казак. Редко встречается в выбросах. Находится на грани исчезновения.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения пластины сильно разрастаются.

Отношение к загрязнению. Способен переносить высокий уровень токсического и органического загрязнения и загрязнение тяжелыми металлами. Исчезает, видимо, в связи с общим сокращением шириной сублиторального пояса растительности и заилением донных субстратов. Мезосапробный вид.

Семейство *Cystocloniaceae* Kütz.

Fimbrifolium dichotomum (Lepech.) Hansen — Фимбрифолиум дихотомный

Перестенко, 1994 : 116, табл. XII, 4; XXXV, 3; Клочкова, 1996а : 194, рис. 155.

Описание. Многократно беспорядочно разветвленный кустик до 6 см высотой. Боковые ветви линейные, неравномерной ширины, заужены у основания и верхушки, в местах ветвления расширены. По краю ветвей развиваются короткие оттопыренные пролификации. При высушивании приобретает темный, почти черный цвет. Клетки наружного слоя коры не образуют сплошного покрова, их размер меньше, чем у клеток подстилающего внутреннего слоя коры. Сердцевина крупноклеточная. Цистокарпы крупные, выступающие над поверхностью, тетраспоры зональные, развиваются в пролификациях.

Экология. Встречается у открытых побережий на глубинах свыше 2,5 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид. Имеет изоморфный цикл развития. Вероятно, однолетник. Встречается чаще всего как эпифит *Neoptilotaxi Ptilota*, сам эпифитов не имеет.

Распространение до 1970 г. Указывался в горле губы. Распространение до 1991 г. Исчез. Современное распространение. Отсутствует.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к стеносапробным видам.

Семейство Gigartinaceae Borg

Mazzaella phyllocarpum (Rupr.) Perest. — Мазаелла листопадная

Перестенко, 1994 : 121, табл. XXXIII, 4–5; *Iridea phyllocarpum* P. et R. (Постель, Рупрехт), 1840 : 19, табл. 33. — *Rhodoglossum phyllocarpum* (P. et R.) A. Zin., Клочкова, 1996а : 187, рис. 150.

Описание. Плотные хрящеватые кустики до 8,5 см высотой. В молодом состоянии цельные, а в зрелом рассеченные на лопасти и пролиферирующие. Ветви последнего порядка расширены у вершины, часто с короткими отростками. Прикрепляются ширококлиновидной пластинчатой ножкой и небольшой подошвой. Гонимобласты развиваются в сердцевине и образуют выпуклости с обеих сторон пластины.

Экология. Часто встречающийся вид, растет небольшими группами в сублиторальной кайме в мозаике красных водорослей, в условиях сильной и средней прибойности на скалистом грунте.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Сроки вегетации неизвестны. Судя по всему, ложный многолетник. В зимний период сохраняет базальную часть слоевища.

Распространение до 1970 г. Указывался у м. Сигнальный и в районе Никольской сопки, у м. Казак, в бух. Тарьинская. Распространение до 1991 г. В 1990 г. встречался в горле губы, в бух. Шлюпочная. Современное распространение. Повсеместно исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид. В начале 90-х годов уже не встречался в бухтах Большая и Малая Лагерные, где произошла незначительная сапробизация вод.

Семейство Petrocellidaceae Denizot

Mastocarpus pacificus (Kjellm.) Perest. f. *ochotensis* (Rupr.) Kloczc. — Мастокарпус тихоокеанский форма охотский

Перестенко, 1994 : 125, табл. XIII, 5; XXX, 5; Kloczkova, 1998 : 403.

Описание. Упругие хрящеватые сдвоенно-цилиндрические или плоские дихотомически разветвленные темно-бордовые кустики 3–5 см высотой и 0,3–0,7 см шириной в верхней, наиболее широкой части. Растет плотными пучками. Основание растений узкоклиновидное, переходит в небольшую подошву. Края слоевища простые, иногда загнуты вовнутрь. Почти по всей длине растений, и особенно на вершине

развиваются небольшие сосочкообразные выросты — папиллы. В них формируются гонимобласты.

Экология. Массовый вид флоры, образует самостоятельную ассоциацию в среднем и нижнем горизонтах литорали, в литоральных ваннах.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид. Цикл развития гетероморфный. Спорофит в виде небольших корочек. За счет разрастания базальной подошвы могут появляться все новые вертикальные побеги, поэтому вид можно считать ложным многолетником.

Распространение до 1970 г. Рос в районе сопки Никольская, у м. Сигнальный, в бух. Раковая, во внутренней части вдоль западного побережья и в горле бух. Распространение до 1991 г. Встречались буквально единичные растения в бухтах Большая Лагерная, Турпанка, у м. Казак. Современное распространение. Единичные растения встречаются у м. Жукова и у западного входного мыса.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения при концентрациях токсических веществ, угнетающих нормальное развитие, некоторое время еще сохраняется базальная корка. От нее могут отходить короткие вертикальные отростки, но они не дают органов размножения. Постепенно из-за резкого снижения воспроизводства вид вытесняется другими представителями флоры и исчезает полностью.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид, показатель чистоты биоценоза. Исчезает из литоральной флоры одним из первых.

Семейство *Phyllophoraceae* Näg.

Coccotylus truncatus (Pallas) Wynne et Heine — Коккотилус усеченный

Wynne, Heine, 1992: 75; Перестенко, 1994: 126, табл. XXXI, 15.

Описание. Слоевище в виде плоских пластинчатых кустиков до 5 см высотой. Ветвление неправильно дихотомическое, ветви линейные с зауженным основанием и округлыми пазухами. Край ветвей ровный, верхушка округлая или вильчато-разветвленная. Прикрепляется небольшой дисковидной подошвой.

Экология. Растет в сублиторальной зоне шельфа среди других красных водорослей. Скоплений и зарослей не образует.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид. Многолетний, цикл развития гетероморфный. Спорофит вида свободноживущий, коркового строения.

У растений, собранных в Авачинской губе, были обнаружены диатомовые эндоспории. Предварительно они отнесены к роду *Navicula*. Клетки диатомей забивают углубления, в которых развиваются половые продукты, и заполняют пространство между нитями сердцевины. Подобные случаи тесного сожительства макрофитов и диатомовых водорослей до сих пор в научной литературе не описывались.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался у м. Казак. Современное распространение. Неизвестно. Возможно, в силу редкой встречаемости, вид ни разу не был обнаружен после 1993 г.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Вполне возможно, что появление диатомовых водорослей во внутренних тканях — признак ослабленной защитной функции организма.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Порядок PALMARIALES Guiry

Семейство Palmariaceae Guiry

Devaleraea microspora (Rupr.) Seliv. et Kloczc. — Девалерея микроспоровая

Перестенко, 1994 : 72, табл. XIV, 4; XLV, 6; Клочкова, Селиванова, 1989 : 954; Клочкова, 1996а : 202, рис. 162.

Описание. Мягкие пурпурные или выцветающие до светло-желтого цвета трубчатые разветвленные кустики 5–30 см высотой. Ветви 3–20 мм шириной, часто с пролификациями первого и второго порядков или выпячиваниями и выростами боковых стенок. Прикрепляется подошвой. Слоевища в молодом состоянии обычно раздутые, с возрастом спадаются. Растут плотными куртинами.

Экология. Растет группами или одиночными кустиками на литорали и в сублиторальной мозаике водорослей, часто вместе с другими представителями порядка *Palmariales*, а также с *Chordaria flagelliformis* и *Dictyosiphon foeniculaceus*. Самостоятельных поясов и заметных скоплений не образует.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид со своеобразным циклом развития, в котором женские гаметофиты и спорофиты изоморфны, а мужской гаметофит имеет вид небольших корочек. Принадлежит к широко распространенному в бореальных водах не очень многочисленному роду. Асезонный, но наиболее массовое развитие наблюдается во второй половине лета. Молодые куртины начинают появляться на литорали с апреля, вскоре после таяния ледового припая. Одно поколение вегетирует в течение нескольких месяцев.

Распространение до 1970 г. Произрастал в бухтах Моховая, Сероглазка, Тарьинская, у м. Казак, в районе сопок Никольская и Мишенная. **Распространение до 1991 г.** Встречался на участке от м. Западный до выхода из горла губы, в бух. Турпанка и между СРМЗ и бух. Сероглазка. **Современное распространение.** Практически повсеместно сильно сократил свое присутствие, полностью исчез из внутренних районов губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. При усилении эвтрофикации вод сильно разрастается и увеличивается в размерах до 4–5 раз.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

Devaleraea compressa (Rupr.) Seliv. et Kloczc. — Девалерея сдавленная

Клочкова, Селиванова, 1989 : 955.

Описание. Слоевище в виде сдавленных простых одно- или двукратно разветвленных у самой вершины трубок 6–12 см высотой, 2,5–6 мм шириной, с округлой вершинкой и зауженным основанием, переходящим в небольшую подошву. Пролификации отсутствуют. Цвет растений от розовато-красного до пурпурного, при солнечном воздействии до желто-зеленого. Стенки слоевища у молодых растений пленчатые, у старых — кожистые, жесткие. Полость обнаруживается только на поперечном срезе.

Экология. Растет в литоральной зоне шельфа. Всегда агрегированно, образует плотные поселения. Предпочитает скалистые пологие платформы и камни с обширной горизонтальной поверхностью, высокую подвижность воды.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазийский широкобореальный вид с очень узким ареалом. Ложный многолетник. Цикл развития гетероморфный, как у предыдущего вида.

Распространение до 1970 г. Рос в горле губы, вплоть до внутренней части. Распространение до 1991 г. Встречался у м. Вилкова и у кекуров Три Брата. Современное распространение. Еще сохраняет свое присутствие в местах прежнего обитания (кроме м. Вилкова), однако резко уменьшился в количестве, попадает единичными куртинками.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неизучена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид. Плохо переносит сильное нефтяное воздействие.

Halosaccion firmum (P. et R.) Rupr. — Халосакцион жесткий

Lee, 1978 : 21, fig. 8–12, tab. I, C, D; Перестенко, 1994 : 73. — *Dumontia firma* Postels et Ruprecht, 1840 : 19, табл. 35, рис. В; табл. 40, рис. 82–83.

О п и с а н и е. Слоевище в виде жесткого кожистого мешка ланцетовидной или линейно-ланцетовидной формы, 6–12 см высотой и 1,6–2,4 см шириной в наиболее широкой верхушечной части. Все растение слегка сдавленное. Основание узкоклинное, видное, с коротким стебельком и небольшой подошвой, вершина округлая, тупая или слегка заостренная. Цвет коричневато-красный. Пролиферирует. В этом случае высота слоевища может достигать 16 см.

Э к о л о г и я. Растет в литоральной зоне шельфа, в сублиторальной кайме водорослей и реже в сублиторали до глубины 2 м. Предпочитает скалистые грунты и прибрежные местообитания. Формирует достаточно заметные скопления, но самостоятельные пояса практически не образует.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид, у которого мужской гаметофит и спорофит мешковидные, а женский имеет вид корки. Асезонный, вегетирует круглогодично. Молодые слоевища появляются на старых путем образования пролифераций. На старых растениях могут появляться многочисленные микро- и макроскопические эпифиты: акрохетиевые, эктокарповые и другие водоросли. Сам обычно не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Имел очень широкое распространение. В начале века указывался повсеместно во внутренней части губы от п-ова Завойко до бух. Сероглазка и у западного берега. Рос, безусловно, и в горле губы. Распространение до 1991 г. С 1989 г. уже не встречался на участке побережья бух. Сероглазка – бух. Большая Лагерная. У м. Казак встречался вплоть до 1993 г. Современное распространение. Стал очень редким, встречается в выбросах у п-ова Завойко, в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неизучена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Halosaccion hydrophorum (P. et R.) Kütz. — Халосакцион водоносный

Перестенко, 1994 : 74, табл. XIV, 5; XXX, 8. — *Dumontia hydrophora* P. et R. Postels, Ruprecht, 1840 : 19, табл. 35, рис. С.

О п и с а н и е. Слоевище в виде толстопленчатого, цельного или разорванного на вершине, равномерно раздутого широкого цилиндрического полого мешка до 10 см высотой и 2 см шириной. Верхушка округлая, основание вытянутое, постепенно су-

живающееся. Цвет в основании растений темный с фиолетовым оттенком, в верхней части – красновато-фиолетовый, выцветающий до зеленовато-желтого. Прикрепляется небольшой подошвой.

Экология. Растет на литорали, редко в сублиторальной кайме на глубине до 1 м. Селится на камнях, скалистых платформах, хорошо растет на сильном прибое и в полузащищенных местообитаниях. Формирует пояс в среднем горизонте литорали или как сопутствующий вид встречается в зарослях *Fucus evanescens*. Старые растения часто с микроскопическими эпифитами. Сам вид чаще встречается как свободноживущий, реже как эпифит *Neorhodomela*, *Corallina* и других водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид. Цикл развития как у предыдущего вида. Однолетний, асезонный. В течение года в зарослях постоянно появляются новые растения. Сроки вегетации разных генераций перекрываются.

Распространение до 1970 г. Встречался повсеместно во внутренней части губы и в горле. **Распространение до 1991 г.** Сохранял свое присутствие у западного берега, у южного побережья п-ова Завойко и в горле губы. Во внутренней части вплоть до п-ова Завойко исчез. Современное распространение. Ограниченно встречается у кекура Три Брата, у мысов Вилкова и Жукова, у западного побережья горла губы, единично в выбросах у п-ова Завойко.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В полисапробных условиях обильно обрастает ульвовыми водорослями и молодью мидий.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид. Разлив танкера «Северный полюс» оказал катастрофическое воздействие на состояние популяции вида: резко подорвал его численность.

***Palmaria stenogona* (Perest.) Perest. – Пальмария узкоугольная**

Перестенко, 1973 : 61, рис. 1; 1994 : 68, табл. XIV, 1–2; XXXIX, 3–4; Ключкова, 1996а : 202, рис. 163.

Описание. Слоевище пластинчатое, мягкое у молодых растений и более грубое и кожистое у старых. Темно-красное или в затененных местообитаниях почти бордовое, цельное или дихотомически- или пальчато-разветвленное по верхнему краю, простое или с пролификациями по краю и по поверхности, до 35 см высотой. Толщина пластины равномерна по всему слоевищу. Основание клиновидное, переходит в небольшую подошву. Обычно растет пучками по несколько растений. Сердцевина образована одним или несколькими слоями плотно сомкнутых крупных клеток, достигающих 500 мкм в поперечнике. Кора состоит из нескольких рядов густо пигментированных мелких клеток. При подсыхании пластины на поверхности становятся различимы контуры сердцевинных клеток. Пластина приобретает характерный ячеистый вид, чем хорошо отличается от прочих пластинчатых видов. Тетраспорангии крестообразные, покрывают пластину сплошь пятнами, обычно линейной формы. Женские растения имеют вид небольших корочек, мужские – аналогичны спорофиту.

Экология. Эвриотопный, эврибионтный, эвригалинный вид. Развивается в широком диапазоне глубин, на литорали в нижнем горизонте, в сублиторальной кайме на глубинах до 10 м в подлеске ламинариевых, при различной прибойности и на различных жестких грунтах: щебенчатых, каменистых россыпях, валунах, скалистых платформах. Образует как самостоятельные, так и (чаще) смешанные заросли. Одна из наиболее массовых багрянок. Встречается в обрастании антропогенных субстратов.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид. В цикле развития мужской гаметофит и спорофит пластинчатые, а женский имеет вид корки. Асезонный, вегетирует круглогодично, его генерации перекрывают друг друга. Максимальные показатели обилия приходятся на весну. К середине мая, когда эфемерные зеленые водоросли еще не образуют «цветения», весь нижний горизонт литорали зарастает молодыми, ярко-красными слоевищами *P. stenogona*. Летом растения грубеют, приобретают обильную эпи- и эндофлору, обтрепываются и прорастают молодыми пластинами.

Распространение до 1970 г. Указывался как массовый представитель флоры. Встречался практически повсеместно, кроме кутовой части. Распространение до 1991 г. Сохранял своё присутствие практически повсеместно. Современное распространение. Встречается еще достаточно широко, даже в условиях сильного биогенного и токсического загрязнения. Исчезает только при сильном заиливании, под слоем которого погребаются участки морского дна с жестким субстратом.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В мезосапробных условиях увеличивается в размерах, приобретает обильную микрофлору, образующую специфическую ослизненную поверхность. При гербаризации растений из наиболее загрязненных мест на бумаге остаются яркие пигментные пятна. Это косвенно свидетельствует о нарушении клеточного метаболизма.

Отношение к загрязнению. Чрезвычайно полисапробный, устойчивый к загрязнению вид. Способен к интенсивному расселению и воспроизводству.

***Palmaria callophyloides* Hawkes et Scagel – Пальмария каллофиллисоподобная**

Hawkes, Scagel, 1986, p. 1148.

Описание. Близок по морфологии, размерам, текстуре слоевища к *Palmaria stenogona*. Отличается от нее большей шириной вееровидной пластины и многократно глубоко рассеченным верхним краем.

Экология. Растет в нижнем горизонте литорали и в сублиторальной кайме.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореальный вид. Цикл развития как у предыдущего вида. Асезонный однолетник. В зрелом состоянии часто имеет эндофитную флору.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался в горле губы, в бухтах Сероглазка и Богатыревка. Современное распространение. В последние годы не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный.

***Palmaria marginicrassa* Lee – Пальмария толстокраявая**

Lee, 1978: 48, fig 18–22, tab. II, D–E; Перестенко, 1994: 70, табл. XXXI, 11.

Описание. Слоевище пластинчатое, более грубое, чем у предыдущего вида. У старых образцов кожистое, густой темно-карминовой окраски. Наиболее типичная форма молодых пластин ланцетовидная, с округлой верхушкой. Иногда растения разветвленные, в зрелом состоянии пролиферирующие. Их высота не превышает 17 см. Толщина растений неравномерная, у самого края они становятся толще. Краевой валлик формируется за счет разрастания корового слоя. Растет плотными пучками. Клет-

ки сердцевины до 200 мкм в поперечнике. Коровая обертка состоит из нескольких рядов густопигментированных мелких клеток. Тетраспорангии крестообразные, собраны в нематетиевидные сорусы неопределенной формы.

Экология. Растет в нижнем горизонте литорали и в сублиторальной кайме. Образует плотные пучки разноразмерных разновозрастных растений.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский высокобореальный вид с достаточно узким ареалом и специфическим гетероморфным жизненным циклом как у предыдущего вида. Однолетний, асезонный. Эпифиты на нем не обнаружены, сам также не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Не указывался. **Распространение до 1991 г.** Не указывался. **Современное распространение.** Был обнаружен однажды в 1997 г. у западного входного мыса.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. **Отношение к загрязнению.** Олигосапробный вид.

Порядок RHODYMENIALES Schmitz

Семейство Rhodymeniaceae Näg.

Rhodymenia pertusa (P. et R.) J. Ag. — Родимения продырявленная

Перестенко, 1994 : 132, табл. XIV, 3; XXXIV, 2; Клочкова, 1996а : 204, рис. 164.

Описание. Пленчатые ярко-бордовые овальные волнистые по краю клиновидно суженные у основания пластины 12–17 (35) см длиной, 4–8 см шириной, 180 мкм и более толщиной в средней части, с оттянутым стебельком и небольшой подошвой. С возрастом на пластинах появляются многочисленные округлые или овальные пролиферации.

Экология. Растет одиночными пластинами или небольшими группами на глубине 5–8 м и более. Очень редкий.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Однолетний. Обычно без эпифитов. Имеет слабо выраженные консортивные связи.

Распространение до 1970 г. Указывался в бух. Сельдевая. **Распространение до 1991 г.** Был отмечен у п-ова Завойко и в выбросах у м. Маячный. **Современное распространение.** С 1994 г. не встречался.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. **Отношение к загрязнению.** Олигосапробный вид.

Порядок CERAMIALES Oltm.

Семейство Ceramiaceae S. F. Gray

Ceramium kondoi Yendo — Церамиум Кондо

Nakamura, 1965 : 155, fig. 14, pl. 4–6, 9, fig. 1; Перестенко, 1994 : 151, табл. XVIII, 7–9; XXXVIII.

Описание. Нежные многократно, ди- или трихотомически разветвленные кустики 3–8 см высотой. Главная ось и боковые ветви в нижней трети слоевища 1–1,5 мм

шиной, с многочисленными боковыми отростками 1–3 мм длиной. Терминальные веточки 0,5–1 мм длиной, вильчатые, согнуты внутрь.

Экология. Растет в сублиторальной кайме на грунте или других водорослях. Предпочитает полуприбойные участки побережья. Скоплений и зарослей не образует. Встречается одиночно или небольшими группами.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатский бореально-субтропический вид. Имеет изоморфную смену поколений. Однолетний. Макроскопических эпифитов не имеет.

Распространение до 1970 г. Не указывался. **Распространение до 1991 г.** Был обнаружен однажды в горле губы в очень ограниченном количестве. **Современное распространение.** С 1992 г. не встречался.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к стеносапробным видам.

***Pleonosporum kobayashi* Okam. – Плеоноспорум Кобаяси**

Okamura, 1933 : 4, pl. 302, fig. 7–13; Перестенко, 1994 : 148, табл. XVII, 1–2.

Описание. Мягкие нежные кустики 6–12 см высотой, образованы однорядными густо разветвленными в одной плоскости нитями. Боковые ветви, отходящие от центральной оси, расставленные, имеют пирамидальные очертания. Клетки центральной оси крупные, 0,5–1,5 мм, в ветвях неограниченного роста последнего порядка они до 190–230 × 170–210 мкм. Веточки ограниченного роста состоят из 11–16 кубических клеток, постепенно уменьшающихся в размерах. Их апикальные клетки суженной или оттянутой в виде шипика вершиной. Размножается карпоспорами, развивающимися в крупных гонимобластах, и полиспорангиями, имеющими шарообразную форму. Сперматии собраны в пучки.

Экология. Растет в сублиторальной зоне шельфа на глубинах 0–5 м. Наиболее часто встречается у нижней границы зоны распространения водорослей, среди коралловых кораллиновых и ламинариевых. Свободноживущий или часто как эпифит других водорослей.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореально-субтропический вид с изоморфной сменой поколений. Однолетний. Вегетирует в холодную половину года. Рост слоевища начинается в конце сентября. Спороношение начинается в начале весны при низких температурах. Летом при прогреве придонных слоев воды разрушается.

Распространение до 1970 г. Не указывался. **Распространение до 1991 г.** Встречался у м. Казак, у кекуров Три Брата, у п-ова Завойко. **Современное распространение.** Резко сократил свое присутствие, по-видимому, близк к исчезновению.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

***Scagelia pylaisei* (Montagne) Wynne – Скагелия Пиле**

Wynne, 1985 : 81; Ключкова, 1996а : 214, рис. 167.

Описание. Слоевище в виде тонконитевидных кустиков 1,5–7 см высотой, обильно разветвленное, особенно в верхней трети. Центральная ось ветвится поочередно. На главной оси и боковых ветвях супротивно или мутовчато развиваются короткие равно- или разновеликие веточки ограниченного роста. Обычно их 2–3, реже

4. У вершины слоевища они, как правило, более длинные, образуют метелки. На клетках ветвей ограниченного роста развиваются специальные светопреломляющие железистые клетки. Размножается тетра- и карпоспорами.

Экология. Растет на глубинах 2–5 м в условиях средней прибойности на раковинах моллюсков, на *Neoptilota asplenioides*, черешках *Thalassiophyllum* и на других водорослях. Заметных скоплений не образует. Обычно формирует плотные заросли на небольших площадях.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с изоморфной сменой поколений. Эфемер. Достоверно зарегистрирован с мая до конца сентября. Эпифитов не имеет, сам часто выступает в качестве эпилоннта.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Изредка встречались единичные слоевища в бух. Сероглазка. Современное распространение. Встречаются единичные образцы во внутренней части у восточного берега и в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях сильного загрязнения растения приобретают не свойственный в норме оранжевый оттенок.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

***Ptilota filicina* J. Ag. — Птилота папоротниковидная**

Перестенко, 1994 : 146, табл. XIX, 3; XXXIX, 1–2; Клочкова, 1996а : 220, рис. 173,б.

Описание. Слоевище многократно сложно разветвленное, до 40 см высотой. Основные ветви уплощенные, поочередно разветвленные в одной плоскости, узколинейные, 2–2,5 мм толщиной. Ветви ограниченного роста последнего порядка супротивные, гетероморфные, располагаются густо, равномерно по всей длине несущей их ветви. Одна из этих ветвей более сложно рассеченная, чем другая, иногда удлиняется и приобретает очертания, аналогичные материнской ветви. Противоположная ей ветвь гораздо более короткая, ланцетовидная или у самой вершины серповидно изогнутая, с ровными, остропильчатыми или реснитчатыми краями. На каждой из сторон ветвей неограниченного роста наблюдается правильное чередование простых и разветвленных веточек. Ветвь, несущая веточки ограниченного роста, почти не отличается от них толщиной и так отчетливо, как у последующего вида, не выделяется.

Экология. Субдоминант сублиторальных растительных сообществ, растет на глубине 0,5–10 м, на скалистых грунтах, в условиях сильной прибойности, обычно под пологом ламинариевых. Редко образует разреженные заросли в сообществе кораллиновых водорослей. Старые растения с многочисленными разнообразными эпифитами, в основном представителями семейства *Delesseriaceae*. Иногда поднимается в сублиторальную кайму.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний. Вегетирует предположительно до трех-четырёх лет. Активный линейный рост приходится на апрель-май, спороношение — на летне-осенний период.

Распространение до 1970 г. Был одним из наиболее массовых видов багрянок. Распространение до 1991 г. У восточного побережья внутренней части губы сократил свое присутствие, местами совсем исчез. Современное распространение. Стал очень редким даже в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид. В условиях загрязнения почти повсеместно на растениях, принадлежащих к этому виду, развивается эпифауна: молодь двустворок (*Turtonia* и др.), мшанки, гидроида и др., а также макро- и микроэпифлора. Микроэпифлора представлена главным образом диатомовыми водорослями.

***Ptilota plumosa* (L.) Ag. — Птилота перистая**

Зинова, 1955: 172, рис 144; Клочкова, 1996: 165, рис. 173, в.

Описание. Слоевище многократно сложно разветвленное, до 20 см высотой. Стебель вальковатый или сдавленный. Основные ветви уплощенные или плоские, очередные, образуются в одной плоскости, узколинейные, до 1,5 мм шириной. Покрывают перисто расположенными и перисто разветвленными короткими гетероморфными веточками ограниченного роста. В каждой паре супротивных веточек более короткая редуцирована или едва различима, более длинная хорошо развита. В нижней трети она почти голая, без боковых ответвлений, выше густо разветвленная. Материнская ветвь, несущая веточки ограниченного роста, по всей длине значительно шире дочерних. У зрелых и старых растений более длинная из веточек ограниченного роста может продолжать свой рост и преобразовываться в ветвь неограниченного роста.

Экология. Редкий вид флоры. Встречается в сублиторали, обычно на *Neoptilota*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетник. Активный рост начинается весной и к июню практически прекращается.

Распространение до 1970 г. Горло губы. Распространение до 1991 г. Горло губы, бух. Малая Лагерная. Современное распространение. Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена ввиду малочисленности материала.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к олигосапробным видам.

***Ptilota pectinata* (Gunn.) Kjellm. — Птилота гребенчатая**

Зинова, 1955: 170, рис. 143.

Описание. Морфологически очень близок к предыдущему виду. Отличается от него более изящным слоевищем и иным строением вершины ветвей.

Экология. Достаточно редкий вид флоры. Встречается на глубинах 2–4 м среди ламинариевых водорослей на скалистом и крупно-валунном грунте.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетник. Может эпифитировать на ламинариевых, особенно на черешках *Thalassiophyllum*. Сам нередко также имеет эпифитную флору, главным образом представителей порядка *Ceramiales*.

Распространение до 1970 г. Горло губы. Распространение до 1991 г. Восточный и западный берега горла губы. Современное распространение. Встречается единично у западного берега горла.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена ввиду малочисленности материала.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к мезосапробным видам.

***Neoptilota asplenioides* (Turn.) Kylin — Неоптилота асплениевидная**

Перестенко, 1994 : 148, табл. XIX, 5; XL, 5; Клочкова, 1996а : 220. рис. 173, г.

Описание. Слоевище многократно сложно разветвленное, 15–25, до 45 см высотой. Стебель в основании слабосдавленный, выше уплощенный. Основные ветви в верхней трети плоские, располагаются в одной плоскости, беспорядочно. Как и у предыдущих двух видов, они узколинейные, до 2,2 мм шириной, покрыты перистыми веточками, которые в свою очередь также бывают перисто разветвленными. Супротивные веточки в ветвях последних порядков имеют разную морфологию. Одна из них простая, в виде хорошо развитого листочка, другая — сложно рассеченная. В ветвях последнего порядка она редуцирована и представляет собой ветвь ограниченного роста. В ветвях предпоследних порядков, продолжая свой рост, может превращаться в ветвь, аналогичную материнской. У молодых растений веточка-листочек имеет ланцетовидную или серповидную форму, ровный, слабоволнистый или остропильчатый край. В отличие от таковой у предыдущих видов она крупнее, чем супротивная ей рассеченная веточка.

Наиболее близок по внешнему виду к *P. filicina*. Отличается от него более крупными размерами и несколько иным строением веточек ограниченного роста и фертильных структур.

Экология. Растет на скалистых и глыбово-валунных грунтах в условиях сильного и умеренного прибоя на глубине 2–10 м, обычно в зарослях ламинариевых и кораллиновых водорослей, часто с эпифитами. Нередко вместе с видами рода *Odonthalia* формирует подлесок ламинариевых или самостоятельный пояс багрянок у нижней границы распространения водорослевого пояса.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетник. Vegetирует в течение нескольких лет. Активный линейный рост приходится на апрель-май, спороношение — на летне-осенний период.

Распространение до 1970 г. Встречался повсеместно. Распространение до 1991 г. До 1990 г. встречался в тех же районах. Позже стал сокращать свое присутствие. В 1994 г. был достаточно массовым у п-ова Завойко. Современное распространение. Исчез у мысов Вилкова, Жукова. Резко сократился в количестве у п-ова Завойко и у м. Казак. Исчезает повсеместно.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Как у *Ptilota filicina*.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

Семейство Delesseriaceae Borg

***Hyumenena ruthenica* (P. et R.) A. Zin. — Хименена русская**

Зинова, 1965 : 94, рис. 10; Перестенко, 1994 : 170, табл. XXI, 7–12; XXII, 7; XLI, 11. — *Wormskjoldia ruthenica* P. et R. (Постельс, Рупрехт), 1840 : 15, табл. 40. рис. 69.

Описание. Тонкопленчатые неправильно пальчато разветвленные пластины: до 10 см высотой. Ветви широколинейные, до 1,5 см шириной в самой широкой части:

Имеются микроскопические едва заметные параллельные жилки. Прикрепляется подошвой.

Экология. Сублиторальный вид. Растет на других водорослях в чистых аэрированных водах в условиях повышенного прилива на глубине 2–8 м.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Облигатный эпифит ламинариевых или церамиевых водорослей. Вероятно, однолетник.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. В горле губы. Современное распространение. Отсутствует.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. **Отношение к загрязнению.** Стеносапробный вид.

***Membranoptera beringiana* (Rupr.) A. Zin. – Мембраноптера берингийская**

Зинова, 1965 : 81, рис. 3; Перестенко, 1994 : 155, табл. XXIII, 7; XLI, 5.

Описание. Пластинчатые тонкопленчатые поочередно и вееровидно разветвленные кустики с узколинейными ветвями, снабженными центральной жилкой. Высота кустика до 5 см, ширина ветвей до 3 мм. Прикрепляется подошвой.

Экология. Эпифит различных водорослей, чаще всего *Ptilota* и *Neoptilota*. Встречается достаточно часто. Растет в сублиторальной зоне шельфа на глубинах 1,5–5 м. Предпочитает районы с высокой подвижностью воды.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Вероятно, однолетник.

Распространение до 1970 г. В начале века еще рос в горле губы, в бухтах Крашенинникова, Раковая, Лагерная. Распространение до 1991 г. Встречался в горле губы. Современное распространение. Исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Исчезает одним из первых представителей флоры. Стеносапробный вид.

***Hideophyllum yezoense* (Yamada et Tokida) A. Zin. – Хидеофилум йезоенский**

Myriogramme yezoensis Yamada et Tokida, Yamada, 1935 : 30, pl. 13, fig. 2, pl. 14. – Зинова, 1981 : 14; Перестенко, 1994 : 170, табл. XXIV, 1; XL, 6; Ключкова, 1996а : 222, рис. 176.

Описание. Слоевище пластинчатое, до 15 см высотой. У основания пластины могут развиваться едва заметные жилки, но могут и отсутствовать. Состоит из нескольких слоев клеток, дифференцированных на кору и сердцевину. От краев и верхушек пластинчатых ветвей первого порядка отходят пластинчатые пролификации яйцевидной или обратнотреугольной формы, до 5 см шириной в наиболее широкой верхней части. От них, в свою очередь, отходят более мелкие пролификации такой же формы следующего порядка. Двойковыпуклые гонимобласты образуются преимущественно по верхнему краю пластин.

Экология. Растет в сублиторали, в поясе глубоководных ламинариевых водорослей и в поясе сублиторальных багрянок. Обитатель олиготрофных вод.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетник.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Регулярно встречался в горле губы, крайне редко у п-ова Завойко. Современное распространение. Во внутренней части губы целиком исчез, в горле исключительно редкий.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

Mikamiella ruprechtiana (A. Zin.) Wynne — **Микамиелла Рупрехта**

Wynne, 1977 : 399, fig. 1–6; Перестенко, 1994 : 167, табл. XLI, 7. — *Hypophyllum ruprechtianum* A. Zin. (Зинова), 1965 : 90.

Описание. Слоевище сложной морфологии. Представляет собой кустик 20 см высотой, с листообразными пластинками, отходящими от вальковатых боковых ветвей, имеющих центральное ребро и отходящие от него разветвленные боковые жилки. Цистокарпы и тетраспорангии в генеративных пролиферациях, расположенных вдоль ребра и жилок и имеющих овальную форму.

Экология. Встречается в подлеске ламинариевых как эпифит или чаще как свободноживущий. Предпочитает олиготрофные аэрируемые воды.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский высокобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетник.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался в поясе водорослей в районе между м. Жукова и м. Маячные. Современное распространение. Исчез повсеместно.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид. При разрушении размерно-возрастной структуры ламинариевого сообщества вместе с другими делессериевыми исчезает одним из первых представителей флоры.

Neohypophyllum middendorphii (Rupr.) Wynne — **Неогипофиллум Миддендорфа**

Wynne, 1983 : 445; Перестенко, 1994 : 161, табл. XX, 14–16; XLI, 6; Ключкова, 1996а : 229, рис. 183. — *Delesseria middendorphii* Ruprecht, 1850 : 237, tab. 12.

Описание. Обильно разветвленные кустики 8–20 см высотой. Листовидные пластины эллиптические, ланцетовидные или округло-линейные, пленчатые, с ровными или волнистыми краями, более или менее выраженной плоской центральной жилкой. От ребер материнских пластин образуется множество пролификаций, небольшая часть которых превращается в нормально развитые боковые ветви. При этом материнские пластины сохраняются хотя бы частично даже при образовании на них пролификаций второго и третьего порядков. Репродуктивные органы развиваются на особых листочках.

Экология. Встречается в подлеске ламинариевых или в поясе сублиторальных багрянок.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетник.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встретился однажды в поясе водорослей в районе м. Маячный. Современное распространение. Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Tokidadendron kurilensis* (Rupr.) Perest. — Токидадендрон курильский**

Перестенко, 1994 : 195, табл. XX, 1–4; XXI, 4–6; XXII, 10; XLI, 8; Клочкова, 1996а : 224, рис. 178. — *Delesseria kurilensis* Ruprecht, 1850 : 233.

Описание. Кусты 10–25 см высотой, со сложной морфологией. Боковые ветви вальковатые, жесткие, несут листовидные пластинки до 4 см длиной и 1,6 см шириной. На них отчетливо видны центральная и боковые жилки. Боковые ветви, имеющие вид пластин, образуются пролиферированием от центрального ребра материнской пластины. Последняя с возрастом разрушается до среднего ребра, выполняющего в дальнейшем роль стебелька. Прикрепляется подошвой. Цистокарпы развиваются на ребрах и жилках, тетраспорангии — по краям листовых пластинок, не образуя сорусы.

Экология. Вид с ограниченным распространением и развитием. Растет в сублиторальной кайме на скалистых грунтах и как эпифит, в условиях сильного и умеренного прилива.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Принадлежит монотипному роду. Многолетник. Вегетирует несколько лет.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался у м. Маячный. Современное распространение. Находки вида исключительно редки и только на выходе из губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Heteroglossum carnosum* (Mikami) Perest. — Гетероглоссум мясистый**

Клочкова, 1996а : 229, рис. 184; Перестенко, 1994 : 160, табл. XLII, 1.

Описание. Словесце до 17 см высотой. Представляет собой плоский куст. Он формируется в результате ветвления и пролиферирования материнской пластины. Прорификации возникают от ребра пластины. Терминальные ветви имеют вид округлых листообразных пластинок, имеющих ровный край и хорошо заметные центральную и боковые жилки. Тетраспорангии и цистокарпы развиваются на небольших сосочковидных выростах, расположенных по всей поверхности листообразных пластинок.

Экология. Встречается только в сублиторали, в поясе глубоководных багрянок. Одиночно, достаточно редко. Предпочитает хорошо аэрируемые воды, прибойные местообитания.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатский высокобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний. Обычно свободноживущий, без макроэпифитов.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Был встречен однажды в выбросах у м. Маячный. Современное распространение. Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Phycodrys riggii* Gardn. — Фикодрис Ригга**

Gardner, 1927: 337, tab. 71; Перестенко, 1994: 164, табл. XIX, 8; XXXIX, 6; XLII, 4; Клочкова, 1996а: 228.

Описание. Слоевище 4–8 см высотой. Имеет сложную морфологию и строго детерминированный рост. Терминальные листообразные пластины 1–3 см шириной, с волнистыми, зубчатыми или городчатыми краями, центральной и боковыми жилками. Часто по краям пластин образуются пролификации, преобразующиеся затем в боковые ветви.

Экология. Встречается на скалистых грунтах, под пологом ламинариевых, на их стволиках и ризоидах, или на других красных водорослях, на глубинах 2–7 м в условиях умеренного и сильного прибоя.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний, встречается практически круглый год.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался очень ограниченно в горле губы и у п-ова Завойко. Современное распространение. Исключительно редкий. Еще встречается у западного берега горла, в районе, прилежащем к входному мысу. Во внутренней части губы не отмечался уже много лет.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Phycodrys vinogradovae* Perst. et Guss. — Фикодрис Виноградовой**

Перестенко, 1994: 164; табл. XXI, 15; XXIII, 5; XLII, 10; Клочкова, 1996, 227, рис. 182.

Описание. Сложный кустик. Боковые ветви образуются как пролификации ребра и пластины. Листовидные выросты неопределенных очертаний, с волнистым реснитчатым краем. Жилки темные, рельефные. Цистокарпы рассеяны по пластине. тетраспорангии развиваются в краевой бахrome. Хорошо отличается от предыдущего вида развитием только краевых пролификаций, а также наличием лентиккулярных утолщений в оболочках коровых клеток.

Экология. Растет в сублиторальной зоне шельфа в поясе ламинариевых водорослей. Предпочитает открытые прибойные участки побережья.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид. Для флоры Камчатки достаточно редок. Характеризуется изоморфной сменой поколений. Многолетний. Может иметь эпифиты и эпифитировать на других водорослях.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встретился однажды в выбросах на участке между м. Жукова и м. Маячный. Современное распространение. Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Неизучена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

Семейство *Rhodomelaceae* (Reichb.) Harv.

Polysiphonia urceolata (Lyghtf.) Grev. — Полисифония кувшинчатая

Перестенко, 1994 : 180; Клочкова, 1996а : 232.

Описание. Слоевище в виде тонконитевидных, разветвленных кустикав 4–5 см высотой темно-красного, в сухом состоянии почти черного цвета. Прикрепляется к грунту стелющимися ветвями, от которых отходят короткие ризоидообразные отростки сифонного строения с присосками. Растет плотными дерновинами. Центральная ось слоевища плохо или вообще не выражена. Ветвление неправильное или дихотомическое. Веточки, отходящие от основных ветвей, 2–3-кратно разветвленные. Конечные веточки сближенные, короткие, формируют метелки или пучки на вершинах боковых ветвей. Растение имеет сифонное строение. Сегменты образуются одним центральным и четырьмя периферическими сифонами. Боковые ветви не срастаются с несущим их побегом. Карпоспоры развиваются в крупных кувшинообразных цистокарпах, а тетраспорангии — в конечных веточках.

Экология. Развивается отдельными плотными куртинками в среднем и нижнем горизонтах прибойной литорали и на глубинах 0–2 м, образует узкие пояса. Часто встречается вместе с *Pterosiphonia bipinnata*.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с изоморфной сменой поколений. Однолетник.

Распространение до 1970 г. Был распространен повсеместно. Распространение до 1991 г. До конца 80-х гг. еще встречался вдоль сопки Никольская, кое-где в бух. Сероглазка. Современное распространение. Встречается в горле губы, у п-ова Завойко, в бух. Богатыревка.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В полисапробных условиях наблюдаются ингибция роста, сильное обрастание диатомовыми водорослями.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

Polysiphonia morrowii Harv. — Полисифония Морроу

Клочкова, 1996а : 232; Перестенко, 1994 : 179, табл. XXV, 5, 6; XLIII, 2, 3.

Описание. Тонкие грубонитевидные полисифонные кустики до 10 см высотой. Ветвление поочередное. Ветви редкие, поджатые. Веточки последнего порядка слегка изогнуты. Центральный сифон окружен четырьмя периферическими. Кора не образуется. Отдельные растения сплетаются в пряди.

Экология. Растет в сублиторальной зоне шельфа.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатский бореально-субтропический вид с изоморфной сменой поколений. Вероятно, однолетник. Основным районом обитания вида являются теплоумеренные и субтропические воды. В холодоумеренных водах встречается исключительно редко. Свободноживущий, без эпифитов.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Имеются указания на нахождение этого вида в горле губы. Современное распространение. Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не изучена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Pterosiphonia bipinnata* (P. et R.) Falkenb. — Птеросифония двуперистая**

Перестенко, 1994 : 174, табл. XXIV, 5; XLVIII, 2; Клочкова, 1996а : 234, рис. 186, в. — *Polysiphonia bipinnata* P. et R. (Постельс, Рупрехт), 1840 : 22.

Описание. Слоевище в виде нежных сложно разветвленных тонко- или грубонитевидных кустиков до 20 см высотой. Прикрепляется к субстрату стелющимися побегами с ризоидальными выростами. Основные ветви сплетаются в отдельные пряди. Ветвление в одной плоскости, поочередное, 5–6 порядков. Ветви первого и второго порядков расставленные, у самой вершины сближенные. Верхушки ветвей имеют характерные пирамидальные очертания, сложный ажурный рисунок. Характеризуется полисифонным строением. Сегменты слоевища образуют один центральный и 9–16 периферических клеток-сифонов. Ветви и веточки возникают от каждого (2) 3–4-го сегмента и на некотором протяжении остаются сросшимися с несущим их побегом. Размножается тетраспорами, развивающимися на веточках ограниченного роста, и карпоспорами, образующимися в крупных цистокарпах.

Экология. Растет в нижнем горизонте прибойной и полузащищенной скалистой литорали и на глубине 0–5 м под пологом ламинариевых водорослей среди *Odonthalia*, *Ptilota*, *Neoptilota*. В нижнем горизонте литорали в проточных желобах и на вертикальной поверхности скал и валунов образует узкие самостоятельные пояса. В сублиторали растет одиночными растениями.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Однолетник.

Распространение до 1970 г. Встречался повсеместно, кроме кутовой части губы. Распространение до 1991 г. Встречался даже в условиях наибольшего загрязнения, в бух. Сероглазка, в районе сопки Мишенная, и в остальных районах внутренней части губы и в горле. Современное распространение. Практически целиком исчез из литоральных сообществ в районе бух. Моховая–п-ов Завойко, резко сократился в горле губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Глубинная и литоральная формы вида отличаются размерами слоевища. В условиях загрязнения нарушается правильное развитие веточек ограниченного роста, уменьшается количество боковых ветвей, появляется обильная флора диатомовых водорослей.

Отношение к загрязнению. Полисапробный вид.

***Pterosiphonia hamata* Sinova — Птеросифония крючковатая**

Зинова, 1940 : 222, рис. 9–10; Перестенко, 1994 : 175.

Описание. Похожие на предыдущий вид кустики 8–16 см высотой, но ветви верхней части более простой морфологии, не ажурные. Количество периферических сифонов по всему слоевищу не превышает 6.

Экология. Встречается только в сублиторали на глубинах 0–5 м. Растет одиночными слоевищами.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатско-американский высокобореальный вид. Однолетник. Эпифитной флоры никогда не имеет. Сам не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. В бух. Сероглазка, укекура Три Брата, но редко. Современное распространение. Не встречается. Возможно, полностью исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

***Pterosiphonia* sp. – Птеросифония**

Описание. Кустики до 25 см высотой. В зрелом состоянии грубонитевидные, почти черные. Центральная ось и боковые ветви без коры, полисифонного строения, образованы одним центральным и 8–16 периферическими сифонами. Боковые ветви отходят в разных плоскостях. Верхушки ветвей имеют метельчатое строение.

Экология. Растет в сублиторали на глубине 2,5–5 м, на валунных с галечником и ракушкой грунта. Имеет изоморфную смену поколений.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатско-американский высокобореальный вид. Однолетник. Эпифитной флоры никогда не имеет. Сам не эпифитирует.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Был встречен в районе сопки Никольская. Современное распространение. После 1991 г. не встречался. По-видимому, исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

***Neorhodomela oregona* (Doty) Masuda – Неородомела орегонская**

Masuda, 1982: 320, fig. 59–65, 67–72, pl. 13, fig. A–F, pl. 14, fig. A–Q, pl. 17, fig. J–M; Перестенко, 1994: 191; Ключкова, 1996а: 238.

Описание. Кустики до 5 см высотой, отходящие по несколько от одной распростертой базальной подошвы. Центральная ось и боковые ветви первого порядка вальковатые, до 0,7–1 мм толщиной и 2 см длиной. Ветви последних порядков тоньше и короче, густо располагаются со всех сторон окружности материнской ветви и образуют в ее верхней трети метелковидные густые пучки.

Экология. Встречается преимущественно в литоральных ваннах среднего горизонта.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Ложный многолетник.

Распространение до 1970 г. Неизвестно. Распространение до 1991 г. Встречался в горле губы у входных мысов. Современное распространение. Там же.

Экологическая и тератологическая изменчивость. При повышении эвтрофикации становится более обильной эпифауна, появляется многочисленная эпифлора, главным образом из порядка *Ulvales*.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

Neorhodomela larix (Turn.) Masuda – Неородомела лиственничная

Masuda, 1982 : 308, fig. 50–58; pl. 11, G–I; 16, F–I; 17 H, I; Перестенко, 1994 : 188; Ключкова, 1996а : 239.

Описание. Упругие хрящеватые кустики 5–15 (20) см высотой с небольшой подошвой. Главная ось и боковые ветви вальковатые, 1,5–2,0 мм толщиной у основания и 0,5–1,0 мм у вершины. Густо покрыты короткими шиловидными веточками и побегами ограниченного роста, на которых развиваются укороченные побеги второго порядка и шиповатые простые или сложные веточки.

Экология. Растет на пологих участках литорали и в сублиторальной кайме, образует скопления и узкие прерывистые пояса. На глубине 2–5 м встречается одиночными куртинками. Предпочитает проточные, защищенные от прямого сильного воздействия волн участки.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Ложный многолетник. Часто имеет обильную эпифлору.

Распространение до 1970 г. Был достаточно распространенным видом. **Распространение до 1991 г.** Резко сократил присутствие во внутренней части губы. **Современное распространение.** Единично встречается в горле и у западного побережья губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях загрязнения сильно нарушается рост веточек ограниченного роста. Растение сильно меняет свой облик, становится как бы лысым. Имеет обильную эпифлору. По-видимому, плохо переносит металлическое загрязнение.

Отношение к загрязнению. Мезосапробный вид.

Rhodomela tenuissima (Rupr.) Kjellm. – Родомела тончайшая

Перестенко, 1994 : 193, табл. XLVIII, 6. – *Rhodomela lycopodioides* (L.) Ag. *tenuissima* (Rupr.) Kjellm., Masuda, 1982 : 277, fig. 6–15.

Описание. Слоевище в виде жестких кустиков 6–12 см высотой темно-коричневого, почти черного цвета. Прикрепляется подошвой. Главная ось вальковатая, 0,6 мм в поперечнике, плохо выражена. Ветвление частое, 5–6 порядков. Боковые ветви также вальковатые, резко утончаются и укорачиваются у каждого нового порядка ветвления, располагаются по спирали. Ветви первых порядков, особенно возникающие в нижней части слоевища, длиннопрутовидные, последних – короткошиловидные, почти нитевидные, у молодых растений образуют метелки.

Экология. Растет на скалистой литорали и в сублиторальной кайме, образует небольшие группы. Предпочитает полузащищенные от прямого сильного воздействия волн участки побережья.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетник.

Распространение до 1970 г. Не отмечался. **Распространение до 1991 г.** Встречался крайне редко у западного побережья. **Современное распространение.** С 1993 г. не был обнаружен ни разу.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не обнаружена.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к стеносапробным видам.

Odonthalia annae Perest. — **Одонталия Анны**

Перестенко, 1994 : 183, табл. XI, 13-14; XLVI, 1; Клочкова, 1996а : 242, рис. 194, а. — *Atomaria ochotensis* Ruprecht, 1850 : 20, pl. 9.

Описание. Мягкие, уплощенные или плоские, неправильно или попеременно разветвленные в одной плоскости кустики до 8 см высотой. Боковые ветви линейные до 1 мм шириной, несут веточки ограниченного роста. Терминальные веточки с изогнутыми шипиками. Цистокарпы почти шаровидные, со шпорообразным выростом у нижнего наружного края, развиваются на обычных веточках.

Экология. Растет на литорали и в сублиторальной кайме на валунном, каменистом и скалистом грунтах в условиях высокой прибойности. Встречается куртинами, достаточно редко.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний. Свободноживущий, эпифитной флоры не имеет.

Распространение до 1970 г. Указывался в горле губы. **Распространение до 1991 г.** Не отмечался. **Современное распространение.** Не встречается.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена. **Отношение к загрязнению.** Стеносапробный вид.

Odonthalia ochotensis (Rupr.) J. Ag. — **Одонталия охотская**

Перестенко, 1994 : 183, табл. XI, 13-14; XLVI, 1; Клочкова, 1996а : 242, рис. 194, а. — *Atomaria ochotensis* Ruprecht, 1850 : 20, pl. 9.

Описание. Плоские пленчатые очередно разветвленные кустики 5–20 см высотой, с небольшой подошвой. Боковые ветви расставленные, узколинейные, 1–1,5 см шириной, с округлыми пазухами, слабовыпуклой центральной жилкой, простыми и сложными веточками ограниченного роста. Простые ветви имеют вид клиновидных и мелкозубчатых шипиков, сложные — разветвленных шипиков двух порядков.

Экология. Развивается на глубине 1–3 м. Среди камчатских представителей рода наиболее редок.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Вероятно, многолетний, свободноживущий.

Распространение до 1970 г. Указывался в горле губы. **Распространение до 1991 г.** Был обнаружен в 1991 г. в выбросах на участке городского пляжа в районе сопки Никольская. **Современное распространение.** Позже ни разу нигде не встречался.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Предварительно отнесен к стеносапробным видам.

Odonthalia corymbifera (Gmel.) J. Ag. — **Одонталия щитконосная**

Перестенко, 1994 : 185, табл. XI, 15-18; XLV, 1-2; Клочкова, 1996а : 244, рис. 195. — *Atomaria corymbifera* (Gmel.) Ruprecht, 1850 : 21.

Описание. Плотные плоские неправильно и попеременно разветвленные в одной плоскости кустики 10–25 см высотой, с небольшой подошвой. Боковые ветви узколинейные, 2–4 мм шириной, с округлыми пазухами, слабо заметной централь-

ной жилкой и многочисленными сложными веточками ограниченного роста. Шипики веточек клиновидные или изогнутые.

Экология. Встречается на глубине 1–10 м под пологом ламинариевых водорослей в прибойных местообитаниях.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Приазиатский широкобореально-субтропический вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний. Растению присущи сложно детерминированный рост и образование слоевища с достаточно сложной морфологией.

Распространение до 1970 г. Неизвестно. Распространение до 1991 г. До начала 90-х гг. отмечался в районе сопок Никольская и Мишенная, а также у входа в бухты Раковая и Богатыревка. Современное распространение. Встречается очень редко в выбросах у м. Маячный.

Экологическая и тератологическая изменчивость. В условиях органического загрязнения боковые ветви становятся шире, исчезают дополнительные боковые выросты, придающие виду своеобразный облик.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид. Исчезает по мере суживания пояса растительности.

***Odonthalia setacea* (Rupr.) Perest. — Одонтолия щетинковидная**

Перестенко, 1994: 182, табл. XI, 12; XXXIII, 8; XLVII, 4; Клочкова, 1996а: 144, рис. 194, в. — *Atomaria setacea* Ruprecht, 1850: 23.

Описание. Мягкие плоские поочередно разветвленные кустики до 40 см высотой. Главная ось и боковые ветви первого порядка в основании сдавленно-цилиндрические или вальковатые, у вершины плоские, до 2 мм шириной. Сложные веточки ограниченного роста с шиловидными шипиками 2–3 порядков, часто слегка завернутые вовнутрь, образующие подобие щитка.

Экология. Сублиторальный, встречается совместно с предыдущим видом.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Тихоокеанский широкобореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. Встречался у входных мысов, редко в горле губы, указывался также в районе бух. Моховая. Современное распространение. Редко у входных мысов в горле губы.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Odonthalia dentata* (L.) Lyngb. — Одонтолия зубчатая**

Перестенко, 1994: 185, табл. XI, 15–18; XLV, 1–2; Клочкова, 1996а: 245, рис. 194, г. — *Atomaria dentata* (L.) Lyngb., Ruprecht, 1850: 17–20.

Описание. Плоские, пленчатые кустики до 20 см высотой, разветвлены попеременно на длинные ветвящиеся и короткие простые, зубчатые или ширококлиновидные веточки ограниченного роста. Ветви до 4,2 мм шириной, с узким ребром прослеживающимся в ветвях двух первых порядков. Ветви последних порядков строго поочередные, сближенные. Репродуктивные органы образуются на специальных адвентивных веточках в пазухах ветвей ограниченного роста.

Экология. Как у предыдущего вида.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Арктическо-бореальный вид с изоморфной сменой поколений. Многолетний.

Распространение до 1970 г. Не указывался. Распространение до 1991 г. В районе сопки Мишенная, в бух. Моховая у м. Казаки в горле губы. Современное распространение. Редко встречается у входных мысов горла губы.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Стеносапробный вид.

***Odonthalia kamtschatica* (Rupr.) J. Ag. — Одонтолия камчатская**

Перестенко, 1994: 185; Клочкова, Березовская, 1997: 30, рис. 2.9. — *Atomaria kamtschatica* Ruprecht, 1850: 22.

Описание. Кустики до 20 см длиной, ветви плоские, попеременные, сближенные, до 3 мм шириной. В нижней части слоевища они более узкие, с заметным ребром. Пазухи ветвей округлые. Ветви ограниченного роста 2–3 порядков, клиновидные с шипиками. Цистокарпы овальные, снабжены шпоровидным отростком, собраны группами, развиваются на специальных веточках-пролификациях основных ветвей или в пазухах.

Экология. Как у предыдущего вида.

Хорологические особенности и биологические характеристики. Азиатский высокобореальный вид. Характеризуется изоморфной сменой поколений. Многолетник. Старые растения в конце вегетации обычно имеют богатую эпифлору и эпифауну. Сам часто поселяется среди ризоидов ламинарий или как эпифит на черешках *Thalassiophyllum*.

Распространение до 1970 г. Типовой образец вида собран во внутренней части Авачинской губы. Распространение до 1991 г. Встречался повсеместно в местах сохранения ламинариевых сообществ, даже в районе сопки Мишенная. Особенно часто встречался в горле губы. Современное распространение. Сохраняется у мысов, во внутренней части повсеместно исчез.

Экологическая и тератологическая изменчивость. Не отмечена.

Отношение к загрязнению. Олигосапробный вид.

ГЛАВА 4

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ И ЕЕ АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ

Водоросли-макрофиты, произраставшие ранее в Авачинской губе, формировали пышный растительный покров. Судить о том, каким он был, по современному состоянию макрофитобентоса практически невозможно, поскольку к настоящему времени он претерпел сильные деструктивные изменения, а на некоторых участках побережья практически полностью разрушен. Поэтому описание естественной, не нарушенной растительности Авачинской губы нами сделано на основании:

- сведений из публикаций, содержащих описание растительного пояса вдоль ее побережья и особенностей распределения и экологии массовых видов;
- материалов гидробиологической экспедиции ИБМ, проходившей, как уже указывалось ранее, при участии одного из авторов в 1970 г.;
- эстраполяции данных, полученных при проведении альгологических съемок в соседних с губой районах, имеющих сходные с ней условия.

При описании исходной растительности Авачинской губы учитывались особенности экологии, биологии и ценотической роли видов в соседних с ней районах. Из многих районов Авачинского залива в качестве близкого к губе аналога была выбрана расположенная в непосредственной близости от нее бух. Вилючинская. Эта бухта фиордового строения, глубоко врезана в берег, имеет узкий вход в залив, разнообразные типы грунтов и прибойность. Ее центральная часть, как и центральная часть Авачинской губы, глубоководная, а участки на выходе, как и в губе, мелководны. Кутовая часть бухты испытывает сильное распреснение стоком р. Вилючинская. Кроме того, здесь наблюдается циклонический круговорот приливно-отливных водных масс, аналогичный таковому в Авачинской губе. Это дает основание считать, что формирование растительности, сезонные изменения фитоценозов, сроки вегетации разных видов и сроки их размножения в этих акваториях во многом совпадают.

Возможно, что при выделении некоторых литоральных и сублиторальных ассоциаций были допущены некоторые неточности и упущения. Тем не менее с огромной долей уверенности можно говорить, что приведенное ниже описание соответствует картине подводного мира, существовавшего в Авачинской губе до вторжения в ее экосистему человека. Оно позволяет в общих чертах представить, как выглядела растительность Авачинской губы до тех пор, пока не стала испытывать антропогенного воздействия.

Изучение процессов антропогенной трансформации растительности основано на результатах сравнительного анализа материалов фитоценотических съемок, проводившихся в течение всего периода наших исследований с 1987 до 1999 г. Объем фитоценотических исследований в разные годы был разным. Наиболее полном виде альгофлористические съемки проводились в 1990, 1991, 1994 и 1997 гг. В эти годы растительный пояс обследовался вдоль всего побережья Авачинской губы по всей его ширине с помощью стандартных гидробиоло-

ических методов. В литоральной зоне шельфа сбор проб сопровождался регулярной фотосъемкой. В 1997 г. у восточного побережья губы наряду со сбором макрофитобентоса в сублиторальной зоне шельфа была проведена подводная видеосъемка.

4.1. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ НА ЛИТОРАЛИ

Распределение водорослей на литорали определяется множеством факторов: рельефом дна, механическим составом грунтов, гидрологическим и гидрохимическим режимами, освещенностью, соленостью и др. Изменение экологических факторов с глубиной и вдоль побережья определяет различия в вертикальном и горизонтальном распределении водорослей. При кажущейся пестроте и мозаичности водорослевых поселений их расселение на литорали имеет определенную закономерность, поскольку разные виды макрофитов достаточно жестко приурочены к определенным биотопам и растительным группировкам.

В береговой зоне Авачинской губы четко различаются биотопы аккумулятивных, абразионных и аккумулятивно-абразионных участков морского дна. Биотопы аккумулятивных участков характеризуются преобладанием мягких грунтов, представленных мелкозернистыми донными осадками (песками, алевритами, пелитами), малопригодными для обитания прикрепленных форм растений и сидячих животных. Для таких участков типичны закапывающиеся в грунт виды животных и заросли морских трав, имеющих хорошо развитую корневую систему.

Биотопы абразионных и абразионно-аккумулятивных участков морского дна отличаются разнообразием грунтов. В Авачинской губе преобладают участки со скальными и малоподвижными крупнообломочными (глыбы, валуны, гальки) грунтами. Они, напротив, благоприятны для прикрепления водорослей и сидячих животных. Фитоценозы аккумулятивных участков занимают крупные площади дна и располагаются вдоль берега хорошо выраженными поясами. На абразионных и абразионно-аккумулятивных участках наблюдается значительное разнообразие небольших по площади растительных группировок и их пестрое, мозаичное распределение.

Биотопы абразионных и аккумулятивных участков морского дна различаются между собой по гидродинамическим условиям. Следуя широко распространенной практике описания биоценозов, свойственных неоднородным по прибойности участкам побережья, далее мы будем придерживаться принятого в морской гидробиологии понятия «биономический тип литорали» (Гурьянова и др., 1930; Кусакин, 1961, 1976; Кусакин, Иванова, 1978; и др.). В соответствии с общепринятой схемой деления литорали на биономические типы для Авачинской губы мы выделяем три следующих типа: I – открытый или слабо защищенный от прибоя морской берег; II – умеренно и слабо прибойный берег; III – закрытый, защищенный от прибоя лагунный берег.

Литоральная зона Авачинской губы по различиям в составе грунтов и прибойности представлена девятью типами экотопов: песчаная прибойная, каменис-

тая прибойная, скалистая прибойная, песчаная полуприбойная, щебенистая полу-прибойная, валунная и каменная полуприбойная, скалистая полуприбойная. песчаная и илесто-песчаная, песчано-гравийная и щебенистая. Наибольшее распространение в губе имеют валунная и каменная литораль полузащищенных участков и песчаная полуприбойная литораль. Значительный по протяженности участок представлен лагунным типом литорали. Скалистые прибойные и полу-прибойные участки литорали составляют менее 5% общей длины осушной зоны.

Ниже описываются наиболее характерные особенности состава и структуры литоральной и sublиторальной растительности Авачинской губы, развивающейся на различных типах побережья.

I. Открытый или слабо защищенный от морского прибоя берег. Характеризуется довольно высокой прибойностью (I-II степень по классификации Е.Ф. Гурьяновой с соавторами, 1930). К нему можно отнести все побережье горла Авачинской губы, южную и открытую часть побережья п-ова Завойко, участок побережья, примыкающий к м. Казак. Литоральная зона в районах, отнесенных к этому биономическому типу, представлена разнообразными грунтами: скалистыми, валунными, валунно-глыбовыми, галечно-валунными, галечно-песчаными и песчаными. Скалистые участки побережья в основном пологие. Иногда они имеют сильное и даже отрицательное склонение. Рельеф пологих скалистых платформ обычно рассеченный или слаборассеченный.

Песчаная прибойная литораль встречается в горле губы во внутренних частях небольших бухточек или пляжных карманов, расположенных между скалистыми мысами. Песчаные грунты чередуются с гравийными и мелкогалечными. Галечно-гравийную смесь нередко подстилает песок. Верхние слои таких грунтов находятся в непрерывном движении. Фауна этих районов всегда чрезвычайно бедна, макрофитобентос полностью отсутствует. На редких глыбах и валунах, встречающихся среди подвижных грунтов, в верхнем горизонте литорали отмечались представители рода *Urospora* с примесью *Ulothrix*, *Gloiopeltis furcata*, куртницы *Analipus filiformis*, корки *Ralfsia fungiformis*, во втором и третьем горизонтах - *Melanosiphon intestinalis* и разные виды рода *Porphyra*.

В условиях антропогенного загрязнения такие скудные водорослевые поселения подвергаются быстрой деградации. Первыми исчезают многолетние виды родов *Analipus* и *Ralfsia*, почти одновременно с ними или даже раньше пропадает *Gloiopeltis furcata*. Остальные виды-эфемеры сокращают свое присутствие, особенно по времени вегетации. Так, сообщество *Urospora* и *Ulothrix* в таких районах можно найти только весной и в первой половине лета, а *Porphyra* и *Melanosiphon* только с середины лета до начала осени. Летом к указанным видам добавляется *Enteromorpha*. Со временем она целиком замещается *Melanosiphon*.

Каменная прибойная литораль. Присутствует там, где скалистый берег не подходит непосредственно к воде, а отделен от него валунно-глыбовыми россыпями, занимающими всю осушную зону или большую ее часть. Такие типы берегов встречаются в горле губы, у п-ова Крашенинникова, кое-где у п-ова Завойко, у м. Сигнальный.

В первом горизонте литорали на таких участках побережья развиты гравийные или песчаные грунты с редкими валунами, имеющими растительность, аналогичную описанной выше. К *Urospora* и *Ulothrix* добавляются *Capsosiphon groenlandica*

и красная нитчатая *Bangia atropurpurea*. В теплое время можно было встретить камни, покрытые налетом, образованным зеленой водорослью *Codiolum gregarium*.

В среднем горизонте каменистой прибойной литорали растительность более разнообразная. Ее составляли *Analipus japonicus*, развивавшийся у верхней границы горизонта, а также *Chordaria flagelliformis*, *Sphaerotrichia divaricata*, *Petalonia tascia* или *P. zosterifolia*, занимавшие нижний этаж этого горизонта.

В нижнем горизонте каменистой литорали отдельными куртинами встречались *Fucus evanescens*, *Chordaria flagelliformis* и *Palmaria stenogona*. Обычно они располагались на вершинах уплощенных крупных валунов. Следует заметить, что на литорали этого типа была чрезвычайно распространена красная пластинчатая водоросль *Palmaria*. Она образовывала здесь плотные заросли, которые распространялись с нижней литорали глубоко в sublиторальную зону. В нижнем горизонте литорали в растительность мозаично включались *Polysiphonia urceolata*, *Pterosiphonia bipinnata*, *Neorhodomela oregona*, *N. larix*, *Rhodomela tenuissima*, *Halosaccion firmum*, *Devaleraea microspora* и др. Азонально здесь же могли быть распространены *Scytosiphon lomentaria*, виды рода *Acrosiphonia*, некоторые ульвовые (*Ulva fenestrata*, *Enteromorpha*, *Blidingia*) и корковые (*Phaeophyta* и др.).

На валунно-каменистой литорали обычными видами среднего и нижнего горизонтов являлись представители *Porphyra*. Здесь встречались облигатные и факультативные виды-эпифиты: *Saundersella simplex*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Kornmannia zostericola*, *Monostroma crassidermum*, *M. grevillei* и др. Известковые багрянки на каменистой прибойной литорали были развиты слабо. Наибольшее распространение среди кораллиновых имел *Clathromorphum loculosum*. Количество видов в таких местообитаниях могло превышать 40 наименований. Из-за сильной расчлененности рельефа пояса водорослей были плохо выражены. Распределение водорослей носило мозаичный характер. Общее проективное покрытие дна было менее 50%.

В условиях загрязнения этот тип сообществ сохраняется достаточно долго. Большинство видов постепенно снижают свою ценотическую роль и замещаются зелеными *Blidingia*, *Enteromorpha*, *Acrosiphonia*. Наиболее устойчивыми к загрязнению являются *Fucus* и *Palmaria*. Они сохраняются в мезо- и полисапробных условиях. В гиперсапробных условиях первой исчезает *Palmaria*.

Скалистая прибойная литораль. Занимает незначительные по сравнению с общей длиной побережья участки. Приурочена к местам, где крутые скалы подходят вплотную к берегу и опускаются в море пологими платформами или валунно-глыбовыми россыпями. Особый тип скалистой литорали в Авачинской губе представлен пологими участками, образованными относительно небольшими плотно сомкнутыми плоскими валунами, напоминающими булыжные мостовые. Такой тип литорали характерен для м. Жукова. У мысов Вилкова и Казак и южного берега п-ова Завойко расположены высокие останцы, принимающие на себя удары волн и гасящие силу прибоя. Классический образец скалистой прибойной литорали — литораль кекуров Три Брата и Бабушкин Камень.

Растительность таких участков побережья наиболее разнообразна как по количеству водорослевых ассоциаций, так и по слагающим их видам. Для прибойных районов побережья характерно поднятие растительности высоко в супралитораль — зону заплесков и брызг. При этом растительность отвесной и пологой литорали имеет свои особенности.

В супралиторали на вертикальных поверхностях скал был развит пояс смешанных зарослей *Prasiola borealis* и *Rosenvingiella constricta*. Последний вид в

Авачинской губе, судя по всему, встречался гораздо реже. На кекурах этот пояс распространялся на несколько метров вверх и местами даже смешивался с ампулярной растительностью скал, образованной сосудистыми растениями. У нижней границы пояса в заросли *Prasiola*+*Rosenvingiella* вклинивались нитчатые зеленые водоросли, а в холодное летнее время — багрянка *Bangia*.

В верхнем горизонте скалистой прибойной литорали повсеместно развивалась монодоминантная ассоциация *Gloiopeltis furcata* с высокой, до 100%, плотностью зарослей. У нижней границы в пояс *Gloiopeltis* вклинивались корковые *Analipus filiformis* и *Ralfsia fungiformis*, а иногда *Lithoderma fatiscens*. Здесь же небольшими вкраплениями развивались *Melanosiphon intestinalis* и пластинки *Porphyra*. Все перечисленные представители первого горизонта литорали имеют небольшие размеры и высокую плотность поселения. На отвесных отрицательно склоненных поверхностях скал, подверженных сильному прибою, в Авачинской губе повсеместно развивались красная корковая *Hildenbrandtia prototypus* и короткие плотно сомкнутые нити *Meilodiscus spetsbergensis* и *Rhodochorton purpurea*.

В среднем горизонте скалистой прибойной литорали самыми распространенными видами были представители родов *Devaleraea* и *Halosaccion*. Наибольшее распространение среди них имел *Halosaccion hydrophorum*. Он формировал монодоминантную ассоциацию, которая включала в свой состав эпифиты *Monostroma crassidermum* и *M. grevillei* и эндофитные зеленые водоросли. В среднем горизонте литорали, кроме того, встречались представители рода *Acrosiphonia* и зеленые ульвовые водоросли, из бурых — *Melanosiphon intestinalis*, *Scytosiphon lomentaria*, *Analipus japonicus*.

Fucus evanescens в таких местообитаниях встречался гораздо реже, обычно с подветренной стороны каменных глыб и кекуров. Его заросли были сильно разрежены, защищены растениями не старше 3–5-летнего возраста. На участках скалистой литорали, защищенных от сильного волнения, он увеличивал свое присутствие. Так, на пологой «булыжной» литорали у м. Жукова пояс фукуса имел высокие показатели проективного покрытия и сложную ценогическую структуру. Среди багрянок встречались гигартиновые *Mazzaella phyllocarpum* и *Mastocarpus ochotensis*. Они формировали плотные поселения в выбоинах и углублениях скалистого грунта, распространялись по его трещинам и по проточным желобам.

На скалистой прибойной литорали были распространены известковые багрянки: членистые *Bossiella cretacea*, *Corallina pilulifera* и *C. frondescens* и корковые *Clathromorphum* и *Lithothamnium*. В горле губы, у кекуров Три Брата, встречались почти все известные для морей Дальнего Востока виды этого рода *Clathromorphum circumscriptum*, *C. compactum*, *C. loculosum* и *C. nereostratum*. Наиболее распространенными среди них были *C. loculosum* и *C. circumscriptum*. Они относятся к азональным видам и могут встречаться во всех горизонтах литорали: в литоральных ваннах первого горизонта и в сублиторальной кайме на сильном прибое — там, где прослеживается скользящее действие волн. Так, в протоках между выступающими из воды глыбами *Clathromorphum* и *Lithothamnium* формировали сплошной бело-розовый покров.

Многие из перечисленных выше представителей флоры опускались в нижний горизонт скалистой прибойной литорали. Дополнительно здесь встречались виды, приуроченные к нижнему горизонту: *Chordaria flagelliformis*, *Petalonia fasciata*, *Kurogiella saxatilis*, *Porphyra miniata*, *Halosaccion firmum*, *Palmaria stenogona*, *Polysiphonia urceolata*, *Pterosiphonia bipinnata* и др. Они формировали узкие самостоятельные или смешанные пояса. В прибойных местообитаниях на скалистой

литорали развивалась также карликовая сидячая форма *Laminaria bongardiana* и ювенилы *Alaria*.

Специфическую картину представляло население литоральных ванн. Большие ванны вдоль побережья Авачинской губы отсутствуют. В небольших неглубоких ванночках развивались разные виды: практически все известные для Авачинской губы представители *Urospora* и *Acrosiphonia*, разнообразные ульвовые водоросли, *Scytosiphon lomentaria*, *Melanosiphon intestinalis*, *Delamarea attenuata*, карликовые формы ламинариевых. Из красных водорослей в ванночках встречались *Peyssonnelia pacifica*, *Neorhodomela* и др.

Общее количество видов, встречавшихся на участках скалистой прибойной литорали, превышало 50, включая очень редкие виды, сезонные эфемеры, эпифиты и эндофиты.

При загрязнении первыми из сообщества этого типа литорали исчезают членистые кораллиновые и гигартиновые. Вслед за ними *Kurogiella*, *Peyssonnena*. Дольше всех сохраняют свое присутствие пальмариевые, *Pterosiphonia bipinnata*, ювенилы *Alaria* и *Laminaria*. Со временем они замещаются представителями рода *Enteromorpha* и поясом мидий.

II. Умеренно и слабо прибойный берег. Характеризуется умеренной прибойностью (III степень по классификации Гурьяновой и др., 1930). К нему принадлежит большая часть участков восточного побережья, район бух. Турпанка, побережье п-ова Крашенинникова со стороны, обращенной к открытой части губы, а также участок побережья, примыкающий к северному входному мысу бух. Крашенинникова.

В литоральной зоне этого биономического типа представлены разнообразные грунты — как жесткие, так и мягкие. Характерной особенностью побережья является широкое распространение щебенистых и галечно-щебенистых грунтов, встречаются и скалистые осыпи. Скалистые участки литорали крайне редки.

Песчаная полуприбойная литораль. Характерна для ряда районов внутренней части губы, бухт Моховая, Сероглазка, Большая и Малая Лагерные, Турпанка, района городского пляжа, а также южной и центральной части п-ова Завойко. Общая протяженность этих участков достаточно велика. На песчаных грунтах заросли водорослей отсутствовали. Но на валунах и камнях, встречающихся среди песка, росли сезонные эфемеры: зеленые нитчатые водоросли *Ulothrix* и *Urospora*, а также *Acrosiphonia*, *Blidingia*. В теплую половину года здесь развивались *Melanosiphon intestinalis*, *Petalonia fascia*, *Porphyra abbottae*, *Porphyra ochotensis*. Обычным видом на одиночных камнях и валунах (особенно летом) была *Enteromorpha*.

Щебенистая полуприбойная литораль. Встречается в бухтах, примыкающих к кутовой части губы (Моховая, Сероглазка, Турпанка, Крашенинникова). Эти участки небольшие по протяженности. Щебенистый грунт подстилается заиленным песком, обломками раковин. Из-за слабого прибоя не происходит интенсивного перекачивания обломочного материала, что дает возможность растениям закрепляться на грунте. Однако литоральная флора таких участков обеднена. Обогащению флоры способствует присутствие крупнообломочного материала, валунов и неокатанных камней.

На этих участках побережья могли встречаться *Ulothrix flacca* и *U. pseudoflacca*. В верхнем горизонте литорали они покрывали камни сплошным зеленым наеле-

том. В среднем горизонте могли встречаться эктокарповые водоросли из родов *Pylaiella* и *Ectocarpus*. Весной обильно развивались эпилитные диатомовые водоросли. Для этого биотопа было характерно развитие *Chaetomorpha linum*, *Rhizoclonium implexum*, разных видов *Acrosiphonia*, ульвовых водорослей, иногда к ним добавлялся *Fucus evanescens*.

В нижнем горизонте щебенистой литорали росли *Palmaria stenogona*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Chordaria flagelliformis*, ульвовые и некоторые другие виды. На границе литоральной и sublиторальной зон ограниченное развитие имела *Alaria*. Флора этого биотопа была небогата видами. Их общее количество не превышало 20–25, включая сезонных эфемеров и микроскопических представителей. Проективное покрытие таких участков в разные сезоны колебалось от 20 до 35–40%.

В условиях загрязнения этот вид сообщества разрушается очень быстро, главным образом из-за поступления в литораль илесто-песчаных наносов и замывания щебня. После исчезновения водорослей дно чаще всего остается незаселенным.

Валунная и каменистая полуприбойная литораль. Имеет достаточно широкое распространение на участках побережья, прилегающих к входным мысам бухт Крашенинникова и Сероглазка. Валунно-каменистая литораль тянется у побережья вдоль сопок Никольская и Мишенная, местами вдоль побережья бух. Раковая (со стороны п-ова Завойко).

Растительность этого биотопа была достаточно разнообразной. В первом горизонте литорали в весеннее время здесь встречались *Blidingia*, *Capsosiphon*, *Urospora*, очень редко *Gloiopeltis furcata*, в летнее и осеннее время — *Porphyra abbottae*, *P. ochotensis* и редкие корки сине-зеленых водорослей.

В среднем горизонте, особенно в его нижнем этаже, растительность была очень разнообразной. Здесь произрастали многие зеленые водоросли с пластинчатым и нитчатым строением: *Kornmannia*, *Enteromorpha*, *Monostroma*, *Ulva*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Rhizoclonium* и др. Среди бурых водорослей самым распространенным видом был *Fucus evanescens*. На таких участках он формировал широкий, хорошо выраженный пояс с очень высоким проективным покрытием, до 60–70%. *Fucus* имел богатую эпифлору: *Laminariocolax tomentosum*, *Pylaiella littoralis*, *P. varia*, *Kornmannia*, *Monostroma* и др. В защищенных участках побережья его основную биомассу составляли растения пятого–седьмого годов жизни.

В поясе *Fucus* встречались также *Sphaerotrichia divaricata*, *Analipus japonicus*, *A. filiformis*, *Ralfsia fungiformis*, *Coilodesme bulligera*, *Melanosiphon intesnalis* и *Acrosiphonia duriuscula*. Последний вид на каменистой литорали имеет азональное распределение. Он часто смешивается с неприкрепленными нитями *Ulothrix* и *Urospora*. Из багрянок такие местообитания благоприятны для *Dumontia contorta*, *Corallina pilulifera*, *Neodilsea yendoana*, *N. natashae*, *Devaleraea microspora*, *Rhodomela tenuissima*. Перечисленные виды во флоре юго-восточной Камчатки не являются массовыми. Вероятность их нахождения наиболее велика именно на таких полузащищенных валунно-каменистых участках литорали. Наряду с указанными видами могли также встречаться *Halosaccion firmum* и *H. hydrophorum*. Их значение в структуре растительного покрова таких биотопов незначительно, хотя в Авачинской губе они являлись достаточно массовыми.

В нижнем горизонте литорали фукус, вероятно, не встречался. Наиболее массовыми здесь были *Chordaria flagelliformis*, *Petalonia fascia*, *Porphyra miniata*, *P. pseudolinearis*, *Palmaria stenogona*, *Polysiphonia urceolata* и *Pterosiphonia bipinnata*.

Они формировали пояса или куртины. Обычным элементом флоры каменистой литорали являлись также корковые багрянки: кораллиновые водоросли и представители родов *Hildenbrandia* и *Peyssonnelia*. Они обволакивали мелкие камни, крупную гальку. Представители обоих родов имели азональное распространение и встречались в среднем и нижнем горизонтах литорали и в сублиторальной кайме. Общее количество видов на каменистых участках литорали превышало 50. Проективное покрытие, в зависимости от уклона дна, размеров валунов и их скученности, достигало 70–80%. На некоторых участках полузащищенной литорали могло наблюдаться вытеснение обычной растительности корковыми кораллиновыми и бентосными животными, главным образом усонгими раками и мидиями.

Растительность описываемого типа литорали наиболее стабильна. Ее разрушают только очень сильные залповые выбросы загрязняющих веществ или длительное хроническое загрязнение. Трансформированные остатки этих сообществ еще сохраняются у п-ова Завойко со стороны бух. Большая Лагерная.

Скалистая полуприбойная литораль. Не имеет широкого распространения в Авачинской губе. Такие участки побережья, как правило, являются продолжением скалистых, уходящих под воду мысов. Они представляют собой крупноглыбовый навал, обломки скал или небольшие пологие платформы. Встречаются с северной стороны п-ова Завойко, у м. Сероглазка, м. Казак, на кекурах внутренней части губы. К смешанному типу прибойной и полуприбойной литорали можно отнести часть скалистых участков в горле губы, защищенных от прямого волнового воздействия.

Этот тип литорали являлся наиболее богатым по составу флоры и разнообразным по структуре растительности. В супралиторали и в верхнем этаже верхнего горизонта литорали росла *Prasiola*. Ниже ее пояса развивался плотный пояс *Gloiopeltis furcata*, для которого такой биотоп является наиболее благоприятным. На скалистых участках, увлажняемых подтоком пресных вод, встречались *Rhizoclonium*, *Urospora*, в затененных увлажняемых трещинах и проточных желобах — *Hildenbrandia prototypus*. Они, так же как *Prasiola*, могли подниматься высоко в супралитораль. Ниже пояса *Gloiopeltis* на границе между верхним и средним этажами росли *Analipus filiformis*, *Melanosiphon intestinalis*, *Ralfsia fungiformis*, *R. verrucosa*.

В среднем горизонте основу растительности составлял *Fucus evanescens*. У юго-восточной Камчатки на таких участках побережья он формирует самые продуктивные заросли. На отдельных площадках скалистого грунта его проективное покрытие достигало 100%. Между пятнами фукуса встречалось большое количество разных по таксономической принадлежности красных и бурых водорослей. Заметные скопления образовывали также зеленые *Chaetomorpha melagonium*, *C. linum*, разные виды *Acrosiphonia*, *Kornmannia*, *Monostroma*, *Enteromorpha*.

Пологие скалистые участки часто избилуют небольшими углублениями грунта, литоральными ванночками, которые иногда почти сплошь зарастали водорослями. Это могли быть гигартиновые, родомеловые и кораллиновые водоросли с редкими для флоры Камчатки видами-эпифитами *Leathesia difformis* и *Soranthera alvodea*. Из бурых водорослей здесь наряду со *Scytosiphon lomentaria*, *Melanosiphon intestinalis*, *Pylaiella*, *Ectocarpus*, *Analipus japonicus*, *Ralfsia fungiformis* встречались *Sphaerotrichia divaricata*, *Delamarea attenuata*, *Halothrix lumbricalis*. Вполне возможно, на таких участках в Авачинской губе раньше произрастала *Sphacelaria arctica*.

На участках с выровненным микрорельефом перечисленные виды могли встречаться как структурные элементы сообщества фукус и как самостоятельные доминанты фитоценозов. Изменяя свою ценогическую роль, они формировали различные ассоциации и образовывали очень мозаичный растительный покров. Значительная роль в формировании сообществ фитобентоса среднего горизонта принадлежала также *Halosaccion hydrophorum*. Другие пальмариевые водоросли встречались здесь в меньших количествах.

Для нижнего горизонта скалистой умеренно и слабоприбойной литорали характерно поясное распределение водорослей. Основные пояса формировали *Petalonia fascia*, *Kurogiella saxafilis*, *Chordaria flagelliformis*, *Palmaria stenogona* и виды рода *Porphyra*, из которых наиболее распространенными были *P. miniata* и *P. variegata*. У нижней границы полуприбойной скалистой литорали обычно развивался смешанный пояс *Alaria marginata* и *Laminaria bongardiana* с присутствием багряных водорослей сублиторальной каймы *Neodilsea yendoana*, *N. natashae*, *Dilsea socialis*, *Dumontia contorta*, *Polysiphonia urceolata*, *Pterosiphonia bipinnata*, *P. hamata*, *Neorhodomela oregona*, *N. larix*, *Odonthalia kamtschatica* и др.

Для скалистой полуприбойной литорали характерно развитие корковых водорослей. Несмотря на то что их продуктивность очень мала, они выполняют важнейшую функцию стабилизации структуры растительности. Корковые водоросли сглаживают неровности грунта и чисто механически препятствуют сильному заилению и массовому развитию колониальных донных диатомовых, которые ослизняют субстрат. После исчезновения под воздействием загрязнения кораллиновых появлений диатомовой слизи способствовало заилению грунта, поскольку на ней удерживались оседающие мелкодисперсные частицы грунта и детрита. Это препятствовало развитию спор макрофитов и обрастанию субстрата.

Среди кораллиновых в нижних горизонтах литорали и в сублиторальной кайме встречались практически все виды *Clathromorphum*, а также *Phymatolithon lithothamnion*. Членистая кораллиновая водоросль *Corallina*, которая характеризуется азональным распределением, росла во всех горизонтах литорали, была обильной в литоральных ваннах и в сублиторали. *Bossiella cretacea* развивалась в основном в сублиторали.

Флора скалистых полуприбойных участков литорали характеризовалась наибольшим биоразнообразием. Общее количество видов вместе с сезонными эпифитами, эпизодически появляющимися представителями флоры, микроскопическими эпифитами и эндофитами составляло более 60. Проективное покрытие дна на таких участках в разные сезоны колебалось от 40 до 80% и более.

В настоящее время в гирле Авачинской губы эти сообщества практически разрушены. Во внутренней части они претерпели значительную трансформацию. Их первоначальный видовой состав сократился до 6–8 видов. Местами еще сохраняют свою доминантную роль *Fucus evanescens* и *Analipus japonicus*, но в основном они заместились зелеными водорослями.

III. Закрытый, защищенный от прибоя лагунный берег. Характеризуется слабой прибойностью (VI степень прибойности). К этому типу побережья относится большой по протяженности эстуарный участок кутовой части Авачинской губы, внутренние районы бухт Раковая и Крашенинникова. Характерной особенностью этого биономического типа побережья является пологость дна и опреснение. Грунты этих районов представлены заиленными песками с примесью щебня и гравия. Очень редко встречаются одиночные камни и валуны. Растительность таких биотопов несравненно беднее, чем остальных.

Песчаная и илесто-песчаная литораль. Здесь безраздельно господствовали эвморниковые, которые в сублиторали этих районов формировали огромные по площади подводные луга. Доминировала *Zostera marina*, к ней примешивались *Zostera nana* и *Potamogeton*. Весенними эпифитами *Zostera* были *Ectocarpus confervoides*, *Kormmannia zostericola*, к осени появлялись *Petalonia fascia*, *Halothrix lambricalis*. Среди кустов *Zostera* встречался *Stictyosiphon tortilis* и в изобилии *Ulva fenestrata* и *Ulvaria splendens*. Иногда на опресняемых участках литорали, на редких камнях, встречалась *Percursaria percursa*.

Песчано-гравийная и щебенистая литораль. Основной аспект растительности представляли зеленые ульвовые водоросли, особенно *Enteromorpha*, и бурые эвкарповые. Часто сюда сносились неприкрепленные или оторванные от грунта водоросли, особенно зеленые. Очень редко попадались одиночные молодые кустики *Fucus*.

Общее количество видов, встречающихся на литорали Авачинской губы, ранее могло достигать 90–100 видов. Наиболее богатый состав имела флора каменистых и скалистых участков полуприбойной литорали. Самая значительная структурообразующая роль принадлежала видам родов *Gloiopeltis*, *Analipus* и *Urospora*, образующим основу растительности верхнего горизонта. *Fucus evanescens* составлял основной фон растительности среднего горизонта. *Chordaria flagelliformis*, *Petalonia fascia* и *Palmaria stenogona* повсеместно являлись доминантами растительности нижнего горизонта. Наиболее продуктивные и устойчивые сообщества макрофитобентоса формировались в основном многолетними видами, что обеспечивало устойчивость литоральных фитоценозов.

Плотность зарослей и биомассы водорослей в Авачинской губе были близки показателям, наблюдающимся ныне в соседних с ней районах. Можно предполагать, что биомасса *Fucus evanescens* на валунных и скалистых прибойных участках достигала 7–10 кг/м², а на валунных и скалистых полуприбойных участках — 15 кг/м². Биомасса остальных видов судя по данным, известным для Авачинской губы (1970 г.) и бух. Саранная (1993–1996 гг.), могла достигать следующих максимальных значений (г/м²): *Chaetomorpha linum* — 150; *Urospora penicilliformis* — 180; *Acrosiphonia duriuscula* — 3700; *Enteromorpha linza* — 4000; *Ulva fenestrata* — 2900; *Pylaiella littoralis* — 240; *Chordaria flagelliformis* — 18300; *Analipus japonicus* — 4270; *Petalonia fascia* — 2630; *Melanosiphon intestinalis* — 920; *Scytosiphon lomentaria* — 3700; *Fucus evanescens* — 10500; *Porphyra abbottae* — 3600; *Corallina pilulifera* — 3200; *Gloiopeltis furcata* — 170; *Mastocarpus ochotensis* — 2000; *Devaleraea compressa* — 4000; *Halosaccion hydrophorum* — 4600; *Palmaria stenogona* — 2800; *Pterosiphonia bipinnata* — 2300; *Neorhodomela larix* — 6500.

4.2. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВОДОРОСЛЕЙ В СУБЛИТОРАЛИ

Первостепенное значение для развития водорослей в сублиторальной зоне шельфа имеют субстрат и макрорельеф. Большинство водорослей предпочитает скалистые и глыбово-валунные грунты. Мелковалунные и каменистые грунты

заселяются ими на участках побережья, имеющих отлогий берег и низкую прибойность. Высокая изрезанность макрорельефа ослабляет волновое воздействие и способствует массовому произрастанию водорослей. У спрямленного берега широкая полоса мелкогалунного дна, приходящаяся на зону разрушения волн, остается обычно незаселенной. У приглубых берегов распространение макрофитобентоса в глубину определяется наличием жестких грунтов. Участки сублиторального дна, представленные твердыми грунтами, составляют не более 35% общей длины побережья Авачинской губы.

Прибойная и полуприбойная сублитораль с мелкогалунными и галечными грунтами. Распространена в горле и во внутренней части губы у западного и восточного побережий. Основу ее растительности составляли корковые багрянки: *Peyssonnelia* и представители кораллиновых. *Peyssonnelia* часто встречалась совместно с *Ralfsia verrucosa*. В верхнем горизонте сублиторали до глубин 2–3 м сообщество с доминированием этих видов, как правило, отсутствовало. Оно появлялось с глубин 3–5 м. Помимо корковых в донной растительности таких участков встречались эндозоиды гидроидов – представители акрохетиевых водорослей и мелкие багрянки: *Pterosiphonia hamata*, *Pleonosporum kobayashi*, *Ptilota filicina*, а также зеленая *Ulva fenestrata* и пальмариевые *Palmaria stenogona*, *Halosaccion firmum*, *Devalerae microspora*. Из животных здесь доминировали морские ежи и усонogie раки. Ламинариевые формировали пояса разной ширины вдоль более защищенных участков берега. У нижней границы фитали обычно встречался *Agarum*. Самой распространенной формой *L. bongardiana* была f. *subsessilis*.

Прибойная и полуприбойная сублитораль с каменистыми и скалистыми грунтами. Встречается около мысов, ограничивающих многочисленные бухты, вокруг кекуров и в горле губы. На этих участках основная структурная и продукционная роль принадлежала ламинариевым водорослям. В исходной флоре Авачинской губы встречались все известные для юго-восточной Камчатки представители порядка Laminariales, за исключением *Cymatheraea*. Однако роль этих видов в формировании растительных сообществ была неодинаковой. Наиболее массовыми были *Laminaria bongardiana* и *Alaria marginata*. Они формировали самостоятельные заросли и доминировали в смешанных поселениях.

На небольших площадях в горле губы, в местах с высокой прибойностью, образовывали смешанные заросли *Laminaria longipes* и *Arthrothamnus bifidus*. Однако значительно чаще они встречались как сопутствующие виды. *Laminaria yezoensis* и *L. dentigera* у юго-восточного побережья Камчатки самостоятельных зарослей не образуют. В губе они сопутствовали *L. bongardiana*. Из остальных представителей ламинариевых способностью к монодоминированию обладали виды родов *Alaria* и *Agarum*. *Thalassiophyllum* обычно являлся массовым сопутствующим видом полидоминантных сообществ у нижней границы водорослевого пояса.

Для представителей порядка Laminariales существуют условия обитания (так называемый эколого-ценотический оптимум), при которых растения достигают максимальных размеров, а заросли – максимальной плотности. Эти условия определяются прежде всего глубиной произрастания, гидродинамической обстановкой и в меньшей степени характером грунтов. Так, *Alaria marginata* и *A. angusta* могут встречаться на глубинах 0–4 м, но зоной их эколого-ценотического оптимума являются глубины 0,5–2 м.

Laminaria bongardiana достигает наибольшего развития на глубинах 4–6 м. Эколого-ценотический оптимум у *Laminaria longipes* и *Arthrothmnum bifidus* приходится на глубины 2–4 м. Они предпочитают наиболее прибойные местообитания, поскольку имеют узкие, хорошо обтекаемые слоевища, очень упругие пластины и мощную систему сцепления с субстратом. Благодаря этому они с успехом вегетируют в зоне турбулентного перемешивания воды.

Для *Laminaria yezoensis* и *L. dentigera* предпочтительна глубина свыше 5–6 м. Представители родов *Agarum* и *Thalassiophyllum* являются наиболее глубоководными среди ламинариевых. *Agarum clathratum* в массовом количестве растет на глубинах 6–8 м. У самой нижней границы фитали его полностью замещает *Thalassiophyllum*.

Возрастная структура сообществ *Alaria marginata* и *Laminaria bongardiana* на разных глубинах была различной. У нижней границы литорали и в сублиторальной кайме у *L. bongardiana* преобладали растения первого года жизни и ювенилы. Плотность поселения ламинариевых в сублиторальной кайме была аномально высокая. Трехлетние растения *L. bongardiana* на этих глубинах намного мельче, чем в зоне эколого-ценотического оптимума вида. На глубине 3–5 м возрастная структура в ее зарослях менялась, доминирование переходило к двух- и трехлеткам. Однако по краю сублиторальных зарослей преобладали сеголетки и ювенилы.

В подлеске ламинариевых среди водорослей, имеющих крупные слоевища, встречалась крупная бурая водоросль *Desmarestia intermedia*. Во втором ярусе растительности наблюдалось массовое развитие мелких багрянок из родов *Odonthalia*, *Ptilota*, *Neoptilota*, *Palmaria*, *Callophyllis*, *Euthora*. У открытых участков побережья среди ламинариевых встречались также пластинчатые красные водоросли *Beringia castanea*, *Hommersandia palmatifolia*, *Kallymeniopsis lacera*, *Velatocarpus pustulosus*, *Schizymania pacifica*, *Opuntiella ornata*, *Turnerella mertensiana* и др. Они росли непосредственно на грунте или на черешках ламинариевых. Из дессериевых водорослей для флоры губы по гербарным образцам известны *Tokidadendron kurilensis*, *Phycodrys riggii*, *Hymenena ruthenica* и *Membranoptera beringiana*. Они также росли на грунте и являлись эпифитами ламинариевых и крупных багрянок.

Нижний ярус растительности формировали корковые кораллиновые. По ранним сборам, сделанным до 50-х гг., для губы известны *Corallina pilulifera*, *C. frondescens*, *Clathromorphum circumscriptum*, *C. compactum*, *C. nereostratum*, *C. loculosum*, *Leptophytum laeve*, *Phymatolithon lenormandii* и *Lithothamnion sonderi*. В сублиторальных сообществах эти виды формировали смешанные заросли. Самым распространенным видом был *Clathromorphum circumscriptum*. В сублиторали он встречался повсеместно, за исключением кутовых участков. В высокоприбойных местообитаниях на валунно-глыбовых и скалистых грунтах среди кораллиновых произрастали *Peyssonnelia pacifica*, *Hildenbrandtia prototypus* и водоросли с нежными нитчатými слоевищами — *Pleonosporum kobayashi*, *Scagelia pilaisei*, *Pterosiphonia bipinnata*, *P. hamata*.

Для открытых прибойных побережий юго-восточной Камчатки характерно продолжение пояса ламинариевых поясом сублиторальных багрянок, которые иногда его замещают. В Авачинской губе этого практически не наблюдалось. Единственный район, где багрянки замещали ламинариевые, отмечался у кекуров Три Брата со стороны скал, обращенных к выходу из горла губы.

Средняя плотность биомассы макробентоса на скалистых прибойных и полуприбойных участках побережья в среднем составляла 9–11,5 кг/м². Наиболее высоко-

кой она была в зоне эколого-ценотического оптимума *L. bongardiana*, где достигала 20 кг/м². При этом биомасса самой ламинарии составляла 16–18 кг/м². Самыми распространенными видами бентосных животных этого сообщества были *Strongylocentrotus droebachiensis*, *Balanus rostratus*, *Cnidopus japonica*, *Metridium senile*, *Halichondria panicea*, *Asterias rathbuni* и др.

Ранее пояс сублиторальных водорослей в Авачинской губе достаточно мощным бордюром опоясывал внутренние участки и горло губы. Еще в конце 80-х годов он распространялся до глубин 6–14 м. В ряде районов внутренней части губы водорослевый пояс расширялся и принимал вид ламинариевых полей. Такие поля располагались по обе стороны м. Казак, встречались в северной части бух. Сероглазка и были распространены практически по всему мелководью, занимающему участок между входными мысами в бух. Раковая. Еще одно обширное поле ламинариевых тянулось широкой полосой от м. Северный, огибало п-ов Завойко и простиралось далее м. Западный. Обширные поля ламинариевых встречались у мысов Вилкова и Жукова, кекура Бабушкин Камень.

Прибойные и полуприбойные участки сублиторали с мягкими грунтами. Встречаются в горле губы в бух. Станицкого и вдоль открытых бухт Большая и Малая Лагерные. Подводная растительность на них практически отсутствовала или была представлена небольшими пятнами на участках, где на дне среди песка попадались валуны.

Слабоприбойные участки сублиторали с мягкими грунтами. Имеют чрезвычайно широкое распространение в мелководной зоне шельфа. Они встречаются в кутовой части Авачинской губы и кутах глубоко врезанных бухт Раковая и Крашенинникова. Сублиторальная растительность таких районов формировалась морской травой *Zostera marina*.

Зостера – высшее цветковое растение. Она имеет длинное корневище, развивающееся в илисто-песчаном грунте, и отходящие от него вертикальные побеги с несколькими пучками листьев. Корневище зостеры стелющееся, разделенное на междоузлия пучками неразветвленных корешков. Листья зостеры имеют вид длинных узких лент с параллельным жилкованием. В нижней части они собраны вместе листовой оберткой. Нарастание и отмирание листьев наблюдается большую часть года. Размножение вида осуществляется вегетативно и семенами. Максимальная интенсивность вегетативного размножения приходится на весну и осень. Цветение растянуто на весь теплый период. Семена созревают в конце лета.

Плотность зарослей зостеры у берегов зависит главным образом от механического состава грунта и степени прибойности. На заиленных песчаных, и песчано-ракушечных грунтах ее биомасса в 2 раза выше, чем на незаиленных. В куту Авачинской губы зостера распространялась от верхнего горизонта литорали до нижней границы фитали, до глубины 12 м и более. Нижнюю границу ее распространения ограничивала только освещенность. Зостера, в отличие от подавляющего большинства водорослей-макрофитов, произрастает в большом диапазоне солености (от 35 до 2,7‰), поэтому она заселяла не только всю куттовую часть губы, прилегающую к устьям рек Авача и Паратунка, но и встречалась на илистых грунтах в бух. Моховая и всей внутренней части бух. Раковая.

Зостера характеризуется высокими темпами роста и выделяет в окружающую среду большое количество растворенного органического углерода (Паймеева, 1974; 1975, 1984; Лысенко, 1985; Кафанов, Лысенко, 1988). Это способствует появле-

нию на ней множества эпифитов и формированию высокопродуктивного сообщества. Высокая биомасса zostеры и обилие создаваемого ею детрита способствуют концентрации в ее зарослях целого комплекса растений и животных. Дифференциация морской травы на корневище, стебли и листья усложняет пространственную структуру сообщества, увеличивает его видовой состав и количество местообитаний.

4.3. ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА И СТРУКТУРЫ МАКРОФИТОБЕНТОСА В ДЕВЯНОСТЫЕ ГОДЫ

Описание антропогенной трансформации макрофитобентоса Авачинской губы в 90-е годы сделано на основании данных, содержащихся в полевых дневниках авторов работы (описание распределения водорослей на литорали и в сублиторали), и по результатам изучения гербарного материала, собранного в разных районах побережья губы в период с 1989 по 1999 г. Изменение макрофитобентоса прослежено на нескольких участках побережья, расположенных в различных частях восточного и западного берега внутренней части губы и в ее горле.

При выборе участков регулярных наблюдений учитывались особенности гидрологии, морфологии берега, уровень и длительность воздействия антропогенной нагрузки. Кроме того, участки выбирались с таким расчетом, чтобы их растительность включала всю флору Авачинской губы и все типы фитоценозов и растительных ассоциаций. Регулярные многолетние наблюдения за сезонными и межгодовыми изменениями макрофитобентоса в районах, испытывающих различное по характеру воздействие поллютантов (залповое и хроническое), позволили установить различия в протекании процессов антропогенной трансформации и дали основу для формирования представлений о закономерностях изменения макрофитобентоса под воздействием загрязнения.

Бухта Моховая. Она расположена почти в куту Авачинской губы. Кутовые участки побережья обычно имеют слабый водообмен с океаном. С приливными течениями сюда, казалось бы, должна поступать загрязненная вода из соседних районов городского побережья и ухудшать экологическую ситуацию. Однако благодаря особенностям гидрологического режима губы этого не наблюдается. Уменьшение концентрации загрязняющих веществ в этом районе происходит за счет стока пресных вод рек, впадающих в губу, и подтока относительно чистых океанических вод. Проникая в губу во время прилива, они формируют промежуточный слой, который в этом районе выходит на поверхность.

В связи с этим, а также в связи с более поздним, чем в центре города, освоением побережья, антропогенная деструкция растительности в этом районе по сравнению с другими участками побережья шла с некоторым опозданием. Коренной тип растительности на большей части акватории губы претерпел изменения в связи с отсыпкой берега, строительством рыбного порта и рыбоконсервного завода, прокладкой глубоководных канализационных коллекторов. Изначально из-за кутового положения бухты и широкого распространения в ней мел-

ковалунных и галечно-щебенистых грунтов видовой состав макрофитобентоса здесь был более бедным, чем в соседних районах и, судя по нашим исследованиям, не превышал 73 видов.

К 1991 г. литоральная растительность этого района имела следующий состав и структуру. На участке побережья от рыбоконсервного завода до канализационного коллектора в верхнем горизонте развивались *Urospora* и *Ulothrix*. С летним понижением высоты приливов этот пояс исчезал. Зеленые нитчатые водоросли опускались на большие глубины, но там не формировали плотных обширных зарослей. В среднем горизонте литорали на валунах и антропогенных субстратах встречались ульвовые водоросли. Раннелетний аспект растительности формировала *Blidingia*.

Во второй половине лета здесь появлялись разные виды *Enteromorpha* и *Porphyra*. *Fucus evanescens* встречался единичными куртинами или одиночными растениями. Выраженного пояса он не образовывал, имел обтрепанный, угнетенный вид и множественные эпифиты. Редкими прядями кое-где встречались *Scytosiphon lomentaria*, *Melanosiphon*, *Petalonia*. Но при проведении летних альгофлористических съемок в 1995–1996 гг. эти виды уже не были обнаружены.

В начале 90-х годов обильное развитие в этом районе имели эктокарповые водоросли. Они покрывали обширные поверхности дна. В нижнем горизонте литорали доминировали *Palmaria stenogona*, *Monostroma*. Достаточно часто встречались *Polysiphonia urceolata* и *Pterosiphonia bipinnata*. Азонально на литорали были распространены виды рода *Acrosiphonia*, *Ulva fenestrata*. К 1991 г. из флоры этого района исчезли *Gloiopeltis*, кораллиновые, почти все пальмариевые, *Chordaria*, *Dictyosiphon* и другие прежде массовые для района виды. В настоящее время здесь уже не встречаются *Polysiphonia urceolata* и *Pterosiphonia bipinnata*.

В сублиторальной зоне этого участка побережья в 1991 г. еще сохранялся узкий пояс *Alaria* и *Laminaria* с примесью *Ulvaria*. Растения последнего вида были представлены в основном первогодками и второгодками, среди них редко встречались растения третьего года жизни. Максимальный размер образцов не превышал 90 см, а средняя масса (в августе) — 150 г. После 1996 г. ширина сублиторального пояса водорослей сократилась более чем втрое. В настоящее время он представлен узкой полосой карликовых растений алярии.

Район побережья бух. Моховая, примыкающий к канализационному коллектору, имел очень угнетенную флору. Прибрежье на несколько метров в обе стороны от него было занесено наилком в виде спрессованных матов. В настоящее время этот слой отсутствует. В последние годы на этом участке берега не развиваются даже литоральные ульвовые водоросли и *Porphyra*. Сублиторальная растительность, и прежде находившаяся в очень угнетенном состоянии, после 1995 г. полностью исчезла.

Участок бух. Моховая, расположенный между м. Сероглазка и канализационным коллектором, в 1991 г. имел хорошо развитый растительный покров. Верхний горизонт литорали занимали зеленые нитчатки. В среднем горизонте основу растительного пояса формировал *Fucus evanescens*. В 1993 г. он был представлен 5–7-летними растениями. Среди растений было много образцов, имеющих пучки адвентивных ветвей. У некоторых экземпляров их масса в несколько раз превосходила массу материнской части слоевища. Все это указывает на то, что в предыдущие годы участок испытывал достаточно мощные залповые воздействия поллютантов. В результате этого была повреждена меристематическая ткань фукусов. В то же время данное воздействие стимулировало регенерацию и рост дополнительных ветвей.

К 1995 г. пояс фукусов в этом районе стал весьма разреженным. Многие аномально развитые растения погибли. Однако лето 1995 г. оказалось очень благоприятным

для его размножения. Растения фукуса хорошо пережили зиму и летом следующего года дали значительный годовой прирост. Началось возобновление его зарослей высокой плотности. В 1998-1999 гг. растения вступили в размножение. Сейчас структура популяции *Fucus* в этом районе имеет, пожалуй, наилучшие для восточного берега продукционные характеристики и физиологическое состояние.

В то же время видовой состав флоры этого района за прошедшие годы претерпел беднение. До 1997 г. здесь еще сохранялись *Ptilota*, *Agarum*, *Polysiphonia urceolata*, *Perosiphonia bipinnata*. В выбросах встречались единичные экземпляры *Turnerella*, *Mustocarpus* (возможно, принесенные с противоположного берега). В остальном видовой состав был таким же, как в центральной части бух. Моховая.

Пояс ламинариевых водорослей в этом районе был представлен растениями, имеющими небольшие размеры. Так, в июле средняя длина сегментов составляла 50 см, а растений второго года жизни 76 см. Их средняя масса составляла 40 и 119 г соответственно. К концу лета растения покрывались минеральной взвесью и диатомовыми водорослями. Они имели множественное обрастание мшанками, гидроидами и кладками моллюсков. В литоральной и сублиторальной зонах дно было покрыто почти сплошной мидиевой щеткой. В сублиторальной зоне в начале 90-х гг. встречалась zostера. Сейчас ее фитоценоз почти разрушен. Пояс ламинариевых еще сохраняется, но он значительно сужен.

Бухта Сероглазка. Участок, расположенный от м. Сероглазка до нефтебазы, интересен тем, что в этом районе побережья выходит выпуск очищенных сточных вод с городских очистных сооружений. Подток чистых аэрируемых вод, несомненно, благоприятен для развития фитобентоса. В районе воздействия сточных вод до сих пор развивается локальное пятно ламинариевых водорослей. До 1994 г. в сублиторальной биоте этого района встречались *Ptilota*, *Agarum*, морские акти, волосатые крабы. Правда, хитиновый покров у них был очень мягок. Неестественно мягкими были и покровы морских звезд. Многие из них были с отклоненными или регенерирующими лучами.

Мыс Сероглазка достаточно далеко выдается во внутреннюю часть губы. Даже незначительное волнение разбивает нефтяную пленку и относит ее в кутовую часть бухты. Поэтому на литорали этого района развит относительно плотный растительный покров. В 1991 г. он имел типичный полисапробный облик. В верхнем горизонте, как и повсюду в Авачинской губе, доминировали нитчатки, в среднем — *Fucus evanescens*. Заросли фукуса наряду со взрослыми растениями включали молодь, но она была неестественно раздутой. Многие растения имели морщенные или скрученные ветви. В летнее время между кустами фукуса развивались разнообразные зеленые водоросли и *Porphyra*. До 1994 г. здесь еще можно встретить *Chordaria*, *Analipus*, *Scytosiphon*, *Melanosiphon*, *Petalonia* и даже *Gloiopeltis*. В нижнем горизонте развивалась плотная щетка мидий. Моллюски были покрыты слоем детрита, обрастали эктокарповыми водорослями. Обычными видами этого горизонта были *Palmaria*, *Monostroma*. Последняя образовывала узкий пояс, вклинивающийся в пояс сублиторальной каймы, формируемый алярийей. Растения *Alaria* имели явно выраженные признаки ингибиции. Они были тонкими, короткими, их верхняя часть на 2/3 была представлена голой жилкой. В пучке спорофиллов развивались несколько листочков, которые достигали аномально больших размеров.

В июле 1998 г. почти все поселения мидий были покрыты толстой губчатой пленкой детрита и органического ила. Они формировали характерные маты, по-

крывающие дно. В 1999–2000 гг. были проведены рекультивация берега и ремонт трубы выпускного коллектора. Грунт от подножия сопки был сдвинут в воду. В результате этого литоральная растительность на части побережья была уничтожена. В настоящее время, судя по морфометрическим показателям *Laminaria*, сублиторальная растительность этого района находится на грани исчезновения.

В кутовой части бух. Сероглазка растительность уже к 1991 г. была практически уничтожена. Здесь встречались только летние эфемеры *Enteromorpha* и *Blidingia*, а также ничтчатые *Urospora* и *Ulothrix*. В районе побережья, расположенном к югу от причала фирмы «Акрос», выходит канализационный коллектор. Долгое время он находился в аварийном состоянии и заканчивался выше уреза моря. Сейчас он наращен, однако сбрасывает сточные воды в литоральную зону. На расстоянии 70–100 м от этого выпуска донная растительность представлена только гиперсапробной эфемерной флорой. Ламинариевые водоросли в этом районе отсутствуют.

Далее к югу вплоть до территории судоремонтного завода развит пояс фукуса. Около дамбы обвалования он особенно плотный. С 1991 до 1999 г. состояние популяции фукуса на этом участке изменялось. До 1993 г. плотность зарослей в отдельных местах достигала 80–100%, в основном за счет старых растений. Доминировали особи пятого–седьмого годов жизни 15–20 (25) см высотой. Они имели темный, неестественный для фукуса цвет, были сильно обтрепаны и травмированы из-за чрезмерного развития на них летней синузии эпифитов. В 1995 г. плотность зарослей снизилась. Доминировать стали растения 4–6-го годов жизни. В 1996–1997 гг. появилось много молодежи фукуса. Вместе с тем его заросли в этом районе сократились за счет уменьшения продолжительности жизни растений и сужения ширины пояса. Местами он стал прерывистым и заместился мидиевой щеткой и *Pylaiella*. Из сопутствующих видов исчезли некоторые багрянки и бурые, встречавшиеся здесь до 1994 г. В настоящее время здесь можно встретить 3 вида *Porphyra abbotae*, *Bangia atrapurpurea*, *Melanosiphon intestinalis* и несколько видов эктокарповых.

Мидиевые поселения отражают историю неблагоприятного воздействия среды на этот участок побережья. Особи, образующие многослойное покрытие, характеризуются разным возрастом. Иногда это сплошное поселение живых моллюсков, длина раковины которых достигает 3–4 см. Иногда большинство особей мертвы. Встречаются поселения как из разноразмерных особей, так и только молодежи. Иногда среди сплошной щетки молодых особей попадаются живые или мертвые крупноразмерные моллюски.

Доминирование старших возрастных групп мидий может служить показателем того, что это поселение в течение нескольких лет не испытывало надпорогового воздействия токсических веществ, приводящего к гибели подавляющего большинства особей. В то же время сплошное поселение молодежи свидетельствует о том, что на данном участке берега имеет место реколонизация после массовой гибели особей более старших возрастных групп. Вполне возможно также, что мозаика разновозрастных поселений мидий является отражением изменения стратегии развития популяции и результатом конкурентных межвидовых взаимоотношений.

В 90-х гг. во всем описываемом районе резко сократилась ширина пояса ламинариевых. Обычно они селились на мидиевых щетках. Мидии же, в свою очередь, поселялись на пустых домиках баянусов. Эта сложная трехъярусная структура могла существовать до тех пор, пока домики баянусов сохраняли свою крепость. После их разрушения растения отрывались. Вдоль дамбы, построенной для расширения территории судоремонтного завода, сублиторальная растительность была практически уничтожена с 1993 г. У последнего кармана дамбы встречались достаточ-

крупные растения, до 120 см высотой. Они росли редкими рыхлыми куртинами. В настоящее время вдоль всего описываемого участка — район сопки Мишенная — встречается узкая сублиторальная полоса водорослей, характеризующихся явными признаками угнетения.

К настоящему времени завершена колонизация искусственного каменистого субстрата тела дамбы. Там поселились *Fucus evanescens*, *Palmaria*, *Alaria*. Последняя формирует поселения у нижней границы литорали и представлена растениями, не превышающими 45 см высоты. Глубже грунт постоянно засыпается мелкими фракциями размывающегося тела дамбы, и по этой причине макрофитобентос отсутствует.

В зарослях ламинариевых доминируют растения первого года жизни. Трехлетние растения отсутствуют. Общая масса растений не превышает 130 г. Пластинчатая часть слоевища покрывается эпифитами и эпизоидами. Их состав из года в год меняется. Так, в 1993, 1995 гг. наблюдалось сплошное обрастание гидроидами. В 1997 г. доминировали мшанки и спирорбисы, особенно обильно покрывавшие черешок, ризоиды и нижнюю часть пластины. В 2000 г. обрастания формировали эктокарповые водоросли *Laminariocolax*, *Pylaiella*. В формировании обрастания большое участие принимают колониальные диатомовые водоросли и микроорганизмы.

Побережье в районе сопки Никольская. Территория располагается между морским портом и одним из старейших в городе канализационным выпуском. Этот район начал испытывать антропогенное воздействие раньше, чем другие участки побережья, потому что именно с него началась застройка г. Петропавловска-Камчатского. До сих пор этот участок берега можно отнести к числу самых загрязненных. Вместе с тем это место широко открыто для ветров и волн, поэтому сюда могут поступать во время приливов более чистые воды из соседних районов Авачинской губы и Авачинского залива. В результате грязные прибрежные воды здесь частично разбавляются более чистыми.

Однако при отсутствии волнения у восточного берега губы в течение нескольких суток к береговой кромке подбиваются нефтяная пленка, минеральная и органическая взвесь и пена. Во время отлива пленка обволакивает грунт и бентосные организмы. Загрязнение в этом районе можно охарактеризовать как многолетнее хроническое. Время от времени через выпускной коллектор сюда поступали залповые выбросы токсикантов. Об этом можно судить по массовой гибели в этом районе полихет, двустворчатых моллюсков и морских звезд, которую мы неоднократно наблюдали.

Комплексное воздействие различных загрязняющих веществ на макрофитобентос района отмечено с начала века. Поэтому уже в 70-е гг. процессы изменения флоры были выражены здесь достаточно отчетливо. Литоральная флора характеризовалась как полисапробная, но в сублиторали еще развивался достаточно пышный пояс ламинариевых. Среди ламинариевых встречались *Agarum* и *Thalassiophyllum*. Последний из упомянутых видов исчез в этом районе в 80-е гг. Агарум сохранялся вплоть до начала 90-х гг. и встречался вдоль всего участка побережья, даже в районе выпускного коллектора. Растения, которые мы собирали здесь в начале 90-х гг., имели резкий неприятный запах, были очень ломкими и покрытыми слизью. Эта слизь собирала и склеивала оседавшую на пластины взвесь.

Наблюдая за растениями в этом районе, мы воочию увидели, как под воздействием хронического загрязнения менялись стратегия жизненного цикла и популяционного развития. К тому времени, когда ширина водорослевого пояса в

сублиторальной зоне сократилась до 1,5–2,5 м, основную долю в популяции *Laminaria* стали составлять растения первого года жизни и растения, пережившие зиму в ювенильном возрасте и начавшие свое развитие во втором вегетационном сезоне. Их высота не превышала 25–35 см. Остатки прошлогодних пластин сохранялись вплоть до конца лета, и на них развивались небольшие пятна споронной ткани. Общая площадь сорусов спорангиев едва достигала нескольких квадратных сантиметров.

Растущая в районе сопки Никольская *Alaria* тоже была представлена в основном сеголетними экземплярами. Ее пластины едва достигали 25 см высоты, а пучки спорофиллов были чрезвычайно густые. Большинство спорофиллов были недоразвиты, но отдельные листочки по длине почти равнялись основной материнской пластине. Однако этих аномально больших спорофиллах площадь споронной ткани едва достигала 5–6 см². После 1995 г. сублиторальный пояс водорослей в этом районе полностью исчез.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что при длительном хроническом загрязнении перестройка возрастной структуры популяций и стратегии размножения вида проходит несколько этапов. Сначала в микропопуляции исчезают взрослые растения, поддерживающие высокий уровень воспроизводства, основная репродуктивная функция ложится на более молодые особи. Когда их длительная вегетация становится энергетически невыгодной, в размножение вступают особи первого года жизни, пережившие зиму в ювенильном возрасте. Затем, в силу того что популяция не может обеспечить необходимый уровень воспроизводства, она не выдерживает конкуренции с мидией и погибает. С 1991 по 1995 г. мы наблюдали угасание ламинариевых в этом районе.

Сообщество фукуса в данном районе сохранялось до 1988 г. Тогда его производные показатели были близки к тем, которые существуют в настоящее время у побережья, растянувшегося вдоль сопки Мишенная. К 1990 г. исчезло поселение, существовавшее на каменистой россыпи у спасательной станции. Его угасание мы напрямую связываем с воздействием канализационных вод и с сильнейшим металлическим загрязнением. В 1994 г. в районе сопки Никольская поселение *Fucus* было настолько разреженным, что уже не представляло собой сообщества. Сохранившиеся растения были пяти-шестикратно дихотомически разветвлены и почти не имели рецептакулов. Их внешний вид был нездоровым. Растения росли группами по 2–3 экз. Плотность поселений составляла в среднем менее 1 экз/м².

С середины 90-х годов макрофитобентос этого района включает только виды-эфемеры. На литорали это *Pylaiella*, *Urospora* и *Ulothrix*, в сублиторали — *Porphyra* и *Monostroma*.

Бухта Раковая. Мелководная, закрытая от волн и ветров бухта. Ее конфигурация, очертания берегов и небольшие глубины препятствуют активному водообмену. До середины XX столетия на ее берегах практически отсутствовали источники антропогенного загрязнения. Они появились здесь значительно позже, чем на более северных участках губы. Поэтому процессы антропогенной трансформации флоры в этом районе начались значительно позже, чем в других районах восточного берега губы.

Вдоль берегов бухты были проведены работы по углублению дна, строительству пирсов и причалов. На ее берегах разместились предприятия тяжелой промышленности, плавмастерские. Здесь расположены стоянки военного и гражданского фло-

тов. В бухту потекли неочищенные промышленные и бытовые стоки от предприятий и жилых массивов. В результате этого уровень загрязнения нефтепродуктами и тяжелыми металлами стал одним из самых высоких.

В бух. Раковая литоральное сообщество фукуса сохранялось до 80-х годов. В кутовой части бухты была широко распространена *Enteromorpha*. Ее биомасса достигала 2,6 кг/м², а ширина зарослей составляла 500–800 м. *Enteromorpha* и другие ульвовые имеют сравнительно небольшие размеры, но из-за высокой скорости роста и быстрой смены поколений их общая продукция была достаточно велика. Прогрев прибрежных вод, их высокое насыщение кислородом, действие приливно-отливных течений способствовали обильному развитию в бух. Раковая фитофагов, детритофагов и других животных и рыб.

Практически по всему дну бухты в сублиторальной зоне шельфа росли ламинариевые с богатейшей сопутствующей флорой. Состав субдоминантов и редких видов флоры изменялся по мере изменения степени прибойности. На больших глубинах росли *Thalassiosiphylum* и два вида рода *Agarum*. Один из них, достаточно редкий во флоре Камчатки *A. turneri*, формировал в этом районе заметные скопления.

Антропогенная деструкция растительности в бух. Раковая протекала значительно быстрее, чем в соседних районах побережья. Это происходило не только из-за более быстрого нарастания загрязнения, но и из-за катастрофических разливов нефтепродуктов, которые здесь имели место в разные годы. К началу 90-х гг. сублиторальный водорослевый пояс во внутренних районах бухты был уже полностью уничтожен. Заросли сохранялись только на мелководье между входными мысами. С 1993–1994 гг. после массивованного разлива нефти и они стали катастрофически суживаться. В 1995 г. *L. bongardiana*, встречающаяся со стороны п-ова Завойко, имела высоту не более 30 см. Все собранные растения были грубые, толсточерешковые, корявые, с сильным неприятным запахом. У выхода из бухты, вблизи м. Северный, растения были более метра высотой, но их заросли имели аномально высокую плотность.

К настоящему времени процесс деструкции макрофитобентоса в этом районе завершился почти полностью. Литоральная флора в бух. Раковая целиком уничтожена. Литоральная зона с богатой прежде флорой и фауной сейчас погребена слоем песка и ила, пропитанного нефтепродуктами. Ил и песок здесь появились как результат проведения дноуглубительных работ и строительства причалов и доков. Нефтепродукты поступают от базирующихся здесь многочисленных военных и других судов. Сублиторальная флора находится на грани полного уничтожения и сохраняется только у входа в бухту.

Полуостров Завойко. Обращенные к морю и к бух. Большая Лагерная берега полуострова омываются водами приливно-отливных течений. Появляющиеся здесь нефтяные пленки хорошо разбиваются волнением. Поэтому загрязнение этого района много меньше, чем у других описанных выше участков. Оно характеризуется как слабое хроническое. В то же время в этом районе хорошо выражен градиент загрязнения. Оно постепенно нарастает вдоль берега по направлению к бух. Раковая.

В прежние годы почти по всему своему периметру полуостров имел хорошо развитый водорослевый пояс. Он достигает нескольких десятков метров ширины. В 1991 г. структура альгоценозов была близка к естественной. Здесь встречались делессериевые,

кораллиновые, пластинчатые гигартиновые, корковые красные и бурые водоросли. Разнообразной была и ламинариевая флора. Растительность осушной зоны включала почти вдоль всего побережья Авачинской губы литоральные виды, при этом ульвовые и эктокарповые водоросли играли подчиненную роль. В верхнем горизонте литорали рос *Gloiopeltis*.

Однако уже тогда в литоральной зоне наблюдалось массовое развитие мидии и баянуса. Мидии часто селились вторым ярусом на баянусах. *Clathromorphum circumscriptum* был обычным видом сублиторальной каймы. Массовое развитие имели пальмариевые водоросли. В сублиторальной кайме *Palmaria stenogona* достигала в среднем 35–40 см длины при ширине 10–15 (18) см. Значительную биомассу в общей продукции литорали формировала *Neorhodomela*. Однако основным структурообразующим элементом литоральной флоры был фукус исчезающий. Он не имел столь обильной эпифлоры, как в соседних районах внутренней части губы.

Бурное разрушение альгоценозов началось после залпового нефтяного загрязнения в 1993 г. Гибель корковых водорослей вызвала нерегулируемый рост молоди ламинариевых и оседание на мертвые корки кораллиновых мидиевого спата. В результате уже летом 1994 г. регистрировалась аномально высокая плотность поселений ламинариевых водорослей. На глубине 2,5–3 м на участках дна площадью около 80 см² мы встречали по 40–45 экз. *Laminaria bongardiana*. При этом 17–20 из них были растениями второго года жизни, остальные — разновозрастными ювенилами. Эти растения не имели видимых признаков уродств, у них отсутствовали обрастания пластин и черешков, но в то же время они были значительно светлее и тоньше, чем в соседних, более чистых районах. К 1997–1999 гг. пояс сублиторальных ламинариевых водорослей стал в несколько раз уже.

Разрушение пояса ламинариевых сопровождалось не только изменением их возрастной структуры, но и обеднением видового состава. Первыми исчезнувшими в этом районе видами порядка Laminariales были глубоководные *Thalassiophyllum*, *L. dentigera*, *Arthrothamnus*, которые встречались здесь на больших глубинах. Затем из-за аномально высокой плотности зарослей ламинариевых в первом этаже фотофильной зоны стали исчезать сопутствующие багрянки *Odonthalia*, *Callophyllis*, *Neodilsea*. Быстрее всех пропали виды, для которых свойственно групповое произрастание и которые располагаются плотными куртинами (например, *Neodilsea*). Представители флоры, не образующие куртин, такие как *Turnerella*, *Neoptilota*, *Desmarestia*, сохраняли свое присутствие дольше, но со временем частота их встречаемости тоже уменьшилась.

Изучение многолетних изменений растительности осушной зоны этого района позволило установить некоторые закономерности вычленения из альгоценозов массовых литоральных видов, в первую очередь пальмариевых водорослей. В 1993 г. в этом районе был отчетливо выражен градиент нефтяного загрязнения. Повреждающее воздействие нефти на флору литорали постепенно усиливалось на участке побережья от м. Западный до м. Северный.

Осушная полоса в этом районе представляет собой мелковалунную платформу напоминающую бульжную мостовую. Среди мелких и средних валунов разбросаны чуть поднимающиеся над общим уровнем дна плоские крупные камни. На поверхности таких камней в 1993 г. у м. Западный встречалась мозаика *Halosaccion hydrophorum*: *H. firmum*, *Devaleraea microspora*, *Palmaria stenogona*, виды родов *Neorodomela*, *Acrosiphonia*, *Ulva*, *Porphyra*, *Chordaria* с эпифитами, *Scytosiphon*, *Petalonia*, *Analipus*, *Ralfsia fungiformis*, *Clathromorphum circumscriptum*, *C. compactum* и др. Среди беспозвоночных отмечались усонogie раки, гастроподы, изоподы, амфиподы, каприлиды и др.

Мидии отсутствовали или были очень редкими. Водорослевые заросли были пестрыми и многоцветными.

По мере удаления от м. Западный состав ценоза постепенно менялся. Первой исчезла *Neorhodomela*. Корки *S. circumscriptum* стали белесыми и в центральной части приобрели сероватый оттенок. У этого вида очень крупные концептакулы, которые располагаются отчетливыми фертильными зонами в центральной части корки. После созревания у них взламываются крышки и открывающиеся глубокие полости концептакулов становятся ловушками для загрязняющих веществ. В результате от фертильной зоны по корке распространяется некроз.

После отмирания известковые корки зарастали пальмарией и мидией. Последняя постепенно расширяла свое присутствие, вытесняя из сообщества сначала *H. firmum*, затем *H. hydrophorum* и вслед за ней *Devaleraea microspora*. В конечном итоге мидия вытеснила и пальмарию. По мере исчезновения багрянок в альгоценозах увеличивалась роль *Acrosiphonia* и бурых водорослей. Разрастались *Pylaiella* и *Melanosiphon*. *Scytosiphon* не увеличивал своего присутствия и даже сокращал его, но в антропогенно видоизмененных альгоценозах он сохраняется много дольше других представителей флоры. Общая цветовая гамма изменилась на грязно-буро-черную.

Полисапробные условия стимулируют рост эктокарповых водорослей. Они обильно покрываются диатомовыми водорослями и улавливают детрит. Верхушки их ветвей подвергаются некрозу. Эктокарповые водоросли ингибируют развитие мидии. Она засыпается илесто-детритной взвесью и погибает. Со временем слой мертвых мидий опадает и как бы счищает поверхность валунов. На голых валунах наблюдается реколонизация мидии или же, при усилении загрязнения, они покрываются зеленым налетом *Urospora* и *Ulothrix*.

Современное состояние макрофитобентоса описываемого района напоминает таковое в районе сопки Никольская в 1980-е гг. Вдоль всего полуострова от м. Западный до бух. Большая Лагерная он утратил свой первоначальный облик и характеризуется разной степенью разрушенности. Со стороны бух. Раковая макрофиты практически полностью отсутствуют. В настоящее время у п-ова Завойко можно встретить буквально единичные экземпляры *Petalonia*, *Analipus*, *Dyctiosiphon*, *Chordaria*, *Gloiopeltis*, *Scytosiphon* и некоторые другие водоросли. Фукус образует разреженный покров. Регенерации его зарослей, как, например, в бух. Моховая, не наблюдается. В отличие от других районов здесь сохраняются брюхоногие моллюски, морские блюдечки, местами встречаются живые усонogie раки рода хтамалос.

Бухта Малая Лагерная. Уже в конце 80-х гг. в этом районе отчетливо проявлялась полисапробизация флоры. Это выражалось в обильном развитии эпифитной синузии, основу которой составляли виды рода *Monostroma*. У м. Вилкова со стороны, обращенной к морю, структура растительности была близка к естественной. Это состояние сохранялось до конца 1992 г. Однако в январе 1993 г. произошла экологическая катастрофа (залповый разлив нефтепродуктов), последствия которой именно в этом районе были наиболее явными. В мае 1993 г. весь берег был засыпан пустыми створками мидий, скелетами морских ежей, высохшими звездами, трубками полихет и осколками домиков баянусов. Последних было так много, что мелкогалечный пляж выглядел не серым, как обычно, а белым. Камни, на которых прежде рос фукус, были голыми. Однако ламинария, встречающаяся в выбросах, имела обычные размеры, встречались экземпляры до 3–4 м. Алярия также была без признаков угнетения.

В выбросах водорослей были обнаружены различные ракообразные: изоподы, амфиподы, морские козочки в кучах детрита. Часть беспозвоночных: *Littorina*, *Colisella*, *Nucella* — встречались на каменистой литорали, одиночно или скученно, как литторины. Обильные здесь прежде поселения *Balanus* имели разную степень разрушения. В одних случаях сохранялись только донышки от домиков, в других — полуразрушившиеся домики, в третьих — пустые целые домики. Кое-где оставались живые особи, количество которых увеличивалось с глубиной.

Литоральная растительность выглядела крайне обедненной. Более сохранившейся она была у м. Вилкова, со стороны, обращенной в горло. Там росли *Halosaccion hydrophorum*, *H. firmum*, *Devaleraea compressa*, *D. microspora*, *Palmaria stenogona*, кораллиновые водоросли, в том числе *Corallina* и в сублиторальной кайме — *Bossiella*. Сублиторальная растительность имела высокую плотность проективного покрытия и высокие продукционные характеристики.

Однако в последующие годы процессы антропогенной деградации флоры нарастали и протекали лавинообразно. Возможно, в этом районе имели место повторные сильные загрязнения, не зарегистрированные государственными органами контролера за окружающей средой. К 1996 г. пояс сублиторальной растительности вдоль всего восточного берега горла Авачинской губы был сильно сужен, а местами полностью разрушен. Заросли ламинариевых, которые существовали здесь ранее, гасили придонные токи воды и препятствовали перемещению мелкодисперсного материала. С гибелью ламинариевых и глубоководных кораллиновых водорослей процессы перемещения мягких фракций грунта и вынос его в верхние горизонты шельфа довершили деструкцию растительного покрова на литорали и в сублиторали. Ил и песок засыпали скалистые платформы, гальку и даже более крупные камни.

В настоящее время флора водорослей-макрофитов в бух. Малая Лагерная и вдоль всего восточного берега горла Авачинской губы является одной из наиболее разрушенных. На литорали она практически отсутствует. Здесь встречаются только немногие виды-эфемеры из зеленых и бурых водорослей. Фукус представлен буквально единичными растениями, по 1–2 на несколько квадратных метров. Пояс сублиторальных водорослей прерван. Ламинария, растущая в первом горизонте фотофильной растительности, имеет все признаки угнетенности. Она маленькая, тонкая, с уродливо разрастающейся пластиной. Ее заросли разрежены.

Таким образом, в течение долгого времени видовой состав и структура макрофитобентоса участка берега между м. Вилкова и м. Жукова сохраняли черты первозданности. Первые признаки полисапробизации флоры появились только в начале 90-х гг. После того как район испытал сильное нефтяное загрязнение после аварии танкера «Северный полюс», в течение последующих двух лет растительный покров на литорали и частично в сублиторали был уничтожен. Загрязнение охватило также кекуры Три Брата и район м. Маячный. Процессы восстановления альгоценозов в этом районе еще не начались.

Западное побережье Авачинской губы. Периодические сборы материала производились у м. Казак, в бух. Турпанка, в горле, в бухточках, расположенных рядом с кекуром Бабушкин Камень и в бух. Станицкого. В бух. Крашенникова исследования не проводились.

Естественная флора бух. Турпанка, как это указывалось в предыдущем разделе, не отличалась особым богатством из-за опреснения и неблагоприятных для развития водорослей грунтов. Растительность района из-за значительной отлогости берега была

хорошо развита. В этом районе смешивались поселения *L. bongardiana f. subsessilis* и *Zostera marina*. Последний вид распространялся почти до кустовой части бух. Турпанка и занимал песчаные прогалины среди каменисто-валунного грунта. У верхней границы растительного пояса ламинарии сопутствовала *Alaria*, а у нижней — *Agarum*. В подлеске ламинариевых водорослей встречались различные багрянки и бурые. Были распространены *Ulva* и *Ulvaria*.

Пронаблюдать все стадии трансформации флоры в этом районе нам не удалось. К настоящему времени заросли морской травы у западного берега, так же как и у восточного, и в куту, сократились. Пояс ламинариевых еще сохраняется, хотя состояние растений, их продукционные характеристики и ширина пояса изменились в худшую сторону. Сопутствующие виды из-за заиления дна и развития мидий почти не встречаются.

Побережье у м. Казак в 1988–1992 гг. имело одну из самых богатых для внутренней части Авачинской губы флору. Основной растительности на литорали был *Fucus*. Его заросли встречались со стороны бух. Турпанка. Основную продукцию в зарослях фукуса составляли наиболее взрослые растения. Популяция содержала все возрастные группы, включая ювенилов. В поясе фукуса встречались такие неустойчивые к загрязнению виды, как *Mastocarpus*, *Hildenbrandtia*, *Gloiopeltis*. Была разнообразной мезосапробная флора. Сохранялась супралиторальная растительность, представленная *Prasiola*, *Rhizoclonium*. Но вдоль противоположной стороны мыса, со стороны бух. Крашенинникова, в 1992 г. мы нашли только отдельные чахлые растения *Fucus* и пеньки от его кустов.

К 1997 г. облик растительности сильно изменился. В сообществе фукус доминирующей группой стали 3–4-летние растения. Сопутствующая флора заместились зелеными водорослями. Увеличилось присутствие мидии. Пояс ламинариевых резко сократился по площади. Растения стали мельче, но такого сильного обрастания и аномалий развития, как у противоположного (восточного) побережья, они не имели. Общий облик растительности у м. Казак летом 1997 г. весьма походил на то, что мы наблюдали у открытого побережья п-ова Завойко до 1993 г.

Флора западного побережья горла Авачинской губы к настоящему времени является самой сохранившейся. Она уже потеряла немало видов, но здесь еще обитает сообщество кораллиновых, встречаются все пальмариевые водоросли, кроме ранее произраставшей *P. marginicrassa*. В бух. Станицкая еще встречается локальное пятно *Alaria fistulosa*. Ламинариевые водоросли, собранные здесь в августе 2000 г., не имели выраженных признаков угнетения.

ГЛАВА 5

АНАЛИЗ ФЛОРО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

За период, охваченный нашими исследованиями, – с 1970 по 1999 г. флора и растительность Авачинской губы претерпели коренную деструктивную перестройку. Для определения скорости разрушения флористического комплекса было установлено, как изменялся количественный состав альгофлоры в периоды с 1970 по 1991 г. и с 1991 по 1999 г. Для выяснения направлений деструктивных изменений определялось, каким образом в эти же периоды изменялась структура биоразнообразия флоры (таксономическая структура и пестрота, количественный состав эковиоморф и групп видов с разной продолжительностью жизни и т. д.). Помимо этого выявлялось изменение этих же характеристик биоразнообразия в группах устойчивых и неустойчивых к загрязнению видов. В группу устойчивых были объединены полисапробные и мезосапробные виды (см. гл. 3), в группу неустойчивых – олигосапробные и стеносапробные.

Были проанализированы видовые списки флоры всей Авачинской губы и двух ее районов, различающихся гидрологией и уровнем антропогенного загрязнения, – горла и внутренней части. Всего сравнительному анализу было подвергнуто 9 флористических списков: три за 1970 г., три за 1991 г. и три за 1999 г. Все эти списки были составлены на основании данных гл. 3.

В списки флор за 1999 г. были включены только те виды, которые были обнаружены при обработке проб фитобентоса, собранных в 1999–2000 гг. При составлении списков флор за 1970 и 1991 гг. были сделаны некоторые допущения. Так, в видовые списки 1991 г. наряду с фактически обнаруженными в этот период времени видами были включены олиго- и стеносапробные виды, найденные позже. Логично предположить, что они существовали здесь раньше, до 90-х годов, но по разным причинам (из-за редкой встречаемости, слабой изученности таксономических групп, к которым они принадлежат, объективных трудностей при сборе и обработке альгологического материала и т. д.) не были обнаружены. Будучи неустойчивыми к загрязнению, они, безусловно, не могли включиться во флору Авачинской губы позже 1991 г. Поли- и мезосапробные виды, обнаруженные позже 1991 г., в списки флор 1991 г. не включались, поскольку они могли появиться и позже, при изменении экологического состояния в районе сбора.

Флору Авачинской губы, существовавшую в 1970 г., мы рассматриваем как исходную, аналогичную или максимально близкую к естественной, природной флоре. Видовые списки 1970 г. составлялись по опубликованным данным (Зинова, 1933, 1954; Виноградов, 1946; Виноградова, 1974; Виноградова и др., 1978; Ключкова, 1977; Селиванова, 1988; Ошурков и др., 1989; и др.) и результатам изучения имевшегося в нашем распоряжении гербарного и формалинного материала. Дополнительно в этот список, как и в список 1991 г., были включены все олиго- и стеносапробные виды, обнаруженные позже.

Кроме этого, в ретроспективный список флоры 1970 г. были включены еще шесть видов (около 3,5% от всей флоры), не обнаруженных в Авачинской губе. Основанием

для этого послужили следующие соображения. Эти виды являются очень редкими и встречаются в соседних районах Авачинского залива в биотопах, которые распространены и в Авачинской губе. Они приурочены к бентосным сообществам, которые ранее имели в губе широкое распространение. В силу сложности их сбора и систематической обработки эти виды, скорее всего, оставались неидентифицированными и не вошли в опубликованные ранее списки. Так, два из них только совсем недавно были описаны как новые для науки и для флоры Дальнего Востока, поэтому предыдущие исследователи их не могли определить, а к моменту наших исследований они могли исчезнуть из флоры Авачинской губы из-за антропогенного загрязнения.

Одним из наиболее ярких показателей изменения структуры биологического разнообразия флоры является изменение таксономической структуры, поскольку она отражает многообразие строения и функциональной организации водорослей. Таксономическое разнообразие макрофитобентоса определяет многообразие и численные соотношения таксонов разного иерархического уровня. Наиболее простыми, но достаточно показательными являются соотношения численности отделов, слагающих морскую бентосную флору.

5.1. ИЗМЕНЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

Соотношения между Rhodophyta и Phaeophyta (R/P); Chlorophyta и Phaeophyta (C/P) зависят от географической широты и являются надежными показателями широтной принадлежности флоры (Feldman, 1937; Ключкова, 1996а). Для каждой географической широты эти соотношения являются относительно постоянными. Их изменения свидетельствуют о процессах изменения флоры, происходящих под воздействием природных или антропогенных факторов.

Естественная флора Авачинской губы имела сложный таксономический состав — 106 родов, 47 семейств, 23 порядка, 3 отдела. Отдел Chlorophyta включал 32, Phaeophyta — 47 и Rhodophyta — 86 видов. В процентном отношении это составляло соответственно 19,4, 28,5, 52,1% и было сопоставимо с пропорциями флор в других холодоумеренных районах. В каждом из них более половины составляют багрянки, а второй по численности группой являются бурые. Зеленые водоросли всегда составляют меньшинство.

Увеличение во флоре доли зеленых водорослей вызывается разными причинами. В естественной среде такое происходит в районах с сильным опреснением прибрежных вод. Если доля зеленых водорослей возрастает во флоре района, не испытывающего опреснения, это, как правило, свидетельствует о высоком содержании биогенных элементов и появлении антропогенного загрязнения. В подавляющем большинстве зеленые холодоумеренные водоросли, особенно представители порядка *Ulvales* (Виноградова, 1974), относятся к полисапробным видам. Увеличение во флоре представителей этой группы и усиление их ценотической роли называется «полисапробизацией флоры». Процесс может завершаться абсолютным доминированием в растительных сообществах зеленых водорослей. Это явление носит название «зеленый прилив».

Количественное соотношение Rhodophyta, Phaeophyta и Chlorophyta в исходной флоре Авачинской губы было близко к их соотношению во флоре Камчатки

(Klochkova, 1999). Это свидетельствует о том, что флора губы в начале 70-х гг. еще сохраняла свой природный облик. В исходной флоре (165 видов) доля поясообразующих массовых видов составляла 34%, часто встречающихся – 29, редких – 24 и единичных – 13%. Таким образом, растительный покров Авачинской губы формировался в основном за счет 63% видов (массовых и часто встречающихся). Остальные 37% видов приходились на долю редких или единичных, появившихся в губе эпизодически. Вместе с тем эти виды формировали оригинальный компонент флоры и являлись видами, составлявшими резерв для ее последующего исторического развития.

Для выявления наиболее общих особенностей распространения представителей разных отделов водорослей в пределах Авачинской губы были рассчитаны пропорции флоры для разных ее участков (табл. 5.1).

Таблица 5.1

Состав флоры различных районов Авачинской губы в 1970 г.

Отдел	Вся губа		Горло		Внутренняя часть	
	Количество видов	%	Количество видов	%	Количество видов	%
Красные	86	52,1	83	58,4	66	47,8
Бурые	47	28,5	37	26,1	41	29,7
Зеленые	32	19,4	22	15,5	31	22,5
Всего	165		142		138	

Как видно из приведенных в табл. 5.1 данных, видовой состав исходной флоры в горле губы был более богатым, чем в ее внутренней части. Он отличался большим содержанием красных водорослей (58,4% по сравнению с 52,1% во всей губе и 47,8% во внутренней части) и низким содержанием зеленых (15,5% в горле, 19,4% во всей флоре и 22,5% во внутренней части). Это объясняется тем, что гидрологическая ситуация в горле (высокие скорости приливных течений и высокая прибойность) способствовала развитию багрянок, большинство из которых предпочитают чистые олиготрофные воды с высокой гидродинамической активностью. Более высокое содержание зеленых водорослей во внутренней части губы можно объяснить разными причинами. По сравнению с горлом здесь более низкая соленость и более высокие концентрации биогенных веществ (Березовская, 1988, 1999). Помимо этого на отдельных участках внутреннего побережья уже в 1970 г. начались процессы полисапробизации.

Таблица 5.2

Состав флоры различных районов Авачинской губы в 1991 г.

Отдел	Вся губа		Горло		Внутренняя часть	
	Количество видов	%	Количество видов	%	Количество видов	%
Красные	82	51,9	76	55,9	63	48,5
Бурые	45	28,5	36	26,5	37	28,5
Зеленые	31	19,6	24	17,6	30	23,0
Всего	158		136		130	

К 1991 г. общее количество видов и таксономическая структура флоры губы и различных ее частей изменились незначительно и еще сохраняли свое биоразнообразие (табл. 5.2).

К этому времени общее число видов во флоре губы уменьшилось только на 7 (4,2% от общего состава), в горле — на 6 видов (4,2%), а во внутренней части — на 8 (6,8%). Флористические изменения в этот период, хоть и незначительные, имели место в каждом из отделов. В большей степени это проявлялось у Rhodophyta (табл. 5.2). Наиболее выраженными они были в горле. Во флоре губы протекали как бы два противоположных процесса: исчезали олигосапробные багрянки и включались в растительные сообщества полисапробные зеленые водоросли. Значительные флористические изменения в этот период наблюдались только на отдельных участках побережья внутренней части, главным образом вдоль городского берега.

Таксономические пропорции флоры в этот период изменились незначительно, на 1–2,5%. В количественном отношении во флоре по-прежнему доминировали багрянки (55,9% в горле и 48,5% во внутренней части), второй по численности группой оставались бурые водоросли (26,5% в горле и 28,5% во внутренней части). Доля зеленых водорослей несколько увеличилась, но они продолжали оставаться самой малочисленной группой (17,6% в горле и 23% во внутренней части).

Антропогенное преобразование макрофитобентоса в этот период шло в основном за счет нарастания фитоценологических изменений. Массовые и часто встречающиеся виды становились более редкими. Особенно ярко это проявлялось среди представителей семейств *Corallinaceae*, *Gigartinaceae*, *Solieriaceae*. Прежде редкие виды превратились в единично встречающиеся, как, например, некоторые *Delesseriaceae*. В то же время некоторые прежде редкие виды стали более массовыми. Особенно наглядно это проявилось у представителей порядков *Ectocarpales* и *Ulvales* (N. Klochkova, T. Klochkova, 1998; Клочкова, Березовская, 1998б).

В 90-е годы продолжалось интенсивное антропогенное воздействие на экосистему губы. Это привело к дальнейшему нарастанию флоро-ценологических изменений. К концу 90-х годов произошло резкое обеднение видового состава. Таксономическая структура флоры при этом претерпела коренную перестройку (табл. 5.3).

Таблица 5.3

Состав флоры в различных районах Авачинской губы в 1999 г.

Отдел	Вся губа		Горло		Внутренняя часть	
	Количество видов	%	Количество видов	%	Количество видов	%
Красные	46	44,7	45	46,4	19	29,7
Бурые	27	26,2	27	27,8	15	23,4
Зеленые	30	29,1	25	25,8	30	46,9
Всего	103		97		64	

К 1999 г. флора Авачинской губы включала только 103 вида, или 62,4% от исходной. Более трети видов исчезли. Наиболее значительные изменения произошли во внутренней части губы. Общее количество видов здесь сократилось со 138 (1970 г.) и 130 (1991 г.) до 64, что составляет 46,4% по отношению к 1970 г. и 49,2% к 1991 г. В горле количество исчезнувших видов было меньшим. Здесь сохранилось 97 видов — 68,3% от исходного количества. Следовательно, под воздействием загрязнения в 90-е годы в Авачинской губе процессы деструкции макрофитобентоса приобрели обвальный характер и сопровождалась резким снижением биоразнообразия (рис. 3).

Деструкция флоры в период с 1991 до 1999 г. сопровождалась глубокой таксономической перестройкой. Произошло катастрофическое сокращение числа бурых и особенно красных водорослей, в то время как численность зеленых почти не изменилась. Это привело к кардинальным изменениям пропорций флоры, в частности соотношений Rhodophyta, Phaeophyta (R/P) и Chlorophyta, Phaeophyta (C/P) (табл. 5.4).

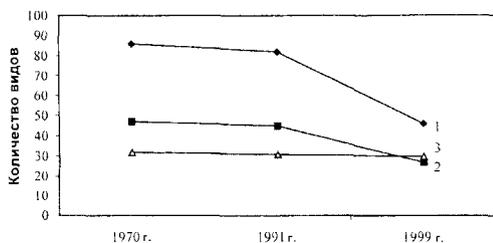


Рис. 3. Изменение содержания представителей разных отделов во флоре всей губы. Водоросли: 1 – красные, 2 – бурые, 3 – зеленые

Таблица 5.4

Изменение пропорций флоры Авачинской губы за период 1970-1999 гг.

Год	Соотношения отделов	Вся флора	Горло губы	Внутренняя часть
1971	R/P	1,83	2,24	1,61
	C/P	0,68	0,59	0,76
1991	R/P	1,82	2,11	1,7
	C/P	0,69	0,67	0,81
1999	R/P	1,7	1,67	1,27
	C/P	1,11	0,93	2,0

Приведенные данные показывают, что наибольшие изменения произошли в наиболее загрязненном районе – внутренней части губы. Особенно сильно изменилось соотношение C/P – оно увеличилось с 0,76 в 1971 г. до 2,0 в 1999 г.

Изменения состава флоры в каждом из отделов водорослей, Rhodophyta, Phaeophyta и Chlorophyta, происходили с разной скоростью и имели разный характер. Для определения характера этих процессов были проанализированы количественные изменения видового состава, происшедшие в каждом из отделов водорослей. Для этого было установлено количество видов, исчезнувших или, наоборот, включившихся во флору разных участков губы в разные периоды (табл. 5.5).

Анализ приведенных данных свидетельствует о следующем. К 1991 г. количество представителей Rhodophyta по сравнению с 1970 г. уменьшилось на 4 вида, а к 1999 г. уменьшение было в 10 раз большим и составило 40 видов. К концу 90-х годов из 86 багрянок, входивших в исходную флору, сохранилось только 46, или 53,5% от бывшего количества. Видовой состав в этом отделе сократился почти вдвое. Приведенные цифры показывают, что деградация видового разнообразия красных водорослей произошла в последнее десятилетие. Если за двадцатилетний период – с 1970 по 1991 г. – количество багрянок уменьшилось только на 4,7%, то в 90-е гг. – на 41,8%. За весь период наших наблюдений с 1970 по 1999 г. исходная флора Rhodophyta Авачинской губы уменьшилась на 46,5%.

Сокращение видового состава красных водорослей в горле губы и во внутренней ее части происходило с разной скоростью. Так, если к 1991 г. в горле количество исчезнувших багрянок было большим, чем во внутренней части (7 и 3 соответственно), то в период с 1991 по 1999 г. наблюдалась обратная картина. Более интенсивное выпадение красных водорослей происходило не в горле, а во внутренней части губы, где флора Rhodophyta уменьшилась на 47 видов, или на 71,2%. Следовательно, по

сравнению с 1970 г. здесь сохранилось только около четверти от бывшего количества представителей отдела.

Различия хода антропогенной трансформации в отделе Rhodophyta в разных районах губы объясняются тем, что начальные пропорции устойчивых к загрязнению поли- и мезосапробных видов и неустойчивых олигосапробных на разных участках губы были разными. В более чистых олиготрофных водах горла развивалась менее

Таблица 5.5

Изменение количественного состава флоры в различных районах Авачинской губы по сравнению с 1970 г.

Отдел	1991 г.						1999 г.					
	Вся губа		Горло		Внутренняя часть		Вся губа		Горло		Внутренняя часть	
	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%	Кол-во видов	%
Красные	-4	<4,7	-7	<8,4	-3	<5,6	-40	<46,5	-38	<45,8	-47	<71,2
Бурые	-2	<4,3	-1	<2,7	-4	<9,8	-20	<42,6	-10	<27	-26	<63,4
Зеленые	-1	<3,3	+2	>9,1	-1	<3,2	-2	<6,3	+3	>13,6	-1	<3,2
Всего	-7	<4,2	-6	<4,2	-8	<6,8	-62	<37,6	-45	<31,7	-74	<53,6

устойчивая к загрязнению флора, и при первых признаках загрязнения она стала исчезать (рис. 4, а, б). Во внутренней части флора багрянок по своему составу была более устойчивой к загрязнению и выдерживала существующий его уровень (рис. 4, в, г).

В результате продолжающегося антропогенного воздействия процессы антропогенной деструкции макрофитобентоса вышли на новый качественный уровень. Следующая фаза антропогенных преобразований состава и структуры сообществ характеризовалась выпадением из них не только неустойчивых, но и устойчивых к загрязнению видов. При этом в более загрязненной внутренней части губы скорость выпадения как устойчивых, так и неустойчивых видов оказалась более высокой.

Количество представителей отдела Phaeophyta в исходной флоре губы составляло 47 видов. К 1991 г. их стало меньше всего на 2 вида. Изменение количества бурых водорослей в процентном отношении за этот период было практически таким же, как у красных. Следовательно, с 1970 по 1991 г. в Авачинской губе уменьшение красных и бурых водорослей было сопоставимым и составляло 4,7 и 4,3% соответственно. Нужно отметить, что, как и в случае с Rhodophyta, трансформация видового состава Phaeophyta в разных районах губы протекала с разной скоростью. Однако интенсивность выпадения бурых водорослей, в отличие от красных, уже на первом этапе была больше во внутренней части губы, чем в горле. Так, если в горле количество бурых к 1991 г. сократилось только на 1 вид, то во внутренней части — на 4 вида. Уменьшение составило 2,7 и 9,8% соответственно.

К 1999 г. флора Phaeophyta, так же как и флора Rhodophyta, претерпела значительные изменения. В ней осталось только 27 видов, или 57,4% от исходного количества и 60% от флоры 1991 г. Обращает на себя внимание следующий интересный факт.

Количество исчезнувших бурых водорослей было вдвое меньшим, чем красных (20 и 40 видов соответственно). В процентном же отношении сокращение видов было практически одинаковым: 42,6% – у бурых, 46,5% – у красных. Это служит косвенным доказательством того, что антропогенная трансформация флоры происходит не хаотично, а подчиняется определенным закономерностям, направленным на сохранение таксономических пропорций флоры.

Наиболее сильное обеднение флоры Phaeophyta произошло во внутренней части губы, где исчезло 26 видов. В горле сокращение было не столь значительным. Исчезло 10 видов, что в 2,6 раза меньше, чем во внутренней части.

Сравнивая ход общих флористических изменений, необходимо отметить обнаруженную нами интересную закономерность. Даже в самых неблагоприятных условиях среды красные водоросли продолжают доминировать над бурыми как в численном, так и в процентном отношении. Например, в сильно загрязненной внутренней части в 1999 г. сохранилось 19 видов багрянок и 15 – бурых водорослей, что составляло 29,7 и 23,4% соответственно (табл. 5.3). На первый взгляд кажется, что это свидетельствует о более высокой устойчивости красных водорослей к неблагоприятным воздействиям. Однако при таком подходе к оценке устойчивости к загрязнению представителей разных отделов не учитывается интенсивность деградации флоры внутри каждого из отделов.

Анализ хода изменений численного состава внутри каждого отдела показывает, что красных водорослей исчезло значительно больше, чем бурых. К 1999 г. из внутренней части губы исчезли 47 видов багрянок (71,2%) и 26 видов бурых водорослей (63,4%). Иными словами, выпадение видов в отделе Rhodophyta происходит более интенсивно, чем у Phaeophyta. В горле губы, где загрязнение акватории было меньшим, эта разница оказалась еще более заметной. Здесь к 1999 г. из отдела Rhodophyta исчезли 38 видов, или 45,8% от исходного количества, а из отдела Phaeophyta – 10 видов, или только 27% от их бывшего количества. На основании столь значительной разницы доли видов, выпавших в каждом из отделов, мы можем утверждать: глубина деградации флоры Rhodophyta более значительная, чем у Phaeophyta. Следовательно, бурые водоросли проявляют большую устойчивость к неблагоприятным экологическим условиям, чем красные.

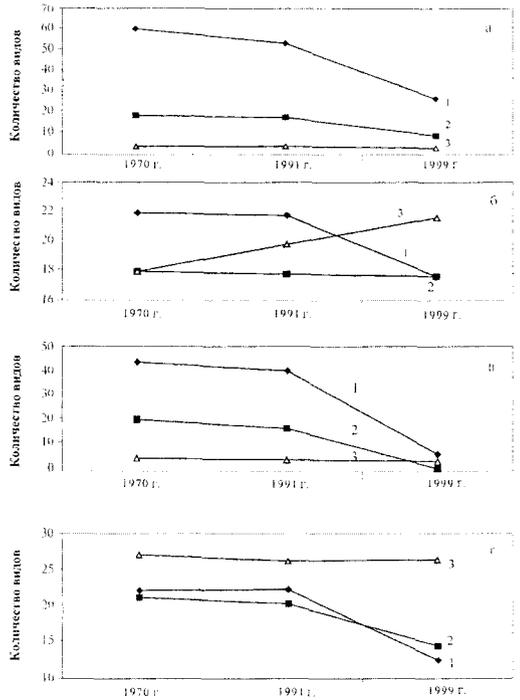


Рис. 4. Изменение таксономического состава различных по отношению к загрязнению групп видов во флоре горла (а, б) и внутренней части (в, г) Авачинской губы: а, в – неустойчивые, б, г – устойчивые; 1 – красные, 2 – бурые, 3 – зеленые водоросли

В отделе Chlorophyta флороценотические перестройки, происходящие под воздействием антропогенного загрязнения, протекали иначе. Зеленые водоросли, как уже говорилось, являются самым малочисленным отделом макрофитобентоса умеренных вод. Состав исходной флоры Авачинской губы в этом отношении не представлял исключения. Доля Chlorophyta в общем списке флоры составляла только 19,4% (32 вида). В проточных водах горла губы она была еще меньше — 15,5% (22 вида), а во внутренней части, где условия обитания для зеленых водорослей были более благоприятными, — 22,5% (25 видов) (табл. 5.1). Изменения видового состава в отделе Chlorophyta протекали вяло, и за изученный период их состав почти не изменился — к 1991 г., он уменьшился только на один вид, а к 1999 г. еще на один (табл. 5.5).

Изменения численности этого отдела в отдельных районах губы были направлены чаще всего в обратную, по сравнению с красными и бурыми водорослями, сторону. В ряде случаев их количество и процентное содержание не уменьшалось, а увеличивалось. В современной флоре Авачинской губы представители *Chlorophyta* по численности (30 видов) вышли на второе место после *Rhodophyta* (46), и их доля по сравнению с первоначальной увеличилась почти на 10% и составляет 29,1% (табл. 5.3).

Сравнение динамики изменения содержания Chlorophyta во флоре внутренней части и горла губы за изученный период показывает, что полисапробизация флоры происходила в основном за счет увеличения в ней доли зеленых водорослей. Этот процесс был хорошо выражен во внутренней части губы. В горле он стал явным в 90-е годы, когда количество зеленых водорослей увеличилось на два вида (табл. 5.5). Во внутренней части губы к 1991 г., напротив, один вид (*Prasiola borealis*), исчез. Его исчезновение мы объясняем тем, что, будучи супралиторальным видом, он постоянно испытывал неблагоприятное нефтяное воздействие. В период с 1970 г. по начало 90-х годов концентрация нефтепродуктов в водах Авачинской губы была особенно высокой. Их количество в губе составляло в среднем около 2000 т (Березовская, 1988). В связи с этим на поверхности акватории часто появлялись нефтяные пленки, которые во время приливов и отливов покрывали супралиторальную зону, где обитал этот вид.

В последнее десятилетие процессы бурной полисапробизации проходили во всей флоре Авачинской губы. Об этом можно судить по нарастанию доли Chlorophyta как во внутренней части губы, так и в горле. При этом во внутренней части зеленые водоросли заняли доминирующее положение (46,9%). Их доля стала сопоставима с долей Rhodophyta (47,8%) в исходной флоре (табл. 5.1, 5.3). В горле губы доля *Chlorophyta* составила 25,8% (табл. 5.3) и практически сравнялась с долей Phaeophyta (26,1%) в исходной флоре (табл. 5.1).

На разных этапах процесса антропогенной деструкции макрофитобентоса изменение флороценотической роли Chlorophyta протекает по-разному. На первом этапе увеличение доли зеленых водорослей сопровождается увеличением числа видов, на втором — снижением. На втором этапе увеличение доли Chlorophyta происходит не за счет увеличения их численности, а в результате резкого уменьшения видового состава Phaeophyta и особенно Rhodophyta.

Примечателен факт совпадения процентных соотношений числа видов разных отделов в исходной флоре внутренней части губы в 1970 г. и антропогенно измененной флоре этого же района в 1999 г. В первом случае эта величина составляла 47,8% (Rhodophyta) к 29,7% (Phaeophyta) и к 22,5% (Chlorophyta), а во

втором – 46,9% (Chlorophyta) к 29,7% (Rhodophyta) и к 23,4% (Phaeophyta). Изменился только порядок доминирования отделов. В 1970 г. самыми многочисленными во флоре были красные водоросли, а малочисленными – зеленые. В 1999 г. на первое место вышли зеленые, красные стали второй по численности группой, а бурые – третьей. В горле губы такого совпадения соотношений между различными отделами в исходной и антропогенно измененной флоре не наблюдается, поэтому говорить о существовании определенной закономерности в изменении таксономических пропорций в ходе антропогенной деструкции флоры пока преждевременно.

Для того чтобы определить, каким образом изменялось биоразнообразие флоры под воздействием загрязнения, были рассмотрены таксономическая структура, количественный состав экобиоморф и групп видов с разной продолжительностью вегетации у разных по отношению к загрязнению групп видов (поли-, мезо-, олиго- и стеносапробных). Данные таксономической структуры каждой сапробной группы приведены в табл. 5.6.

Таблица 5.6

**Таксономическая структура сапробных групп исходной флоры
Авачинской губы**

Отдел	Полисапробные		Мезосапробные		Олигосапробные		Стеносапробные	
	Количество	%	Количество	%	Количество	%	Количество	%
Красные	7	18,4	16	45,7	27	56,3	36	81,8
Бурые	10	26,3	12	34,3	17	35,4	8	18,2
Зеленые	21	55,3	7	20,0	4	8,3	-	-
Всего	38		35		48		44	

Таблица 5.7

**Таксономический состав неустойчивых и устойчивых к загрязнению групп
видов во флоре Авачинской губы**

Отношение к загрязнению	Отдел	1970 г.		1999 г.	
		Число видов	%	Число видов	%
Неустойчивые	Красные	63	68,5	27	69,2
	Бурые	25	27,2	8	20,5
	Зеленые	4	4,3	4	10,3
	Всего флоры	92		39	
Устойчивые	Красные	23	31,5	19	29,7
	Бурые	22	30,1	19	29,7
	Зеленые	28	38,4	26	40,6
	Всего флоры	73		64	

Приведенные данные свидетельствуют, что большинство устойчивых к загрязнению полисапробных видов составляют зеленые водоросли (55,3%), а неустойчивых к загрязнению стено- и олигосапробных видов – багрянки (81,8 и 56,3% соответственно). Это хорошо согласуется с существующими представлениями о толерантности ви-

дов, принадлежащих к этим отделам. В следующей таблице приводится таксономический состав групп видов, устойчивых и неустойчивых к загрязнению (табл. 5.7).

Из данных, приведенных в табл. 5.7, видно, что соотношения между отделами в разных по устойчивости к загрязнению группах сильно различаются. Состав неустойчивых видов очень непропорционален. Подавляющее большинство среди них составляют багрянки (68,5%). Зеленых водорослей в этой группе только 4,3%. В группе устойчивых видов соотношение между отделами более пропорционально. Доля красных и бурых водорослей в ней примерно одинакова (31,5 и 30,1% соответственно), а зеленых несколько выше (38%).

Обращает на себя внимание факт сохранения при изменении условий основных таксономических пропорций в группах устойчивых и неустойчивых к загрязнению видов. Так, даже в 1999 г. в условиях сильного антропогенного загрязнения и уменьшения видового разнообразия более чем на треть пропорции флоры не претерпели существенного изменения. В группе устойчивых видов изменения соотношений не превышали 2%. В группе неустойчивых они были несколько выше, но тоже не очень значительны — 7%.

5.2. ИЗМЕНЕНИЯ ЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

Разные виды водорослей в сообществах бентоса играют различную ценотическую роль. Одни из них являются массовыми видами, доминантами растительных ассоциаций, другие — и их большинство — встречаются редко и единично. Для сохранения структуры макрофитобентоса исчезновение из растительных сообществ единичных и редких видов не имеет столь катастрофических последствий, как исчезновение массовых. Сопоставление существовавших ранее и современных характеристик частоты встречаемости одних и тех же видов хорошо показывает, как менялась их ценотическая роль во флоре всей губы (рис. 5).

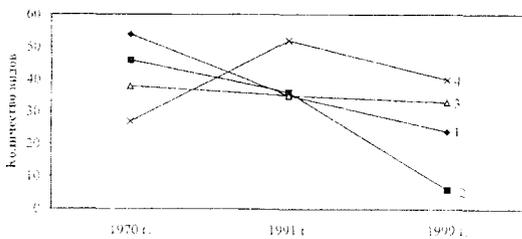


Рис. 5. Изменение соотношения массовых (1), часто (2), редко (3) и единично (4) встречающихся видов во всей флоре Авачинской губы

Ниже приводятся данные по изменению ценотической роли видов, которые в исходной флоре Авачинской губы были массовыми (табл. 5.8) и редко встречающимися (табл. 5.9).

Как видно из табл. 5.8, большинство Chlorophyta, относившихся в 1970 г. к массовым видам, в современной флоре остались массовыми. К 1999 г. исчез только один вид зеленых водорослей — *Prasiola*. В то же время большинство прежде массовых бурых и красных водорослей в горле губы стали редкими, а во внутренней части вовсе исчезли. Так, из горла губы исчезло 6, а из внутренней части 24 вида, бывших прежде массовыми.

Анализ изменений ценотической роли редких видов показывает, что большинство из них исчезли из флоры губы или еще больше сократили свое присутствие. Вместе с тем один вид не изменил свою ценотическую роль, а один, бывший прежде редким, стал массовым.

Представлялось интересным определить принадлежность видов-доминантов растительных ассоциаций исходной флоры Авачинской губы к разным сапробным группам и выяснить количественное соотношение Rhodophyta, Phaeophyta и Chlorophyta в каждом сапробном комплексе (табл. 5.10). Определение массовых видов водорослей было проведено на основании аннотированного списка (см. гл. 3). Общее их количество составило 54 вида, из них 39 являлись видами-доминантами растительных сообществ.

Таблица 5.8

Изменение ценотической роли массовых видов исходной флоры Авачинской губы к 1999 г.

Район	Количественные характеристики видов	<i>Chlorophyta</i>	<i>Phaeophyta</i>	<i>Rhodophyta</i>	Флора в целом
Горло губы	Массовые, поясообразующие	7	3	2	12
	Встречаются часто	1	-	3	4
	Встречаются редко	1	8	10	19
	Единичные	-	4	7	11
	Исчезли	-	1	5	6
Внутренняя часть	Массовые, поясообразующие	7	4	2	13
	Встречаются часто	1	-	1	2
	Встречаются редко	-	3	3	6
	Единичные	-	3	5	8
	Исчезли	1	6	17	24

Из 39 доминантов 12 видов принадлежали к отделу Rhodophyta, 21 – к Phaeophyta и 6 – к Chlorophyta.

Из приведенных в табл. 5.10 данных видно, что среди видов-доминантов растительных ассоциаций, на полисапробные виды приходится более половины – 54%

Таблица 5.9

Изменение ценотической роли редких видов исходной флоры Авачинской губы к 1999 г.

Район	Количественные характеристики видов	<i>Chlorophyta</i>	<i>Phaeophyta</i>	<i>Rhodophyta</i>	Флора в целом
Горло губы	Массовые, поясообразующие	-	1	-	1
	Встречаются часто	1	-	-	1
	Встречаются редко	2	1	-	3
	Единичные	1	-	8	8
	Исчезли	-	7	13	20
Внутренняя часть	Массовые, поясообразующие	-	1	-	1
	Встречаются часто	1	-	-	1
	Встречаются редко	1	-	1	2
	Единичные	3	-	4	7
	Исчезли	1	6	13	20

Мезо-, олиго- и стеносапробные виды составляют почти равные группы. Самыми многочисленными среди полисапробных видов-доминантов являются бурые водоросли: (44,4%), а самыми малочисленными – красные (22%). Виды-доминанты растительных ассоциаций из отдела Chlorophyta на 100% входят в группу полисапробных видов.

Полисапробные бурые водоросли, формирующие основу растительного покрова в разных зонах шельфа, составляют только 40% (20 видов) от общего количества наиболее устойчивых к загрязнению представителей этого отдела.

Таблица 5.10

Таксономический состав разных по сапробности групп видов среди доминантов растительных ассоциаций Авачинской губы

Группы видов	Зеленые	Бурые	Красные	Общее количество
Полисапробные	6	8	4	18
Доля от всех видов в отделе, %	100	40	33,4	–
Доля от всех полисапробных видов, %	33,3	44,4	22,2	54
Мезосапробные	–	5	3	8
Доля от всех видов в отделе, %	–	20	25	–
Доля от всех мезосапробных видов, %	–	57,2	42,8	24
Олигосапробные	–	5	2	7
Доля от всех видов в отделе, %	–	25	16,6	–
Доля от всех олигосапробных видов, %	–	23,8	16,7	18
Стеносапробные	–	3	3	6
Доля от всех видов в отделе, %	–	15	25	–
Доля от всех стеносапробных видов, %	–	50	50	15,4

В целом следует отметить, что суммарное количество олиго- и стеносапробных массовых видов составляет одну треть от их общего количества. На первых этапах хронического загрязнения постепенное снижение их ценотической роли и последующее исчезновение из состава флоры происходит на фоне увеличения ценотической роли и общей биомассы у более многочисленных представителей поли- и мезосапробных видов. пышное развитие поли- и мезосапробных видов и их высокие продукционные характеристики маскируют тревожные симптомы начальной деградации альгоценозов.

Своеобразие любой флоры определяется наличием в ней оригинальных элементов (Клочкова, 1996а, 1998). К таким элементам относятся, например, виды монотипических родов и семейств, а также виды, характеризующиеся наиболее узкими ареалами (монотипическими родами являются роды, которые включают только один вид, а монотипическими семействами, соответственно, семейства, которые включают только один род). Таким образом, разнообразие родов, к которым принадлежали виды-доминанты естественной флоры, определяло другую важную характеристику ее биоразнообразия – таксономическую пестроту. Она снижается с исчезновением монотипических родов и семейств и узкоареальных видов.

Аналогичный анализ был проведен для устойчивых и неустойчивых к загрязнению групп видов. Анализ родового состава этих групп на наличие в них монотипических родов показал, что в группе неустойчивых видов он значительно богаче, чем в группе устойчивых. Количество монотипических родов среди неустойчивых видов составляет 18, а среди устойчивых – только 2. Это объясняет тот факт, что при антропогенной трансформации флоры уменьшение числа видов сопровождается снижением таксономической пестроты и выпадением из нее оригинальных элементов.

Фитогеографический состав флоры наряду с таксономической пестротой является важной характеристикой разнообразия в ней видов с разной термотолерантностью. Аре-

алогический анализ, проведенный для флоры Авачинской губы в 1970 г., показывает, что среди устойчивых к загрязнению видов, как этого и следовало ожидать, подавляющее большинство имеют очень широкие ареалы. На долю узкоареальных (азиатских, высокобореальных) видов в этой группе приходится только 15,9%. Среди узкоареальных видов неустойчивых видов вдвое больше, чем устойчивых. Поэтому понятно, что в ходе антропогенной трансформации флора в первую очередь теряет наиболее оригинальные фитогеографические элементы — узкоареальные виды.

Еще одной важнейшей характеристикой биоразнообразия является морфологическое разнообразие видов. Нашими ранними исследованиями было показано, что структура морфологического разнообразия дальневосточных флор (соотношение групп видов с разной морфологией) в пределах бореального района остается относительно постоянной (Клочкова, 1998). Было также установлено, что флоры всех морей Дальнего Востока обязательно включают виды со сложной морфолого-анатомической организацией таллома, имеющие сложный детерминированный рост. Все они, как правило, многолетние. Эти виды формируют структурный каркас сообществ и определяют высокий уровень первичной продукции. Они также определяют стабильность и относительный консерватизм сообществ.

Корковые водоросли, как уже указывалось выше, при невысокой продуктивности выполняют чрезвычайно важную стабилизирующую роль. Они препятствуют развитию эфемерных видов водорослей и беспозвоночных животных. Наряду с видами, выполняющими стабилизирующую роль, любая флора включает виды с примитивной морфолого-анатомической организацией. Они, как правило, имеют короткие жизненные циклы. Эти виды обеспечивают сезонную и многолетнюю изменчивость структуры фитоценозов. Для равновесных, климаксных сообществ макрофитобентоса характерно сбалансированное количественное соотношение всех видов, которое формируется в результате длительного ценогенеза. Устойчивые климаксные сообщества макрофитобентоса являются высшей ступенью развития растительности, где каждый вид выполняет свою определенную роль. В естественных условиях среды такие сообщества практически не изменяются.

Изучение морфологического разнообразия среди устойчивых и неустойчивых групп видов естественной флоры Авачинской губы, показывает, что в группе устойчивых к загрязнению видов наблюдалось меньшее разнообразие морфотипов, чем в группе неустойчивых. Вместе с тем эта группа включала практически все морфотипы, выделенные нами для флоры морей российского Дальнего Востока (Клочкова, 1998). Чтобы определить, в каком направлении изменилось морфологическое разнообразие флоры Авачинской губы под воздействием загрязнения, мы разделили все морфотипы видов исходной флоры на две большие группы: примитивные и сложно организованные. К примитивным видам отнесены представители разных отделов, являющие собой одноклеточные слоевища, неразветвленные нити, одно-двухслойные пластинки, однорядные нитчатые кустики с ветвями неограниченного роста, растения, имеющие вид трубок с однослойными стенками, стелющиеся разветвленные нити. В группу сложно организованных видов включены все остальные водоросли, характеризующиеся сложно детерминированным нитчатым или псевдопаренхимным строением и имеющие вид всевозможных ложноканевых кустика, корок и т.д.

В естественной флоре Авачинской губы примитивную организацию слоевищ имели 64 вида, что составляет 38,8% (табл. 5.11). Сложно организованные слоевища имели 101 вид, или 61,2% от всей флоры губы. Из них 20 видов (в основном представители порядков *Laminariales* и *Ceramiales*) имели слоевища с наиболее сложной анатомической и морфологической дифференциацией. В ходе анализа было определено количе-

ство устойчивых и неустойчивых к загрязнению видов в группах примитивных и сложно организованных. Полученные данные показывают, что в группе просто организованных, примитивных по морфологической организации, видов устойчивые и неустойчивые к загрязнению составляют 67,2 и 32,8% соответственно, в группе сложноорганизованных видов — 29,7 и 70,3%. Доминирование в первой группе просто организованных видов, а во второй — сложно организованных объясняет причины резкого обеднения морфологического разнообразия под воздействием загрязнения и сохранения в макрофитобентосе, претерпевшем антропогенную трансформацию, видов с примитивной организацией.

К 1991 г. соотношение между примитивными и сложноорганизованными видами практически не изменилось (табл. 5.11).

К 1999 г. во всей флоре губы произошло значительное изменение соотношений групп с разной морфологией и содержания в них устойчивых и неустойчивых видов. Количество видов с примитивной морфологией уменьшилось на 16 и составило 48 видов (46,6%), а со сложной морфологией сократилось на 46 и составило 55 видов, или 53,4% от всей флоры 1999 г. К этому времени изменились и соотношения устойчивых и неустойчивых к загрязнению видов в группах с разной морфологией. Из 48 примитивных видов доля устойчивых составила 83,3%, а неустойчивых — 16,7%. Из 55 сохранившихся к этому времени сложноорганизованных видов доля устойчивых составила 43,6%, а неустойчивых — 56,4%.

Полученные данные свидетельствуют о том, что при загрязнении среды в первую очередь выпадали виды, имеющие сложную организацию таллома. Простота организации слоевищ у оставшихся видов с примитивной морфологией обеспечивает им широкую адаптивную способность и пластичность. Антропогенная трансформация флоры, следовательно, выражается не только в уменьшении численности видов, но и резком сокращении ее разнообразия по составу морфоэко-типов. Она приводит к доминированию видов с примитивной организацией слоевищ.

Оптимальная пространственная структура сообществ макрофитобентоса является одним из условий, необходимых для максимального использования ресурсов среды (Константинов, 1986). Усложнение организации сообществ ведет к повышению биоразнообразия как по числу родов, видов, таксонов, так и по другим характеристикам. Размеры слоевищ видов-доминантов дают возможность косвенно судить о продуктивности сообществ. В связи с этим представлялось интересным определить, какие по размерным характеристикам виды составляют группы устойчивых и неустойчивых к загрязнению.

Для проведения такого анализа все виды были разделены на 9 размерных групп: 1 — имеющие микроскопические размеры; 2 — слоевища до 0,5 см длиной или 0,5 см в поперечнике (корки); 3 — слоевища до 1 см длиной или 1 см в поперечнике; 4 — слоевища до 5 см длиной или 5 см в поперечнике; 5 — слоевища до 10 см длиной или 10 см в поперечнике; 6 — слоевища до 20 см длиной или 20 см в поперечнике; 7 — слоевища до 50 см длиной или 50 см в поперечнике; 8 — слоевища до 1 м длиной; 9 — слоевища более 1 м длиной.

При распределении видов по группам учитывались не максимальные, а средние размеры зрелых растений, собранных в естественной среде. У многолетних растений за среднюю длину слоевищ или средний поперечник (для корковых видов) брались размеры, свойственные наиболее зрелым особям. В табл. 5.12 приводятся данные анализа размерного разнообразия в группах устойчивых и неустойчивых к загрязнению видов.

Во флоре Авачинской губы широко представлены виды, максимальная длина которых колеблется от 10 до 50 см (табл. 5.12). Их количество среди устойчивых и неустойчивых видов почти равно (46 и 45 соответственно). Высокое содержание среди устойчивых к загрязнению видов представителей флоры с большими размерами слоевищ объясняет то, что на первых этапах антропогенной трансформации макрофитобентоса изменение видового состава, происходящее в основном за счет выпадения неустойчивых видов, не сопровождается изменением размерного разнообразия структуры сообществ. Наши исследования показывают, что на этом этапе деградации альгоценозов, когда флора начинает терять неустойчивые к загрязнению виды, изменения общей биомассы водорослей почти не наблюдается.

Таблица 5.11

Соотношение устойчивых и неустойчивых к загрязнению видов флоры Авачинской губы в группах с примитивной и сложной организацией слоевища

Группа видов	1970 г.				1991 г.				1999 г.			
	Примитивные		Сложноорганизованные		Примитивные		Сложноорганизованные		Примитивные		Сложноорганизованные	
	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%
Устойчивые	43	67,2	30	29,7	42	67,7	30	31,2	40	83,3	24	43,6
Неустойчивые	21	32,8	71	70,3	20	32,3	66	68,7	8	16,7	31	56,4
Вся флора	64	38,8	101	61,2	62	39,2	96	60,8	48	46,6	55	53,4

В значительной мере это происходит за счет перестройки функционирования альгосистемы эпифит–базифит. Известно, что растение–хозяин и его эпифит – это взаимно адаптированные (коадаптированные) части единой системы эпифитной сингузии (Завалко, 1985). При изменении внешних условий среды, например содержания

Таблица 5.12

Количество устойчивых и неустойчивых к загрязнению видов флоры Авачинской губы в группах видов, характеризующихся разными размерами слоевища

Группа видов	Размерные группы видов								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Устойчивые	2	2	3	6	18	11	20	4	7
Неустойчивые	4	4	5	11	16	34	12	1	5
Вся флора	6	6	8	17	34	45	32	5	12

в воде биогенов, их многосторонняя и многоуровневая взаимная приспособленность обеспечивает высокую стабильность большинства ее параметров, включая и продуктивность. Эпифитами во флоре Авачинской губы чаще всего выступают виды–эфемеры, характеризующиеся высокими темпами роста. В большинстве случаев это ульвовые или эктокарповые.

В эвтрофной среде эпифиты способны покрывать почти все слоевище базифита. Создается впечатление, что растение-хозяин испытывает сильное угнетение из-за недостатка света, и его продукционные показатели резко снижаются. Однако это не совсем так, поскольку в данном случае наблюдается коадаптация. Базифитные растения, как правило, являются многолетниками или имеют более длительные, чем у эпифитов, сроки развития. В физиологическом отношении они гораздо менее активны, чем их обрастатели. Активность контакта и площадь соприкосновения с внешней средой у эпифитов значительно больше, чем у растения-хозяина. Таллом эпифита можно сравнить с облаком взвешенных одноклеточных, получающих выгоду от своего пространственного расположения (Завалко, 1985). Поэтому альгосистема базифит–эпифит, характеризуется высокой продуктивностью за счет жизнедеятельности эпифитов, несмотря на ингибицию роста у базифита.

На последующих этапах деградации уровень первичной продукции базифитов и их размерные характеристики катастрофически снижаются. В Авачинской губе этот процесс наиболее подробно был изучен для *Laminaria bongardiana* (Березовская, 1999). Уровень продукции эпифитной синузии также резко падает, главным образом за счет выпадения из состава флоры видов, играющих роль базифитов. При этом в течение длительного времени основной структурный каркас литоральных и сублиторальных сообществ остается прежним за счет сохранения во флоре отдельных видов *Laminaria*, *Alaria* и *Fucus*.

Даже при очень сильном загрязнении на литорали Авачинской губы сохраняются *Fucus evanesces*, формирующий основную биомассу в этой зоне шельфа, а в сублиторали – три высокопродуктивных вида: *Laminaria bongardiana*, *Alaria marginata* и *Alaria angusta*. Это свидетельствует о существовании устойчивых механизмов поддержания такой продуктивной структуры макрофитобентоса, которая обеспечивает уровень продукции. Только на самых последних этапах ее деградации, после исчезновения мезосапробных и полисапробных видов водорослей, характеризующихся крупными размерами слоевища, в фитобентосе начинается безраздельное господство малопродуктивных нитчатых видов.

Существенной характеристикой биологического разнообразия флоры является присутствие в ней видов с разной длительностью вегетационного периода. Данные о жизненных циклах отдельных видов макрофитов дальневосточных морей и сезонной смене доминантов сообществ немногочисленны (Макиенко, 1975; Перестенко, 1976, 1980, 1988; Гусарова, 1988; Кафанов, Жуков, 1993; N. Klochkova, T. Klochkova, 2001). Разные авторы предлагают различные классификации видов по длительности вегетационного периода.

Для изучения изменения соотношения видов с разной длительностью онтогенеза в группах устойчивых и неустойчивых к загрязнению мы используем наиболее простое деление водорослей на многолетние, однолетние и эфемерные (см. гл. 3). Среди многолетних видов выделяем собственно многолетние, у которых большая часть таллома сохраняется более одного года, и ложномноголетние. Последние, как правило, характеризуются диморфным строением, т. е. имеют распростертую корку и вертикальные побеги. В определенное время года, после завершения вегетации, у них разрушается вертикальная часть слоевища. Растение сохраняется только в виде базальной корки с остатками вертикальных побегов или без них.

Абсолютными рекордсменами по продолжительности жизни во флоре Авачинской губы являются ламинариевая водоросль *Thalassiophyllum clathrus*, которая, по нашим данным, может жить более 10 лет (Клочкова, Березовская, 1997), и

кораллиновая *Clathromorphum nereostratum*, срок вегетации которой может достигать нескольких десятков лет (Lebednik, 1977).

Слоевница однолетних растений существуют в течение всего или почти всего года. Среди однолетних можно выделить сезонные виды, у которых в какой-то период года сохраняются только остатки слоевищ, и асезонные, существующие круглогодично в форме перекрывающихся генераций (Кафанов, Жуков, 1993). Слоевница эфемерных видов существуют очень недолго — в течение нескольких месяцев или даже нескольких недель. Столь краткие жизненные периоды имеют, например, эпифиты *Zostera: Kornmannia zostericola*, *Halothrix lumbricalis*, что обусловлено короткой продолжительностью жизни листьев зостеры (В.Н. Лысенко, устное сообщение).

Деление видов на однолетние и эфемерные иногда бывает затруднительным, поскольку один и тот же вид в разных экологических условиях может иметь разную продолжительность жизни. Кроме того, часто случается, что асезонные эфемеры, изменяя глубину произрастания, продлевают сроки своего присутствия в данном районе. Это также затрудняет определение продолжительности жизни вида.

Возрастная структура в естественной флоре Авачинской губы выглядела следующим образом:

- многолетние виды, определявшие стабильность сообществ, составляли 58 видов (35,1%);
- ложные многолетники — 9 видов (5,5%);
- однолетние виды — 37 видов (22,4%);
- эфемеры — 61 вид (37%).

Скорость антропогенных перестроек альгоценозов во многом зависит от продолжительности жизни входящих в их состав водорослей. Соотношение видов с разными сроками вегетации различно в группах устойчивых и неустойчивых к загрязнению видов (табл. 5.13).

Таблица 5.13

Возрастной (по срокам вегетации) состав устойчивых и неустойчивых к загрязнению видов во флоре Авачинской губы

Группы видов	Сроки вегетации			
	Эфемеры	Однолетние	Многолетние	Ложные многолетние
Устойчивые	38	17	17	1
Неустойчивые	23	20	41	8

Из данных, приведенных в табл. 5.13, видно, что среди устойчивых видов почти 2/3 составляют эфемеры, а среди неустойчивых почти 2/3 приходится на долю многолетников. Это говорит о том, что деструкция растительных сообществ, выражающаяся в выпадении видов, слабо приспособленных к загрязнению, приводит к увеличению роли эфемерных полисапробных видов. Кроме того, присутствие среди полисапробных и мезосапробных видов многолетников обеспечивает относительную устойчивость литоральных и сублиторальных сообществ макрофитобентоса. Действительно, наши исследования показывают, что сохранение ламинариевых (*Laminaria bongardiana* + *Alaria marginata*) во многом способствуют сохранению сублиторальной растительности, а относительно длительное сохранение полисапробного вида *Fucus evanescent* обеспечивает сложную многоярусную структуру макрофитобентоса литоральной зоны.

Интересно отметить следующее. Среди 24 поли- и мезосапробных видов с примитивными биоморфами 23 являются сезонными эфемерами. Среди олиго- и стеносапробных видов встречаются виды с разными биоморфами: кладомными кустиками (3 вида), корками (4 вида) и сложно дифференцированными пластинами (6 видов). При этом только два вида, неустойчивые к загрязнению, являются сезонными эфемерами. Остальные относятся к одно- или многолетникам. В этом проявляется общебиологическая закономерность: более адаптированными являются организмы с коротким периодом онтогенеза и относительно быстрым чередованием поколений (Яблочкин, Юсупов, 1989).

Изучение антропогенной трансформации флоры Авачинской губы и изменения ее биоразнообразия позволяет сделать следующие заключения. В условиях загрязнения изменения таксономической структуры флоры идут в направлении сокращения общего числа видов. Это сокращение сопровождается резким уменьшением таксономической пестроты флоры. Изменения фитогеографической структуры выражены прежде всего в выпадении из состава флоры узкоареальных видов, составляющих ее оригинальный элемент, и превращении ее в комплекс банальных видов, имеющих широкое распространение в Мировом океане. Изменения морфологического разнообразия во флоре в первую очередь идут в направлении выпадения видов, характеризующихся сложным строением. Как правило, это многолетники. Виды, приспособленные к загрязнению, в подавляющем большинстве отличаются примитивной морфологией и коротким периодом вегетации. Размерная структура и общая биомасса сообществ в течение длительного времени имеют тенденцию к сохранению даже при активно протекающих процессах антропогенной трансформации.

В целом антропогенное загрязнение приводит к резкому снижению биоразнообразия флоры и вычлениению из нее видов, характеризующихся признаками, придающими ей оригинальность и самобытность.

Растительный покров Авачинской губы в отличие от флористического богатства длительное время сохранял свое относительное постоянство за счет сохранения структурного каркаса макрофитобентоса. Большинство ассоциаций водорослей, составлявших растительность, подвергались трансформации за счет снижения видового разнообразия, замещения олиго- и стеносапробных видов на полисапробные. Однако виды-доминанты в большинстве случаев достаточно долго сохраняли свое присутствие. На первых этапах антропогенной трансформации растительности общий уровень продукции альгоценозов поддерживался за счет изменения размерно-возрастной структуры и стратегии развития популяций массовых высокопродуктивных видов. При этом большое значение имело усиление роли эпифитной синузии. Однако при длительном хроническом загрязнении, при ухудшении физико-химических факторов окружающей среды наступает практически полное разрушение растительного покрова.

Настоящее исследование проводилось в одном небольшом в масштабах побережья морей Дальнего Востока районе. Однако по видовому составу и разнообразию сообществ он вполне сопоставим со многими конкретными флорами, выделенными в пределах Дальневосточного региона, и может рассматриваться как их аналог. Ю.А. Израэль и А.В. Цыбань (1989) указывают, что понимание долгопериодных трендов природных процессов имеет большое значение для оценки крупномасштабных явлений. Установленные нами закономерности антропогенной деструкции флоры имеют универсальный характер и являются общими для всех высокобореальных альгофлор. Зная их, можно прогнозировать возможное течение процессов антропогенной трансформации в других районах бореальной зоны северо-западной Пацифики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В книге показано, каким образом происходило изменение флоры водорослей у разных участков побережья Авачинской губы. Анализ данных свидетельствует, что адаптивные стратегии отдельных видов и отдельных сообществ макрофитов чрезвычайно различны. Это позволяет водорослям приспосабливаться к длительному хроническому загрязнению. Залповое воздействие поллютантов по сравнению с хроническим оказывается более неблагоприятным, особенно усиливается гидрологическими факторами, как, например, в горле Авачинской губы.

Сопоставление данных по загрязнению Авачинской губы и изменению состава и структуры макрофитобентоса показывает, что в разные периоды эти процессы имели разнонаправленный характер. Вначале, когда антропогенное загрязнение стало возрастать и химический состав вод ухудшаться, макрофитобентос, напротив, увеличил общую продукцию за счет активной вегетации мезо- и полисапробных видов. Незначительное выпадение из флоры редких и единичных видов внешне особо не меняло картины. В это время гидрохимические и гидробиологические показатели состояния водоема не сочетались друг с другом: загрязнение нарастало, а продуктивность не снижалась и даже, напротив, несколько увеличилась.

Последующее усиление загрязнения и его пролонгированное действие начали вызывать процессы деструкции макрофитобентоса не только на фитоценологическом уровне, но и на флористическом. В этот период одновременно с ухудшением гидрохимических компонентов воды ухудшалось морфофизиологическое состояние самих растений, их популяций и сообществ. У макрофитобентоса как биологической системы включились разнообразные механизмы адаптации к неблагоприятным воздействиям среды. И гидрохимические, и гидробиологические показатели свидетельствовали об ухудшении среды обитания и биоты, однако биота водоема еще сохраняла резервы к самовосстановлению. В это время наблюдалась парадоксальная ситуация: воды Авачинской губы по уровню загрязненности классифицировались как «очень грязные», но состав и структура макрофитобентоса оставались еще достаточно сложными.

В последнее десятилетие в связи с изменением в стране социально-экономической ситуации загрязнение вод в Авачинской губе резко уменьшилось. Однако, несмотря на улучшение качества водной среды, процессы деструкции макрофитобентоса продолжались и приобрели обвальный характер. В этот период они вышли на уровень, при котором флора губы уже не представляла собой ту дискретную надорганизменную единицу биоты, которая способна к самовосстановлению. Происходившие изменения определялись уже не столько гидрохимическими факторами, сколько логикой процессов, запущенных в прошлые годы и связанных с дисбалансом поступления, потребления и трансформации органических веществ в экосистеме, а также с разрушением ее автотрофного компонента. К этому стоит добавить, что хроническое воздействие поллютантов ухудшило генотип оставшихся в Авачинской губе популяций водорослей.

На этом этапе трансформации макрофитобентоса гидрохимические и гидробиологические показатели в экосистеме, как и в самом начале, характеризуют экологическую ситуацию по-разному: одни свидетельствуют о ее улучшении, другие — об ухудшении. Вновь наблюдается парадоксальная ситуация, когда качество

окружающей среды становится лучше, а состояние водорослевого пояса в целом ухудшается. В то же время снижение уровня химического загрязнения вод оказалось благоприятным для поддержания в некоторых районах губы сообществ *Fucus evanescens* и ламинариевых водорослей. Вместе с тем процессы разрушения макрофитобентоса продолжаются и в настоящее время.

Представление о том, что биотическая составляющая в природных экосистемах является более консервативной, чем абиотическая, не ново. В ходе проведенных исследований мы подтвердили это еще раз для прибрежных морских экосистем. Настоящая монография была бы незаконченной, если бы авторы не высказали своей точки зрения на перспективы восстановления прибрежного пояса макрофитов и вместе с ним былого биоразнообразия флоры в мелководной зоне шельфа Авачинской губы.

С уверенностью можно говорить о том, что при существующем уровне биоразнообразия, нынешнем состоянии популяций и организмов, а также вследствие очень высокой заиленности дна макрофитобентос утратил способность к активному самовосстановлению. Для его восстановления необходимо проведение биорекультивационных работ, сокращение поступления загрязняющих веществ и особенно предотвращение их залповых выбросов. Решение этих задач позволит сохранить Авачинскую губу одним из уникальных водоемов Камчатки.

ЛИТЕРАТУРА

- Авилова С.Д., Авилов В.И.* Оценка экологического состояния водных объектов по биохимическим показателям: Метод. указания. М., 1997. 35 с.
- Алекин О.А.* Химия океана. Л.: Гидрометеиздат, 1966. 248 с.
- Афанасьева Н.А.* Самоочищение морских вод от анионных поверхностно-активных веществ // Тр. ГОИН. 1978. Вып. 128. С. 82-90.
- Бажанов П.В.* Течения Авачинской губы и некоторые данные о течениях Авачинского залива. Петропавловск-Камчатский: ГФД КУГКС, 1943. 18 с. (Рукопись).
- Березовская В.А.* Сезонные изменения двуокиси углерода как источника углерода первичной продукции Авачинской губы // Пути развития предприятий рыбной промышленности Камчатки: Тез. докл. науч.-техн. конф. Петропавловск-Камчатский, 1985. С. 30.
- Березовская В.А.* Гидрохимический режим Авачинской губы: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Ростов-на-Дону, 1988. 25 с.
- Березовская В.А., Клочкова Н.Г.* Накопление тяжелых металлов водорослями // Возможности использования *Laminaria bongardiana* для оценки техногенного загрязнения: Тез. докл. науч.-техн. конф. проф.-преп. состава и сотрудников ПКВМУ. Петропавловск-Камчатский, 1995. С. 72-73.
- Березовская В.А., Ляндзберг Р.А.* Влияние речного стока на экологическое состояние Авачинской губы // Сборник научных статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский; Токио: Госкомкамчатэкологии, 1998. С. 79-84.
- Березовская В.А., Клочкова Н.Г.* Содержание кислорода, биогенных и загрязняющих веществ в воде Авачинской губы // Сборник научных статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский; Токио: Госкомкамчатэкологии, 1998. С. 19-26.
- Березовская В.А.* Изменение морфологических характеристик у *Laminaria bongardiana* под влиянием загрязнения // Проблемы сохранения и рационального использования биоресурсов Камчатки: Тез. докл. науч.-практ. конф. Петропавловск-Камчатский: Госкомэкология, 1994. С. 44.
- Березовская В.А., Клочкова Н.Г.* Изменение стратегии жизненного цикла *Laminaria bongardiana* в неблагоприятных условиях // Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов: Тез. докл. конф. «Инрыбпром-2000». СПб, 2000. Т. 1. С. 60-63.
- Бересков Г.Н.* Периодический закон и каталитические свойства элементов // Сто лет периодического закона химических элементов. М.: Наука, 1971. С. 231-241.
- Богданов К.Т.* Приливы Тихого океана // Тр. ИОАН. 1962а. Т. 60. С. 142-160.
- Богданов К.Т.* Распределение полусуточных приливных волн по акватории Тихого океана // Океанич. исслед. 1962б. № 5. С. 5-18.
- Бойченко Е.А.* Соединения поливалентных металлов в эволюции метаболизма растений. Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. М.: Наука, 1974. С. 48-60.
- Бойченко Е.А.* Комплексные соединения с липидами в эволюции металлоферментов. Журн. эволюцион. биохимии и физиологии. 1976. Т. 12, № 1. С. 3-7.
- Брагинский Л.П.* Некоторые принципы классификации пресноводных экосистем по уровням токсического загрязнения // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, № 3. С. 65-73.
- Брагинский Л.П., Комаровский Ф.Я., Щербань Э.Р., Линник П.Н., Осипов Л.Ф.* Эколого-токсикологическая ситуация в водной среде. Основные принципы оценки и прогнозирования // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 6. С. 91-101.
- Бруевич С.В., Люцарев С.В.* Двуокись углерода в атмосфере над Тихим и Индийскими океанами и северным Причерноморьем // Тр. ИОАН. 1964. Т. 67. С. 7-40.
- Бурдин К.С.* Теоретические и прикладные аспекты биологического мониторинга загрязнения морской среды // Разработка и внедрение на комплексных фоновых станциях методов биологического мониторинга. Рига: Зинатне, 1982. С. 46.

- Бурдин К.С. Основы биологического мониторинга. М.: Изд-во МГУ, 1985. 158 с.
- Бурдин К.С., Крупина М.В., Савельев И.Б. Макроводоросли Черного моря как объекты для биогеохимического мониторинга тяжелых металлов // Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1982. Вып. 7. С. 139–149.
- Бурдин К.С., Полякова Е.Е. Распределение тяжелых металлов по частям таллома дальневосточных зеленых водорослей // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1984. № 4. С. 34–39.
- Бурдин К.С., Крупина М.В., Савельев И.Б. Физиологические механизмы накопления тяжелых металлов морскими водорослями // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1990. № 2. С. 35.
- Бурдин К.С., Золотухина Е.Ю. Тяжелые металлы в водных растениях (аккумуляция и токсичность). М.: Диалог МГУ, 1998. 202 с.
- Бурковский И.В., Азовский А.И., Столяров А.П., Обридко С.В. Структура макробентоса беломорской литорали при выраженном градиенте факторов среды // Журн. общ. биол. М.: Наука, 1995. Т. 56, № 1. С. 59–70.
- Вербина Н.М. Гидромикробиология. М.: Пищ. пром-сть, 1980. 283 с.
- Виноградов К.А. Фауна прикамчатских вод Тихого океана (преимущественно по материалам, собранным автором в 1932–1935 гг. в районе Авачинской губы и Кроноцкого залива): Дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1946. 783 с.
- Виноградова К.Л. К анатомии рода *Petalonia* Derb. et Sol. (*Scytosiphonales*) // Новости сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 28–31.
- Виноградова К.Л. Ульвовые водоросли (*Chlorophyta*) морей СССР. Л.: Наука, 1974. 112 с.
- Виноградова К.Л., Клочкова Н.Г., Перестенко Л.П. Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части Берингова моря // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М.: Наука, 1978. С. 150–155.
- Виноградова К.Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л.: Наука, 1979. 145 с.
- Виноградова К.Л. К истории формирования морской флоры *Chlorophyta*. Л.: Наука, 1984. 65 с. (Комаровские чтения; Вып. 34).
- Виноградова К.Л. К таксономии *Chaetomorpha cannabina* (Aresch.) Kjellm. // Новости сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 25–27.
- Виноградова Л.А., Васильева В.Н., Дерезюк Н.В., Рязанова Л.Е. Функционирование экосистемы мелководной зоны северо-западной части Черного моря в районах дампинга грунтов // Экологические исследования состояния морской среды и приводной атмосферы: М.: Моск. отдел. Гидрометеоздата, 1992. С. 113–130. (Тр. ГОИН; Вып. 203).
- Владимиров А.М., Ляхин Ю.И., Матвеев Л.Т., Орлов В.Г. Охрана окружающей среды. Л.: Гидрометеоздат, 1991. 424 с.
- Возжинская В.Б. Продукция донных морских водорослей // Экология донного населения шельфовой зоны. М.: ИО АН СССР, 1979. С. 19.
- Возжинская В.Б., Бек Т.А., Щербаков Ф.А., Кузин В.С., Чистикова А.В. Некоторые результаты исследования изменений состава органического вещества макрофитов литорали Белого моря // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 6. С. 929–935.
- Воронихин Н.Н. Морские водоросли Камчатки // Тр. Камчат. экспедиции Ф.П. Рябушинского. Ботан. отд. 1914. Вып. 2. С. 475–524.
- Гапочка Л.Д. Об адаптации водорослей. М.: Изд-во МГУ, 1981. 80 с.
- Герлах С.А. Загрязнение морей. Диагноз и терапия. Л.: Гидрометеоздат, 1985. 264 с.
- Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Продукционные процессы в морских донных экосистемах // Структурно-функциональные исследования морского бентоса. М.: Изд. ИО АН СССР, 1988. С. 64–75.
- Грин М. Металлоорганические соединения переходных элементов. М.: Мир, 1972. 456 с.
- Гурьянова Е.Ф. Закс И., Ушаков П. Литораль западного Мурмана // Исслед. морей СССР. 1930. Вып. 11. С. 47–104.

- Гусарова И. С. Макрофитобентос залива Восток (Японское море) // Комаровские чтения. Владивосток: ДВО АН СССР. 1988. Вып. 35. С. 11–35.
- Гэлстон Ф., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М: Мир. 1983. 549 с.
- Дмитриева Б. Ю., Дмитриев С. М. Симбиотическая микрофлора бурых водорослей рода *Laminaria* как биоиндикатор экологического состояния прибрежных ламинариевых биоценозов // Биол. моря. 1996. Т. 22, № 5. С. 300–305.
- Дроздовская А. О., Черемисинова Т. Г., Тувелева Е. Е. Изучение и перспективы использования эпифитной микрофлоры ламинариевых водорослей в санитарной марикультуре // Биоресурсы морских и пресноводных экосистем: Тез. докл. конф. молодых ученых. Владивосток: ТИПРО, 1995. С. 112–113.
- Елецкий Б. Д., Хосроев В. В. Антропогенное загрязнение прибрежной зоны Черного моря летом 1989 г. // Экология вод прибрежной зоны Черного моря. М.: Изд-во ВНИРО. 1990. С. 234–249.
- Ерохин В. Е., Карнаухов В. Н. Состояние энергетического аппарата макрофитов в норме и при фенольной интоксикации // Экология моря. 1981. Вып. 6. С. 61–66.
- Ефименко А. К. Предисловие // Сборник научных статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский; Токио: Госкомкамчатэкологии, 1998. С. 3–5.
- Завалко С. В. Множественная стабилизация параметров синузии «базифит–эпифит» в морской экосистеме с антропогенным эвтрофированием (экология и прикладные аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1985. 23 с.
- Затучная Б. М., Бакум Т. А. Процессы окисления нефти и нефтепродуктов в морской воде в умеренных широтах // Тр. ГОИН, 1978. Вып. 128. С. 57–69.
- Зенин А. А., Березовская В. А. Антропогенное воздействие на загрязненность Авачинской губы и ее притоков // Тез. докл. 28-го Всесоюз. гидрохим. совещ. Ростов-на-Дону, 1984. С. 18.
- Зенин А. А., Березовская В. А., Ляндзберг Р. А. Содержание биогенных элементов в воде Авачинской губы // Пути развития предприятий рыбной промышленности Камчатки: Тез. докл. науч.-техн. конф. Петропавловск-Камчатский: ПКВМУ, 1985. С. 29.
- Зенин А. А., Белоусова Н. В. Гидрохимический словарь. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 240 с.
- Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 224 с.
- Зинова А. Д. Новые семейства, род и вид у бурых водорослей // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1954. Сер. 2, вып. 9. 224 с.
- Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1955. 220 с.
- Зинова А. Д. Представители семейства *Delesseriaceae* (*Phodophyta*) в северной части Тихого океана // Новости сист. низш. раст. 1965. С. 78–97.
- Зинова А. Д. Новые и интересные виды красных водорослей из дальневосточных морей СССР // Новости сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 82–87.
- Зинова А. Д. О систематическом положении красной водоросли *Nithophyllum* (*Mutigiogramme*) *yezoense* (Yamada et Tokida) Mikami (*Delesseriaceae*) // Новости сист. низш. раст. 1981. Т. 18. С. 10–15.
- Зинова Е. С. Водоросли Камчатки // Исслед. морей СССР. 1933. Вып. 17. С. 7–42.
- Зинова Е. С. Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеан. комитета. 1940. Т. 5. С. 165–243.
- Зинова Е. С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1954. Сер. 2, вып. 9. С. 365–400.
- Зубакина А. Н. Процессы химического и бактериального окисления углеводородов нефтяного происхождения в морской воде при относительно низких температурах // Тр. ГОИН, 1978. Вып. 128. С. 28–36.
- Израэль Ю. А., Цыбань А. В. Об ассимиляционной емкости Мирового океана // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272, № 3. С. 702–705.

- Израэль Ю.А., Цыбань А.В. Антропогенная экология океана. Л.: Гидрометеоздат, 1989. 527 с.
- Ильинский В.В., Измайлов В.В. Процессы естественного очищения арктических вод и льдов от нефтяных углеводородов и роль в них микроорганизмов: годовой цикл натуральных наблюдений // Экологические исследования состояния морской среды и приземной атмосферы: Тр. ГОИН. 1992. Вып. 203. С. 91–101.
- Калугина-Гутник А.А. Значение водорослей-макрофитов в оценке загрязненности воды прибрежной части Черного моря // Океанографические аспекты самоочищения моря от загрязнения. Киев: Наук. думка, 1970. С. 203–217.
- Калугина-Гутник А.А. Макрофитобентос Черного моря. Киев: Наук. думка, 1975. 248 с.
- Камшилов М.М. Норма и патология в функционировании водных экосистем // Теоретические проблемы водной токсикологии. Норма и патология. М.: Наука, 1983. С. 22–25.
- Каплин В.Т., Перельштейн Е.И., Фесенко Н.Г. О механизме самоочищения поверхностных вод суши от фенольных соединений // Гидрохимические материалы. 1966. Т. 42. С. 274–286.
- Кардакова-Преженцева Е.А. Водорослевая растительность Командорских островов // Изв. ТИНРО. 1938. Т. 14. С. 77–108.
- Кафанов А.И., Лысенко В.Н. Биология морской травы *Zostera marina* // Биота и сообщества дальневосточных морей: лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 93–114.
- Кафанов А.И., Жуков В.Е. Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов залива Посыета (Японское море): сезонная изменчивость и пространственная структура. Владивосток: Дальнаука, 1993. 153 с.
- Клочкова Н.Г. Дополнение к флоре Кроноцкого и Авачинского заливов юго-востока Камчатки // Биол. моря. 1977. № 5. С. 24–32.
- Клочкова Н.Г. Кораллиновые водоросли (*Cryptonemiales*, *Rhodophyta*) дальневосточных морей СССР *Bossiella* Silva и *Alatocladia* (Yendo) Johansen // Новости сист. низш. раст. 1980. Т. 17. С. 10–23.
- Клочкова Н.Г. Влияние загрязнения на видовой состав водорослей-макрофитов некоторых районов Татарского пролива // Тез. докл. науч.-практ. конф. «Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курил». Южно-Сахалинск: СахТИНРО, 1984. С. 153–155.
- Клочкова Н.Г., Демешкина Ж.В. Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta*, *Corallinales*) дальневосточных морей СССР. Род *Clathromorphum* Foslie emend. Adey // Новости сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 72–85.
- Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1986. 277 с.
- Клочкова Н.Г., Селиванова О.Н. Виды *Halosaccion* и *Devaleraea* (*Palmariales*, *Rhodophyta*) в дальневосточных морях СССР // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 7. С. 953–958.
- Клочкова Н.Г. Морские водоросли-макрофиты // Редкие растения Камчатской области и их охрана. Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, Камчат. отд-ние, 1993. С. 152–199.
- Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток: Дальнаука, 1996а. 288 с.
- Клочкова Н.Г. Биоразнообразие региональных флор водорослей-макрофитов северо-западной Пацифики // Тез. докл. междунар. конф. по защите, восстановлению и развитию прибрежной зоны российского Дальнего Востока (Владивосток–Находка, 16–17 сентября 1996 г.). Владивосток: Дальнаука, 1996б. С. 35–36.
- Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Экологические исследования в Авачинской губе и некоторые рекомендации по ее оздоровлению // Тез. докл. II рос.-яп. симпоз. «Проблемы экологии и природопользования на Камчатке», Петропавловск-Камчатский, 1996а. С. 13–14.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Загрязнение Авачинской губы и изменение гидрохимических показателей и макрофитобентоса // Тез. докл. междунар. конф. по защите, восстановлению и развитию прибреж. зоны рос. Дальнего Востока. Владивосток, 1996б. С. 12–13.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А., Пыжьянова О.А., Винникова Е.В. Постановка биологического мониторинга в Авачинской губе с целью определения ее загрязнения и поиска путей биорекультивации // Научно-прикладные исследования в Камчатской области: (Сб. реф.). Петропавловск-Камчатский, 1996. Вып. 1. С. 10–14.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. Владивосток: Дальнаука, 1997. 154 с.

Клочкова Н.Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России: Дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 1998. 45 с.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Антропогенная трансформация морской бентосной растительности в Авачинской губе (юго-восточная Камчатка) // Тез. докл. всероссийского съезда «Растения в умеренном климате». Владивосток: Дальнаука, 1998а. С. 129–131.

Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Изменения сублиторальных ассоциаций водорослей в Авачинской губе // Эколого-экономические проблемы рационального природопользования Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КГАРФ, 1998б. С. 33–39.

Козицкая В.Н. Фенольные соединения водорослей и их физиологическая роль (обзор) // Экол. физиол. и биохим. водн. раст. 1989. № 6. С. 54–62.

Коновалов Г.В. «Красные приливы» у восточной Камчатки: (Атлас-справочник). Петропавловск-Камчатский: Камшат, 1994. 55 с.

Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высш. школа, 1986. 472 с.

Копылов Б.И., Павлова В.П. Экология Авачинской губы: источники загрязнения, проблемы, решения, перспективы // Сб. науч. статей по экологии и охране окружающей среды Авачинской бухты. Петропавловск-Камчатский; Токио, 1998. С. 11–18.

Корякова М.Д., Саенко Г.Н. Микроэлементы в макрофитах Японского моря // Океанология. 1981. Т. 21, вып. 2. С. 273–278.

Корякова М.Д. Тяжелые металлы в макрофитах Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1983. 24 с.

Кусакин О.Г. Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне Южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. 1961. Вып. 7. С. 312–343.

Кусакин О.Г. Состав и распределение макробентоса в осушной зоне о-ва Симушир Курильской гряды // Прибрежные сообщества дальневосточных морей. Владивосток: АН СССР, 1976. С. 44–54.

Кусакин О.Г., Иванова М.Б. Берингоморская литораль Чукотки // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М.: Наука, 1978. С. 10–40.

Лебедев В.Л. Граничные поверхности в океане. М.: Изд-во МГУ, 1986. 193 с.

Левченко В.М., Левченко А.В., Березовская В.А., Ляндзберг Р.А. Распределение фосфатов и кремниевой кислоты в водах Авачинской губы // Гидрохимические материалы. 1982. Т. 81. С. 55–59.

Лозовик П.А., Каплин В.Т. Роль биогенных элементов в биохимическом окислении фенолов в природной воде // Гидрохимические материалы. 1980. Т. 68. С. 106–111.

Лозовик П.А., Каплин В.Т. Влияние разбавления на биохимическое окисление фенолов в воде // Гидрохимические материалы. 1982а. Т. 80. С. 93–99.

Лозовик П.А., Каплин В.Т. Влияние кислорода на биохимическое окисление фенолов // Гидрохимические материалы. 1982б. Т. 81. С. 96–100.

Лукьяненко В.И. Экологические ПДК – предельно допустимые колебания естественных факторов водной среды // Экологическая физиология и биохимия рыб: Тез. докл. 7-й Всесоюз. конф., Ярославль, май 1989 г. Ярославль, 1989. Т. 2. С. 15–16.

Лыкова А.К., Смирнов А.И. Самоочищение морских вод от фенолов // Тр. ГОИН. 1978. Вып. 128. С. 70–81.

Лысенко В.Н. Продукция макробентоса сообщества *Zostera marina* в северо-западной части Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1985. 26 с.

Львович А.И. Защита вод от загрязнений. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 168 с.

Макиенко В.Ф. Систематика и филогения дальневосточных водорослей порядка *Gigartinales* (сем. *Gigartinaceae* и сем. *Phyllophoraceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1971. 28 с.

Макиенко В.Ф. Водоросли-макрофиты залива Восток (Японское море) // Биол. моря. 1975. № 2. С. 45–57.

Макиенко В.Ф., Клочкова Н.Г. Макрофиты материкового побережья Татарского пролива // Биология шельфа: Тез. докл. Всесоюз. конф. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 110–111.

Макиенко В.Ф. Об истории изучения *Ahnfeltia plicata* (Huds) Fries. Виды анфельции у дальневосточных берегов СССР // Биология анфельции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 5–14.

Миронов О.Г. Нефтяное загрязнение и жизнь моря. Киев: Наук. думка, 1973. 86 с.

Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Кучеренко М.И., Тархова Э.П. Самоочищение в прибрежной акватории Черного моря. Киев: Наук. думка, 1975. 144 с.

Миронов О.Г., Цымбал И.М. Развитие водорослей-макрофитов в условиях нефтяного загрязнения // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. № 5. 1975. С. 53–56.

Миронов О.Г. Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 127 с.

Михайлов В.И. Поверхностно-активные вещества на границе океан–атмосфера в Северной Атлантике // Экологические исследования состояния морской среды и приводной атмосферы: Тр. ГОИН. 1992. Вып. 203. С. 33–39.

Михайлов С.Р. Значение Авачинской губы в формировании обрастания судов промыслового и транспортного флота // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 83–90.

Нельсон-Смит А. Нефть и экология моря. М.: Прогресс, 1977. 302 с.

Нестерова М.Н. Нефтяные углеводороды в водах Тихого океана // Экологические последствия загрязнения океана. Л.: Гидрометеиздат, 1985. С. 78–86.

Нестерова М.Н., Немировская И.А., Ануфриева Н.М., Маслов В.Ю. Нефтепродукты в поверхностных водах Тихого и Индийского океанов // Тр. сов.-амер. симпоз. Л.: Гидрометеиздат, 1979. С. 129–136.

Никаноров А.М., Жулидов А.В., Покаржевский А.Д. Биомониторинг тяжелых металлов в пресноводных экосистемах. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 117 с.

Нунупаров С.М. Предотвращение загрязнения моря судами. М.: Транспорт, 1979. 336 с.

Ошурков В.В., Бажин А.Г., Буяновский А.И., Иванюшина Е.А., Стрелков В.И., Ржавский А.В. Видовой состав и распределение сообществ бентоса в Авачинской губе // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 4–14.

Павелко В.Л. О методах совершенствования системы гидрохимических наблюдений // Вопросы контроля загрязнения природной среды. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 11–23.

Паймеева Л.Г. Некоторые черты биологии zostеры в заливе Петра Великого // Исследования по биологии рыб и промышленной океанологии. Владивосток: ТИНРО, 1974. Вып. 5. С. 22–29.

Паймеева Л.Г. Темпы роста zostеры морской в заливе Петра Великого // Биологические ресурсы морей Дальнего Востока. Владивосток: ТИНРО, 1975. С. 103–105.

Паймеева Л.Г. Биология *Zostera marina* L. и *Zostera asiatica* Miki в Приморье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1984. 21 с.

Патин С.А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. М.: Пищепромиздат, 1979. 305 с.

Патин С.А. Экологические проблемы освоения нефтегазовых ресурсов морского шельфа. М.: Изд-во ВНИРО, 1997. 350 с.

- Перестенко Л. П. О новых видах *Rhodymenia* Grev. и *Odonthalia* Lyngb. (*Rhodophyta*) // Новости сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 61–69.
- Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (пор. *Cryptonemiales*, *Rhodophyta*) // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 12. С. 1676–1689.
- Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. *Turnerella* Schmitz. *Opuntiella* Kyiin (*Solieriaceae*, *Gigartinales*) // Новости сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 39–50.
- Перестенко Л. П. Род *Odonthalia* в морях Дальнего Востока // Новости сист. низш. раст. 1977. Т. 14. С. 33–41.
- Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. 232 с.
- Перестенко Л. П. Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. I // Новости сист. низш. раст. 1982. Т. 19. С. 16–29.
- Перестенко Л. П. Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. II // Новости сист. низш. раст. 1983а. Т. 20. С. 35–45.
- Перестенко Л. П. Род *Phycodryus* Kütz. и его характерные признаки // Новости сист. низш. раст. 1983б. Т. 20. С. 45–51.
- Перестенко Л. П. Новые виды водорослей дальневосточных морей СССР // Новости сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 41–50.
- Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Новые представители семейства *Crossosagraceae* Perest // Новости сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 88–97.
- Перестенко Л. П. Красные водоросли (*Rhodophyta*) северо-западной части Тихого океана: Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1988. 243 с.
- Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб: Ольга, 1994. 331 с.
- Петров Ю. Е. Систематика некоторых дальневосточных видов *Laminaria* Lamour // Новости сист. низш. раст. 1972. Т. 9. С. 47–58.
- Петров Ю. Е. Род *Alaria* в морях СССР // Новости сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 49–59.
- Петров Ю. Е. Ламинариевые и фукусовые водоросли морей СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1975. 53 с.
- Постельс А., Рупрехт Ф. И. Изображения и описания морских растений, собранных в северном Тихом океане у берегов российских владений в Азии и Америке. СПб, 1840. 22 с.
- Предельно допустимые концентрации вредных веществ в воздухе и воде. Л., 1975. 455 с.
- Редковская З. П. Исследование факторов, влияющих на деструкцию загрязняющих веществ в условиях залива Петра Великого // Тр. ДВНИГМИ. 1979. Вып. 92. С. 42–47.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. М.: Мир, 1990. Т. 2. 344 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Камчатка. Л., 1973. Т. 20. 367 с.
- Савич П. В. Альгологический обезд Авачинской губы в мае 1909 г. // Тр. Камчат. экспедиции Ф. Б. Рябушинского. Ботан. отд. 1914. Вып. 2. С. 451–472.
- Саенко Г. Н. Концентрационная функция современных морских организмов и вопросы палеобиогеохимии // Вопросы палеобиогеохимии. Баку, 1986. С. 30.
- Саенко Г. Н. Металлы и галогены в морских организмах: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: Наука, 1988. 50 с.
- Саенко Г. Н. Металлы и галогены в морских организмах. М.: Наука, 1990. 200 с.
- Северин С. Е., Филиппов П. П., Кочетов Г. А. Металлоэнзимы // Успехи совр. биол. 1970. Т. 69, вып. 2. С. 241–252.
- Селиванова О. Н. Видовой состав и распределение макрофитов восточной Камчатки // I Всесоюз. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии»: Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1987. С. 77.

Селиванова О.Н. Весенний и раннелетний состав бентосной флоры Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) // Биота и сообщества дальневосточных морей. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 84–92.

Сеничкина Л.Г., Чепурнова З.А., Куфтарктова Е.А., Ковригина Н.П. Влияние хозяйственно-бытового загрязнения на гидробиологический и гидрохимический комплекс прибрежной зоны Черного моря // Изменчивость экосистемы Черного моря. М., 1991. С. 322–327.

Скрипник И.А., Саркисова С.А., Рясинцева Н.И. Физиологическое состояние водорослей при ртутном загрязнении // Эксперимент. вод. токсикология (Рига). 1982. № 8. С. 149–154.

Филиппович Ю.Б. Основы биохимии. М.: Высш. школа, 1985. 503 с.

Хайлов К.М. Экологический метаболизм в воде. Киев: Наук. думка, 1967.

Хайлов К.М., Парчевский В.П. Иерархическая регуляция структуры и функций морских растений. Киев: Наук. думка, 1983. 254 с.

Хайлов К.М., Празукин А.В., Завалко С.Д., Измestьева М.А., Рындина Л.В. Морские макрофиты в градиенте бытового эвтрофирования // Вод. ресурсы. 1984. № 5. С. 88–103.

Христофорова Н.К., Маслова Л.М. Сравнительная оценка загрязнения тяжелыми металлами прибрежных вод Атлантики и Западной Пацифики по минеральному составу фукусовых водорослей // Биол. моря. 1983. № 1. С. 3–11.

Христофорова Н.К. Биоиндикация загрязнения морских вод тяжелыми металлами: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1985. 53 с.

Христофорова Н.К. Биоиндикация и мониторинг загрязнения морских вод тяжелыми металлами. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. 192 с.

Христофорова Н.К., Малиновская Т.М. Содержание металлов в фукусах бухты Кратерной (Курильские острова) в связи с условиями существования // Биол. моря. 1995. Т. 21, № 1. С. 77–82.

Цыбань А.В., Симонов А.И. Современные достижения в изучении процессов окисления нефти в море // Тр. ГОИН. 1978. Вып. 128. С. 5–27.

Шлычкова В.В., Архипенко Н.И., Каплин В.Т. Главные процессы самоочищения от катионных синтетических поверхностно-активных веществ в природной воде // Гидрохимические материалы. 1977а. Т. 69. С. 51–55.

Шлычкова В.В., Архипенко Н.И., Каплин В.Т. Роль отдельных факторов в скорости превращения в природных водах катионных поверхностно-активных веществ // Гидрохимические материалы. 1977б. Т. 69. С. 56–62.

Яблоков А.В., Юсуров А.Г. Эволюционное учение. М.: Высш. школа, 1989. 335 с.

Abbott I.A., Hollenberg C.J. Marine algae of California. Stanford. 1976. 827 p.

Atlas R.M., Horowitz A., Busdosh M. Prudhoe crude oil; in Arctic marine ice, water and sediment ecosystem, degradation and interaction with microbial and benthic communities // J. Fish. Res. Board Can. 1978. Vol. 35, N 5. P. 585–590.

Berezovskaya V.A., Klochkova N.G. Pollution of the Avacha bay and changes in its hydrochemical properties and macrophytobenthos // XVIth International Seaweed Symposium: Abstracts, Programs and Directory. Cebu City, Philippines (April 12–17, 1998). 1998. P. 75.

Brown D.H. The effect of Kuwait crude oil and a solvent emulsifier on the metabolism of the marine lichen *Dichina pygmaea* // Mar. Biol. 1972. Vol. 12, N 4. P. 309–315.

Chapman A.R.O. Biology of seaweeds. Levels of organization. Baltimore: Univ. Park press, 1979. 134 p.

Cousteau J.-I. Statement on global marine degradation // Biol. Conservation. 1971. Vol. 1, N 1. P. 15–22.

Feldmann J. Recherches sur la vegetation marine de la Mediterranee. La cote des Alpes // Rev. algol. 1937. Vol. 10. P. 1–339.

Garbary D.J., Hansen Y.I., Scagel R.F. A revised classification of the *Bangiophyceae* (Rhodophyta) // Nova Hedw. 1980. Bd 33. P. 145–166.

Gardner N. L. New *Rhodophyceae* from the Pacific coast of North America. 1–5 // Univ. California Publ. Bot. 1927. Vol. 13, N 16. P. 333–368.

- Hansen G.I., Lindstrom S.L. A morphological study of *Hommersandia maximixarpa* gen. et sp. nov. (*Kallymeniaceae*, *Rhodophyta*) from the North Pacific // J. Phycol. 1984. Vol. 20, N 4. P. 476–488.
- Hawkes M.W., Scagel R.F. The marine algae of British Columbia and northern Washington: division *Rhodophyta* (red algae), class *Rhodophyceae*, order *Palmariales* // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64. P. 1148–1173.
- Inagaki K. A systematic study of the order *Chordariales* from Japan and its vicinity // Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. 1958. Vol. 4, N 2. 197 p.
- Kjellman F.R. The algae of the Arctic Sea // Kongl. Sven. Vetensk. Akad. Handl. 1883. Vol. 20, N 5. P. 1–350.
- Kjellman F.R. Om Beringhafvets algflora. Kongl. Sven. Vetensk. Akad. Handl. 1889. Vol. 23, N 8. P. 1–58.
- Klochkova N.G. Annotated bibliography of marine macroalgae on northwest coast of the Bering Sea and the Southern Kamchatka: the first revision of flora // Algae. 1998. Vol. 13 (4). P. 375–418.
- Klochkova N.G., Klochkova T.A. Long-term changes of vegetational communities and Benthic Algae flora in the Avacha Bay // Monographs on Avacha bay's ecology and environment. Petropavlovsk-Kamchatsky; Tokyo, 1998. P. 137–150.
- Klochkova N.G. The flora and seaweeds resources of Kamchatka // Environmentally Friendly Seaweed Mariculture in the 21 Century. 1999. P. 17–20.
- Klochkova N.G., Berezovskaya V.A. Influence of antropogenic pollution on macrophytobentos of the Avacha bay (Southeast Kamchatka, Russia) // Journ. of Phycol. 2000. V. 36, N 3. P. 37.
- Kogame K. A taxonomic study of Japanese *Scutosophon* (*Scytosiphonales*, *Phaeophyceae*), including two new species // Phycol. Res. 1998. Vol. 46. Issue 1. P. 39–56.
- Krishnamuthy V. A revision of the species of the algae genus *Porphyra* occurring in the Pacific coast of North America // Pacif. Sci. 1972. Vol. 26, N 1. P. 24–49.
- Kurogi M. Systematics of *Porphyra* in Japan // Contrib. to the Syst. of Benthic Marine Algae of the North Pacific. Jap. Phycol. Soc. Kobe, 1972. P. 167–192.
- Kusk K.O. Effects of crude oil and aromatic hydrocarbons on the photosynthesis of three species of *Acrosiphonia* grown in the laboratory // Botan. Mar. 1980. Vol. 23, N 9. P. 587–593.
- Kylin H. The marine red algae in the vicinity of the biological station at Friday Harbor, Wash. // Lunds Univ. Asskr., N.F. Avd. 2. 1925. Vol. 21, N 9. P. 1–87.
- Lebednik P.A. The *Corallinaceae* of northwestern North America. I. *Clathromorphum Foslie* emend. Adey // Syesis. 1977. Vol. 9. P. 59–112.
- Lee I.K. Studies on *Rhodymeniales* from Hokkaido // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 5. (Botany). 1978. Vol. 11, N 1. P. 1–194.
- Lindstrom S.C. *Neodilsea natasha* sp. nov. (*Dumontiaceae*, *Rhodophyta*) with comments on the family // Phycologia. 1984. Vol. 23. P. 29–37.
- Lindstrom S.C., Scagel R.F. The marine algae of British Columbia, northern Washington, and southeast Alaska: division *Rhodophyta* (red algae), class *Rhodophyceae*, order *Gigartinales*, family *Dumontiaceae*, with an introduction to the order *Gigartinales* // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 2202–2232.
- Lindstrom S.C., Cole K.M. A revision of the species of *Porphyra* (*Rhodophyta*, *Bangiales*) occurring in British Columbia and adjacent waters // Can. J. Bot. 1992. Vol. 70. P. 2066–2075.
- Mann K.N. Ecological energetics of the seaweed zone in marine bay on the Atlantic coast of Canada. I. Zonation and biomass of seaweeds // Mar. biol. 1972. Vol. 12, N 1. P. 1.
- Masaki T. Studies on the melobesioideae of Japan // Mam. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1968. Vol. 16. N 2. P. 1–80.
- Masuda M.A. Two species of *Rhodophysema* (*Rhodophyta*) from the Aleutain Islands // Acta Phytotax. Geobot. 1978. Vol. 29, N 6. P. 149–156.
- Masuda M., Ohta M. Taxonomy and life history of *Rhodophysema odonthaliae* sp. nov. (*Rhodophyta*) // Jap. J. Phycol. (Sorui). 1981. Vol. 29. P. 75–89.
- Masuda M. A systematic study of the tribe *Rhodomelaea* (*Rhodomelaceae*, *Rhodophyta*) // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 5. (Botany). 1982. Vol. 12, N 4. P. 209–400.

- Nagai M.* Marine algae of the Kurile islands. I // J. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ. 1940. Vol. 46. Pt 1. P. 1–137.
- Nagai M.* Marine algae of the Kurile islands. II // J. Fac. Agr. Hokkaido Imp. Univ. 1941. Vol. 46, pt 2. P. 139–282.
- Nakamura Y.* Species of the genera *Ceramium* and *Campylaephora* especially those of Northern Japan // Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1965. Vol. 5, N 2. P. 119–180.
- North W.J., Neushul M., Clendenning K.A.* Successive biological changes observed in a marine cove exposed to a large spillage of mineral oil: Proc. Symp. Pollut, Mar. Microorg. Prod. Petrol., Monaco, 1964. Monaco, 1965. P. 333–354.
- Okamura K.* Icones of Japanese algae // Tokyo, 1933. Vol. 7, N 1. P. 1–7.
- Rosenvinge L.K.* The marine algae of Denmark. Part I. Introduction. *Rhodophyceae* I (*Bangiales* and *Nemalionales*) // Kgl. Danske Vidensk. Selskab. Skr., 7, Raekke. 1909. Afd. VII. 1. 151 p.
- Rosenvinge L.K.* The marine algae of Denmark. Part II. *Rhodophyceae* II (*Cryptonemiales*) // Kgl. Danske Vidensk. Selskab. Skr., 7, Raekke. 1917. Afd. VII. 2. P. 155–283.
- Rosenvinge L.K.* On some danish *Phaeophyceae*. Kobenhavn: Ejnar munksgaard, 1935. 42 p. (D.K.D. Vidensk. Selsk. Skrifter, natury, og math. Afd., 9, Raekke, VI, 3).
- Ruprecht F.I.* Algae Ochotensis. St.-Peterburg. 1850. 243 p.
- Ruprecht F.I.* Tange des Ochtskischen Meeres // Sibirische Reise. Botanik / Ed. A. T. von. Meddendorff. St.-Peterburg, 1851. Vol. 1, N 2. P. 193–435.
- Sakai Y.* The species of *Cladophora* from Japan and its vicinity // Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1964. Vol. 5, N 1. P. 1–104.
- Santolaria A., Gorostiaga J.M., Diez I., Secilla A.* Pollution, depth, substratum and seasonality as determining factors in sublittoral marine benthic succession experiment // Phycologia. 1997. Vol. 36, N 4. 98 p.
- Scagel R.F.* Marine algae of British Columbia and Northern Washington. Pt I. *Chlorophyceae* (green algae) // Nat. Mus. Canada. 1966. Bull. 207. Biol. Ser. N 74. 257 p.
- Segawa S.* Colour illustrations of the seaweeds of Japan. Osaka, 1962. 175 p.
- Setchell W.A., Gardner N.L.* The marine algae of the Pacific coast of North America. II. *Chlorophyceae* // Univ. Calif. Publ. Bot. 1920. Vol. 8, N 2. P. 139–375.
- Setchell W.A., Gardner N.L.* The marine algae of the Pacific coast of North America. III. *Melanophyceae* // Univ. Calif. Publ. Bot. 1925. Vol. 8, pt 3. P. 383–398.
- Shannon C.E., Weaver W.* The mathematical theory of communication. Urbana, 1963. 117 p.
- Silva P.C., Basson P.W., Moe R.L.* Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean // Univ. Calif. Publ. Bot. 1996. Vol. 79. P. 1–1259.
- Tanaka T.* The systematic study of the Japanese *Protofloridae* // Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ. 1952. Vol. 2, N 2. 92 p.
- Tokida J.* On so-called *Dilsea edulis* // Bot. Mag. Tokyo. 1943. Vol. 57, N 674. P. 93–97.
- Tokida J.* Notes on some new or little known marine algae (1,2) // J. Jap. Bot. 1948. Vol. 22, N 3–4. P. 37–40.
- Tokida J.* The marine algae of Southern Saghalien // Rep. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1954. Vol. 2, N 1. 264 p.
- Usov A.I., Klochkova N.G.* Polysaccharides of Algae. 45 Polysaccharide composition of red seaweeds from Kamchatka coastal waters (Northwestern Pacific). Studies by Reductive Hydrolysis of Biomass // Bot. Mar. 1992. Vol. 35, N 5. P. 371–378.
- Walker J.D.* Chemical fate of toxic substances: biodegradation of petroleum. Marine Technol. Soc. J. 1985. Vol. 18, N 3. P. 73–86.
- Woelkerling W.J.* The morphology and systematics of the *Audouinella* complex (*Acrochaetiaceae*, *Rhodophyta*) in northeastern United States // Rhodora. 1973. Vol. 75. P. 529–621.
- Wynne M.J.* Life history and systematic studies of some Pacific North American *Phaeophyceae* (brown algae) // Univ. Calif. Publ. Bot. 1969. Vol. 50. 88 p.
- Wynne M.J.* Concerning the phaeophycean genera *Analipus* and *Heterochordaria* // Phycologia. 1971a. Vol. 10, N 2/3. P. 169–175.

Wynne M.J. The genus *Porphyra* at Amchitka island, Alegtian // Proc. 7th Intern. Seaweeds Sympos. Japan. 1971b. P. 100–104.

Wynne M.J. *Mikamiella*, a new genus of *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) from the North Pacific // Bul. Jap. Soc. Phycol. 1977. Vol. 25, Suppl. P. 395–402.

Wynne M.J. The current status of genera in the *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) // Bot. Marina. 1983. Vol. 26, fasc. 9. P. 437–450.

Wynne M.J. Records and notes on Alaskan marine algae. I // Contrib. to Nat. Sci. 1985. Vol. 2. P. 81–90.

Wynne M.J., Heine J.N. Collections of marine red algae from St. Matthew and St. Lawrence Islands, the Bering Sea // Nova Hedwigia. 1992. Vol. 55, N 1–2. P. 55–97.

Yamada Y. Notes on some Japanese algae. VI // Sci. Papers Inst. Algol. Res. Hokkaido Imp. Univ. 1935. Vol. 1. N 1. P. 27–35.

Yendo K. A monograph of the genus *Alaria* // J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. 1919. Vol. 43, N 1. P. 1–145.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ	7
1.1. Краткая гидрологическая характеристика Авачинской губы	7
1.2. Гидрохимическая характеристика водоема	10
1.3. Антропогенное воздействие	15
1.3.1. Система оценки уровней загрязнения	15
1.3.2. Основные источники загрязнения Авачинской губы	19
1.3.3. Загрязнение нефтепродуктами	23
1.3.4. Загрязнение фенолами	25
1.3.5. Загрязнение СПАВ	26
1.3.6. Загрязнение тяжелыми металлами	27
ГЛАВА 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОРΟΣЛЕЙ-МАКРОФИТОВ И ВЛИЯНИЕ НА НИХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ	30
2.1. Общая характеристика отделов водорослей-макрофитов	30
2.2. Воздействие загрязнения на водоросли-макрофиты	33
2.2.1. Воздействие нефтепродуктов	33
2.2.2. Воздействие фенолов и СПАВ	35
2.2.3. Воздействие тяжелых металлов	38
2.3. Устойчивость водорослей к загрязнению	42
ГЛАВА 3. ФЛОРА АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ И ЕЕ АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ	46
3.1. История исследований флоры Авачинской губы	46
3.2. Аннотированный список видов	48
3.2.1. Отдел CHLOROPHYTA – ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ..	49
3.2.2. Отдел RHAEOPHYTA – БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ	70
3.2.3. Отдел RHODOPHYTA – КРАСНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ	101
ГЛАВА 4. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ И ЕЕ АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ	150
4.1. Особенности распределения водорослей на литорали	151
4.2. Особенности распределения водорослей в сублиторали	159
4.3. Изменения состава и структуры макрофитобентоса в девятилетние годы	163
ГЛАВА 5. АНАЛИЗ ФЛОРО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ	174
5.1. Изменение таксономической структуры	175
5.2. Изменения ценотической структуры	183
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	192
ЛИТЕРАТУРА	194
ПРИЛОЖЕНИЕ	208

*Нина Григорьевна Клочкова
Валентина Андреевна Березовская*

**МАКРОФИТОБЕНТОС АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ
И ЕГО АНТРОПОГЕННАЯ ДЕСТРУКЦИЯ**

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

Редактор *Н.С. Мун*
Художник *Г.П. Писарева*
Технический редактор *М.А. Холотова*
Оператор набора *Т.Ю. Логунова*
Оператор верстки *И.В. Кунщикова*
Корректор *Н.В. Давыденко*

Изд. лицензия ИД № 05497 от 01.08.2001 г. Подписано к печати 11.09.2001 г.
Гарнитура «Ньютон». Бум. офсетная. Формат 70x108/16. Печать офсетная.
Усл.п.л. 14. Уч.-изд.л. 13,6. Тираж 250 экз. Заказ 177

Отпечатано в типографии издательства «Дальнаука» ДВО РАН
690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7

ПРИЛОЖЕНИЕ

**В начале прошлого века в Авачинскую губу была проложена первая сточная труба, по-
несшая в нее грязные хозяйственные стоки. По мере развития города прокладывались
новые канализационные коллекторы. В начале 90-х гг. многие из них находились в
аварийном состоянии и не выполняли своих функций**



Глубоководный коллектор, расположенный вблизи причала ЗАО "Акрос". Он заканчивался на уровне верхней границы моря



Тот же коллектор после ремонта в период полного сизигийного отлива. В настоящее время он заканчивается на границе верхнего и среднего горизонтов литорали



Заросли морской травы *Zostera marina* в кутовой части Авачинской губы вблизи м. Авача. Май 1992 г. В период активного весенне-летнего роста растения способны утилизировать большое количество биогенных элементов и загрязняющих веществ, выносимых в губу реками Авача и Паратунка и содержащихся в приустьевом районе. Заросли травы сохраняются в настоящее время только в куту губы и выполняют роль своеобразного биологического фильтра



До 70-х гг. *Zostera marina* была распространена более широко и росла в бухтах Турпанка, Моховая, Раковая, Крашенинникова. Дноуглубительные работы, чрезмерное заиление, загрязнение мягких грунтов нефтепродуктами, тяжелыми металлами уничтожили заросли травы на многих участках побережья. Так выглядело во время отлива небольшое поле зостеры вблизи выпускного коллектора в бух. Моховая в июне 1994 г. Видно сильное антропогенное заиление



Глубоководный коллектор в бух. Моховая - один из немногих в Авачинской губе находящийся в течение длительного времени в исправном состоянии. Тем не менее на десятки метров от него макрофитобентос полностью уничтожен

Наиболее устойчивыми видами, приспособленными к обитанию в гипертоксических условиях, являются ламинариевые водоросли. Однако при хроническом загрязнении у них наблюдаются ингибция размеров, появление аномалий развития и уродств



В руке сотрудницы лаборатории прибрежных экосистем второгоднее растение *Laminaria bongardiana* из района побережья, расположенного между бух. Сероглазка и территорией судоремонтного завода. Такую длину имеют растения в конце апреля, в период активного линейного роста



Обычная форма и средние размеры слоевищ *Laminaria bongardiana* второго года жизни в условиях полисапробности в летний период в бух. Сероглазка. Растения едва достигают 50-60 см



В неблагоприятных условиях обитания из-за снижения уровня ассимиляционных процессов и недостаточного образования белковых соединений, обеспечивающих сцепление ризоидов с субстратом (адгезию), на черешках *Laminaria bongardiana* часто появляются дополнительные ризоиды



В условиях поли- и мезосапробности у *Alaria marginata* наблюдается аномальное разрастание одного или нескольких спорофиллов за счет ингибции развития остальных спороносных листочков. Таким образом обеспечиваются успех спороношения и сохранение вида



Сбор количественной пробы
Fucus evanescens



Fucus evanescens формирует основу растительного покрова литоральной зоны. В районах, подверженных загрязнению, происходит его интенсивное обрастание эпифитами, за счет чего поддерживается общая продукция сообщества. Растение, изображенное на фото, покрыто бурой водорослью *Pylaiella varia*



Лето 1995 г. было очень благоприятным для размножения *Fucus* в бух. Моховая. Так выглядело его сообщество через 4 года в августе 1999 г.



Чрезмерное развитие зеленых водорослей и мидии препятствует развитию и расселению фукуса. Видно, как они вытесняют его из своего местообитания



Прибрежные камни у м. Казак в конце 80-х гг. литоральная флора в этом районе имела достаточно высокое видовое разнообразие. *Fucus* был крупных размеров, вегетировал более 7-8 лет. Так выглядело сообщество в июле 1995 г. Развитие зеленых водорослей и мидии, сниженные доли растений старших возрастных групп свидетельствуют о процессах антропогенной деградации сообщества

Те же прибрежные камни у м. Казак в июне 1999 г. Рука исследователя показывает небольшое первогоднее растение *Fucus*, спрятавшееся в расщелине валуна. Это все, что сохранилось здесь от прежних зарослей вида. В настоящее время в летний период здесь доминирует *Enteromorpha clathrata*

Одним из немногих районов городского побережья, где *Fucus evanescens* сохраняет свое присутствие, является участок побережья между дамбой у судоремонтного завода и причалом ЗАО "Акрос"



В июне, когда у восточной Камчатки наблюдаются самые высокие приливы, весь верхний горизонт литорали заселяют нитчатые зеленые водоросли. Пояс нитчаток вклинивается в заросли фукуса. Снимок сделан в 1999 г.



В зимнее время сообщество *Fucus evanescens* покрыто ледовым припаем. Он исчезает в апреле, и у растений начинается фаза активного весеннего роста. Снимок сделан в 2000 г.



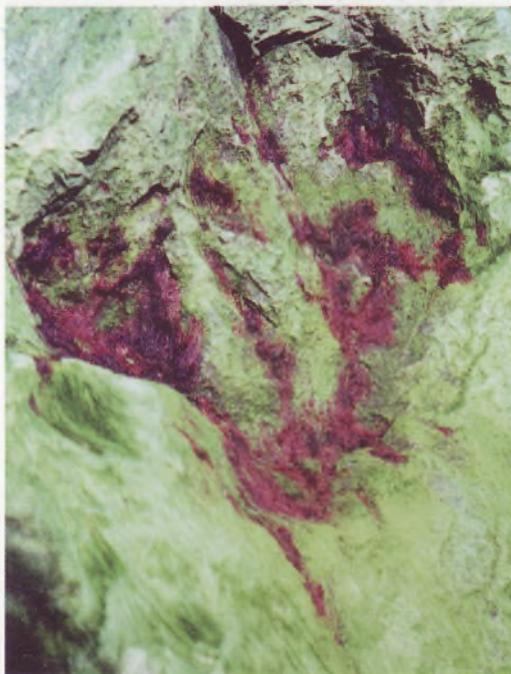
Нижний горизонт литорали в этом районе покрыт почти сплошной мидиевой щеткой. Из-за периодического усиления токсического воздействия моллюски часто погибают, поэтому крупные взрослые особи в этих поселениях обычно рассредоточены между молодью мидии

Трансформация литоральных сообществ в районах хронического загрязнения завершается безраздельным господством малопродуктивных эфемерных водорослей, характеризующихся примитивной морфологией. Это явление носит название "зеленый прилив"



Сообщество *Enteromorpha* и *Blidingia*. В настоящее время оно имеет очень широкое распространение в верхнем и среднем горизонтах литорали многих районов внутренней части губы

Сообщество *Urospora* + *Ulothrix* с включением багрянки *Bangia atropurpurea*. На всем восточном побережье последний вид сохраняется только в районе дамбы у судоремонтного завода



В верхнем горизонте литорали сплошной покров образует *Ulothrix pseudoflaccida*. В гипертаскобных условиях нити этой водоросли едва достигают 1-2 мм длины



Участок берега у дамбы, расширяющей территорию судоремонтного завода. Она была слабо укреплена, и со временем вал, отделяющий ее внутренние карманы от воды, подвергся разрушению. Размывание тела дамбы обеспечивало поступление в прибрежье минеральной взвеси, заиление субстрата и погребение бентоса

Сублиторальный пояс ламинариевых здесь сузился до нескольких метров. Он сильно разрежен. Куртины водорослей встречаются на отдельных валунах и крупных камнях. Они характеризуются аномальной плотностью произрастания. Растения сильно обводнены, тоньше и много короче, чем в чистых районах



В весеннее время в сублиторальной кайме и нижнем горизонте литорали этого района обильно развиваются полисапробные виды *Ulvaria splendens*, *Palmaria stenogona*. Здесь же встречается молодь *Alaria marginata*

Районы побережья с гипертаксобными условиями среды и самой высокой для Авачинской губы антропогенной нагрузкой, подверженные сильному металлическому и нефтяному загрязнению, воздействию сточных вод



Берег у сопки Никольская. Здесь отсутствуют даже такие полисапробные виды беспозвоночных животных, как мидия и литорины. На литорали и в сублиторали района встречаются редкие слоевища зеленых эфемерных водорослей *Monostroma crassidermum*, *Ulvaria splendens*, *Enteromorpha clathrata*. После нескольких недель вегетации они чернеют и отмирают



Участок побережья у нефтехранилища в бух. Сероглазка во время отлива. Каменистая литораль сплошь покрыта диатомовыми и бурой водорослью *Pylaiella littoralis*. Июль 1997 г.

Участок городского пляжа у сопки Никольская, находящийся под воздействием сточных вод одного из самых больших по разгрузке глубоководных коллекторов. Подводная растительность была уничтожена здесь после 1993 г.



Открытая часть побережья п-ова Завойко к югу от м. Западный. Это единственное место у восточного берега губы, где сохраняются кораллиновые водоросли (белые пятна на камнях) и можно встретить некоторые бурые и красные водоросли, уже давно исчезнувшие из других районов

Район п-ова Завойко к югу от м. Западный, средний горизонт литорали. Видно, что сообщество фукус находится на завершающей стадии деградации. Видовое разнообразие фитобентоса резко подорвано



Литоральная зона на участке побережья от м. Западный до м. Северный и далее вдоль берега полуострова, обращенного к бух. Раковая, лишена растительности. Она исчезла в период с 1993 по 1997 г. после катастрофического разлива нефтепродуктов, произошедшего в горле губы. В сублиторальной зоне этого района сохраняется узкий водорослевый пояс с доминированием *Laminaria bongardiana*



Группа сотрудников лаборатории прибрежных экосистем во время сбора проб фитобентоса в районе бух. Малая Лагерная во время сизигийного отлива в июне 1999 г. До разлива нефтепродуктов в 1993 г. вдоль этого участка побережья был развит широкий водорослевый пояс литоральной и сублиторальной растительности. За прошедшие 6 лет он не восстановился



Так выглядит увеличенный фрагмент светлой полосы на галечно-гравийном пляже, которая хорошо видна на верхней фотографии. Ее образуют обломки домиков усоногих раков, фрагменты раковин двусторчатых моллюсков, мертвые гастроподы. Белые полосы выбросов можно наблюдать в бухтах Малая Лагерная и Большая Лагерная, вдоль побережья п-ова Завойко. Они - немые свидетели произошедшей в 1993 г. локальной экологической катастрофы

В течение 1994-1995 гг. из сублиторальной зоны шельфа районов, пострадавших от нефтяного загрязнения, выбрасывало огромное количество разрушенных остатков беспозвоночных и ламинариевых водорослей





Участок нижнего горизонта литорали в районе м. Западный. Сообщество подобного типа с аномально высокой плотностью поселения беспозвоночных формируется в районах с высоким содержанием в воде биогенных элементов. На этом участке берега можно наблюдать начало процесса его деградации. Основная масса балянусов погибла, и их домики в разной степени разрушены



Участок литорали к северу от м. Западный, на котором до 1994 г. *Fucus* имел плотное проективное покрытие. Оголившиеся участки дна заселили молодь мидии и усонogie рачки рода хтамалюс

Аналогичный участок в бух. Большая Лагерная. При залповом нефтяном воздействии наблюдается массовая гибель животных. В таких случаях домики усоногих отслаиваются, опадают целыми пластинами и субстрат полностью оголяется





Часто не загрязнение, а заиление субстрата вызывает разрушение макрофитобентоса. На снимке участок литорали в бух. Большая Лагерная, занесенный илом и детритом. Июль 1998 г.



Горло губы к югу от м. Вилкова во время отлива. В 1989 г. на этом валуне было собрано 26 видов водорослей. В июле 1999 г. на нем росла только *Blidingia minima*

Участок литорали у восточного побережья горла губы. Растительный покров образуют нитчатые *Chlorophyta*. Под слоем ила и песка погребена крупная галька. Видно, как песок замыкает крупные валуны





Восточный берег горла Авачинской губы. На заднем плане видны кекуры Три Брата - место катастрофы танкера "Северный полюс"

Скалистая платформа у м. Жукова. В 1970 г. во время литоральной съемки, проведенной экспедицией Института биологии моря, на литорали, в сублиторальной кайме и в сублиторальных выбросах здесь было собрано 84 вида водорослей. В настоящее время макрофитобентос здесь крайне обеднен



Мелковалунный пляж у м. Жукова. На заднем плане слева кекуры Три Брата. С 1994 г. водорослевый пояс в этом районе практически полностью уничтожен





Бухта Малая Лагерная. На заднем плане кекур у м. Вилкова. После сильных штормов с западного берега горла и соседних районов сюда выносятся дрейфующие выбросы ламинариевых. Зрелые растения выбрасывают в воду многочисленные зооспоры. Однако восстановления сублиторального келпа в бухте до сих пор не наблюдается



Вместе с другими ламинариевыми в этот район приносит гигантскую бурую водоросль *Alaria fistulosa*. В начале века выбросы вида находили на городском пляже, что говорит о его более широком распространении в прошлом. В настоящее время алярия встречается очень редко у западного берега горла губы

Кекур у м. Вилкова. Июнь 1996 г. Обычная длина растений *Laminaria bongardiana* на втором году жизни. Оно было принесено сюда из другого района и обнаружено в выбросах