

КЛОЧКОВА Нина Григорьевна

**ВОДОРОСЛИ-МАКРОФИТЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ
МОРЕЙ РОССИИ**

03.00.05 - ботаника

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук



Владивосток

1998

Работа выполнена в Камчатском институте экологии и
природопользования ДВО РАН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук З.М.Азбукина
доктор биологических наук В.П.Селедец
доктор технических наук А.В.Подкорытова

Ведущая организация:

Тихоокеанский институт рыбного хозяйства и океанографии

Защита состоится " 15 " декабря 1998 г. в " 12 " час. на заседании диссертационного совета Д 003.97.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Биолого-почвенном институте ДВО РАН.

Адрес: 690022, Владивосток, проспект 100-лет Владивостоку, 159,
диссертационный совет при Биолого-почвенном институте ДВО РАН.
Факс 8-432-310-193.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной библиотеке
ДВО РАН

Автореферат разослан " _____ " _____ 1998 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



В.Ю. Баркалов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. В основе разработки вопросов рационального использования морских растительных ресурсов и охраны шельфа лежат фундаментальные разделы естествознания - систематика, флористика, фитогеография. Они дают представления о видовом составе флоры, закономерностях ее формирования. В связи с возрастающей необходимостью сохранения биоразнообразия морских прибрежных сообществ упомянутые разделы биологической науки не только не утратили своей актуальности, но в наши дни приобрели еще большую значимость.

По мере проведения альгологических исследований на российском Дальнем Востоке уже появлялись обобщающие флористические сводки по разным районам, публиковались результаты таксономических ревизий, определители водорослей (Виноградова, 1979; Перестенко, 1994; Ключкова, 1996). Методами зонально-географического и альгофлористического фитогеографического анализа было проведено районирование (Зинова, 1962; Перестенко, 1982; Гусарова, 1975), уточнены границы флористических районов, выявлены особенности и направления флорогенеза на севере Тихого океана. При этом дальневосточная флора водорослей-макрофитов никогда не анализировалась как единый комплекс.

К настоящему времени для российского Дальнего Востока накоплена обширная альгологическая информация, но она разобщена, устарела и нуждается в критическом обобщении, а флора в целом - в ревизии. Вопрос о том, как в пределах Дальнего Востока при пространственных изменениях видового состава изменяются общие характеристики флоры, до сих пор не ставился, несмотря на то, что его изучение необходимо для решения теоретических вопросов альгофлористики и разработки основ рационального природопользования в прибрежных районах российского Дальнего Востока.

В связи с усилением загрязнения океана и конфликтным использованием ресурсов шельфа приобрела остроту проблема сохранения биологического разнообразия прибрежных сообществ. В морской ботанике исследования, направленные на всестороннее изучение разнообразия водорослей, только начаты, и важнейшее место в них должно занять его сравнительное изучение в ненарушенных природных флорах и флорах, подверженных антропогенному воздействию.

Цель и задачи исследования. Целью данного исследования было определение биоразнообразия (по отдельным важнейшим признакам) и основных особенностей флоры водорослей-макрофитов российского Дальнего Востока, выяснение устойчивости и пространственной изменчивости различных признаков при естественных, широтно-зональных и антропогенных изменениях флоры.

Для достижения цели было необходимо решить следующие задачи:

- провести инвентаризацию флоры российского побережья Дальнего Востока и выявить особенности пространственного распределения видов, направления и скорость флористических изменений у разных участков дальневосточного побережья;
- провести ареалогический и таксономический анализ флоры, изучить разнообразие морфологических, размерных, эколого-ценотических признаков и некоторых признаков биологии развития водорослей; охарактеризовать виды по выбранным показателям;
- определить структуру разнообразия флоры по выбранным признакам и особенности их пространственного изменения;
- определить направления и скорость флористических градиентов, нивелирующих общие широтные изменения (сокращение к северу количества видов) флоры и обеспечивающих поддержание высокого уровня флористического разнообразия в приазиатском бореальном районе;
- определить уровень сходства конкретных флор по выбранным признакам разнообразия, показать стабильность структуры разнообразия в ненарушенных бореальных флористических комплексах;
- изучить долговременные изменения видового состава флоры и структуры ее разнообразия под воздействием антропогенных факторов и определить направления ее деградации в загрязненных районах (на примере Авачинской губы).

Научная новизна. В ходе исследований был описан 1 новый для науки род, 15 видов, две новые формы вида, предложено 6 новых номенклатурных комбинаций, одно переименование; 44 вида были указаны как новые для дальневосточных морей России. Порядок *Corallinales* изучен монографически. Для разных районов Дальнего Востока составлены флористические сводки (Клочкова, 1996, Kluchkova, 1998; Клочкова, Березовская, 1997), критически обобщены имеющиеся альгофлористические данные. Впервые флора водорослей-макрофитов Дальнего Востока проанализирована как единое целое с позиций таксономического, хорологического, морфологического, эколого-ценотического и других признаков биологического разнообразия. Показано, что при значительных широтных изменениях видового состава большинство признаков разнообразия на разных уровнях флористической иерархии имеют тенденцию к сохранению.

Впервые в дальневосточном регионе проведено планомерное многолетнее изучение воздействия антропогенных факторов на макрофитобентос. На основе анализа большого фактического материала показано, каким образом в загрязненной среде изменяется структура биологического разнообразия флоры. Получена надежная научная основа для разработки методов биоиндикации и биомониторинга для северо-западных районов Пацифики.

Защищаемые положения:

- результаты ревизии флоры водорослей-макрофитов российского Дальнего Востока и нововведения к списку видов;
- характеристики дальневосточной морской альгофлоры, полученные при анализе отдельных признаков ее разнообразия;
- выявленные особенности пространственной дифференциации дальневосточной флоры отражающие изменения современной гидрологии и гео-климатической обстановки на Дальнем Востоке; их обусловленность историей развития рельефа;
- вывод об относительной стабильности структуры разнообразия в морских бореальных флорах и представления о конкретных флорах как надорганизменных единицах дискретности живой материи;
- принципы выделения этапов антропогенной деструкции сообществ фитобентоса на основе результатов изучения изменений структуры его разнообразия. Представления о том, что изменения флоры направлены на ее постепенное разрушение и превращение в комплекс широкоареальных, примитивных по морфологической организации, низкопродуктивных, эфемерных видов.

Реализация результатов исследования и их практическая значимость.

Материалы диссертации отражены в 45 публикациях. Опубликованная монография "Флора Татарского пролива и особенности ее формирования" используется в ряде вузов страны в качестве учебного пособия. По инициативе автора была собрана первая для России региональная Красная книга, включающая редкие виды водорослей-макрофитов (Редкие растения Камчатской области и их охрана, 1993). Она передана в природоохранные службы и административные органы Камчатской области и Чукотского национального округа. Результаты НИР "Постановка биологического мониторинга в Авачинской губе с целью определения ее загрязнения и поиска путей биорекультивации", выполнявшаяся под руководством автора, переданы в Камчатоблкомприроду и Спецморинспекцию Камчатской области.

Апробация работы. Результаты исследований обсуждались в разные годы на 5-и всесоюзных конференциях и совещаниях, 3-х региональных конференциях и совещаниях, всесоюзном съезде гидробиологического общества (Рига, 1976), на 2-х съездах ботанического общества, на альгологических секциях всероссийского ботанического общества (Ленинград, 1988; Санкт-Петербург, 1997) и на заседаниях приморского отделения РБО, на международном рабочем совещании "Проблемы и пути сохранения экосистем севера Тихоокеанского региона (Петропавловск-Камчатский, 1991), XV международном водорослевом конгрессе (Квиндао, Китай, 1994), I-ом и II-ом российско-японских симпозиумах "Проблемы экологии и природопользования на Камчатке", международной конференции по защите, восстановлению и развитию прибрежной зоны российского Дальнего Востока

(Владивосток-Находка, 1996), на XVI Международном симпозиуме (Себу, Филиппины, 1998).

Публикации. Автором опубликовано 80 научных работ. По теме диссертации - 45.

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и приложения. В приложении приведен список видов альгофлоры дальневосточных морей России с указанием для видов типов ареалов, распространения в регионе. Вся работа изложена на 277 страницах, включает 22 таблицы и 29 рисунков. Список литературы содержит названия 613 работ, 251 из них - иностранные.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Приводятся сведения по объему обработанного флористического материала и районам его сбора. Указываются альгологические коллекции, хранящиеся в разных научных учреждениях, подвергнутые полной или частичной ревизии и дополнительному исследованию. Неизменную поддержку и помощь в исследованиях мне оказывали коллеги из лаборатории альгологии БИН РАН д.б.н. К.Л. Виноградова, с которой обсуждались основная идея и структура данной работы, и д.б.н. Л.И. Перестенко.

С 1987 г. исследования велись у юго-восточной Камчатки, главным образом в Авачинской губе. С 1993 г. в губе проводился регулярный сбор сезонных проб водорослей на литорали и в сублиторали на участках с разной антропогенной нагрузкой. Использовались аэровидеосъемка, фотосъемка и подводная телевидеосъемка. По данным обработки проб определялись изменения состава флоры и структуры сообществ во времени и в пространстве. Скорость этих изменений определялись при сопоставлении данных, полученных в разные годы. Для характеристики загрязнения губы использовались данные УКТМС и некоторые расчеты В.А. Березовской (1988) по содержанию в губе загрязняющих веществ.

Сходство флор изучалось с помощью теоретико-графового метода (Комарова, Семкин, 1976; Андреев, 1978). Статистическая обработка материалов, составляющих электронную базу данных, велась по специальной программе компьютерного анализа, составленной под руководством автора.

Глава 2. ОБЗОР СОСТОЯНИЯ ИЗУЧЕННОСТИ ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

К настоящему времени общий список водорослей-макрофитов, упоминавшихся в научной литературе по дальневосточным морям, составляет бо-

лее 850 видов. Общее количество публикаций, содержащих сведения о макрофитах российского Дальнего Востока, превышает 450 наименований. Они содержат сведения по таксономии, флористике, фитоценологии, биологии развития, экологии и химии водорослей. В работе приводится их краткий обзор и дается анализ изученности альгофлоры разных участков побережья. Таких участков выделено 40 (рис. 1). В серии таблиц для каждого участка приводится характеристика таксономического состава флоры (общее количество семейств, родов и видов, как в целом, так и по отделам) и указываются основные публикации, содержащие сведения по его альгофлоре.

Сравнительный анализ альгофлористической изученности районов показывает, что наиболее полно на российском Дальнем Востоке исследованы флоры юго-восточной Камчатки, Командорских, Шантарских островов, Курильских островов Симушир, Итуруп и Кунашир, а также флора зал. Анива, юга западного Сахалина и зал. Петра Великого. Как видно из рис. 2 при продвижении от севера Дальнего Востока к югу численность флор отдельных участков возрастает и эти изменения происходят достаточно скачкообразно. В одних случаях резкое уменьшение числа видов объясняется слабой изученностью района, в других - реальным уменьшением количества видов. Так, например, только недостаточной изученностью объясняется резкое уменьшение видового состава флоры на участке побережья м. Наварина - м. Олюторский, м. Безымянный - м. Лопатка, м. Баджедомова - м. Тайганос, у о-вов Парамушир и Уруп. В то же время обеднение видового состава флоры у северо-восточного и восточного Сахалина объясняется естественными причинами - спрямленностью береговой линии и преобладанием песчаных грунтов, непригодных для развития водорослей.

Состояние изученности альгофлоры районов достаточно объективно отражает содержание в них видов с мелкими и микроскопическими слоевищами, входящих в состав порядков *Chaetophorales*, *Chlorococcales*, *Porphyridiales*, *Erithropeltidales*, *Acrochaetiales*, *Corallinales*, *Chordariales*, а также корковых водорослей, плотно сцепленных с субстратом. Сбор и идентификация таких видов достаточно сложны и требуют специальных, трудоемких методов. Анализ данных показывает, что особенно плохо микроскопические и корковые водоросли изучены у западной Камчатки. Кроме указанных морфологических групп здесь хуже, чем в соседних районах, обследованы делессериевые водоросли.

Высокая численность флоры зал. Петра Великого, по сравнению с флорами соседних прилежащих к нему районов объясняется тем, что она исследована наиболее полно и всесторонне. В целом же можно говорить, что состояние изученности флор разных участков побережья Дальнего Востока при некоторой неравномерности все же относительно удовлетворительно и сопоставимо.

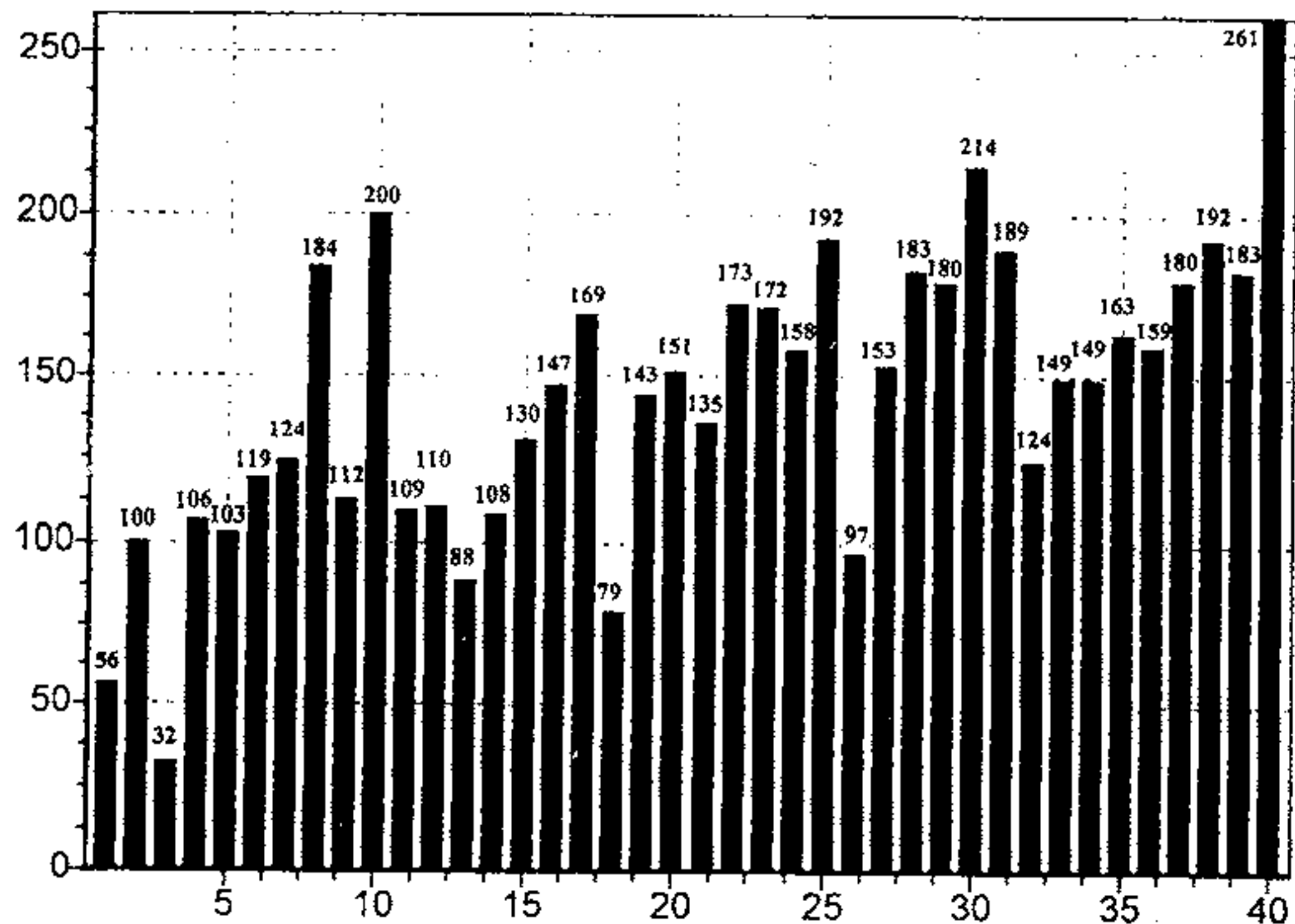


Рис. 2. Количество видов в конкретных флорах российского Дальнего Востока. По оси абсцисс - участки побережья в соответствии с рис. 1, по оси ординат - количество видов.

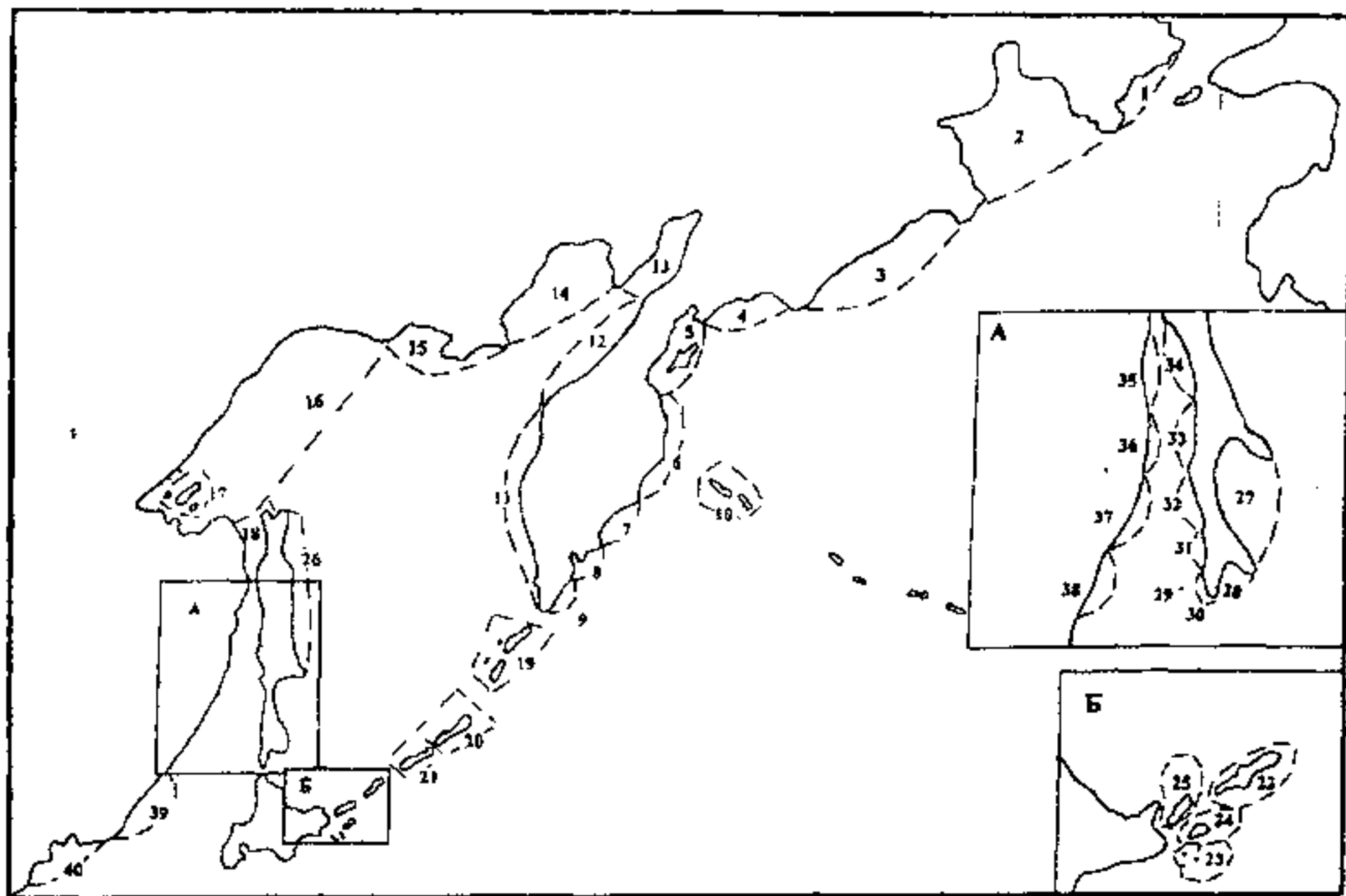


Рис. 1. Карта деления побережья дальневосточных морей на 40 флористических участков.

1-40 - участки побережья: 1 - губа Мичегменская - м. Чаплина; 2 - Анадырский залив; 3 - м. Наварина - м. Олюторский; 4 - Олюторский залив; 5 - зал. Корфа Карагинский; 6 - Озерновский и Камчатский заливы; 7 - Кроноцкий залив; 8 - Авачинский залив - м. Безымянный; 9 - м. Безымянный - м. Лопатка; 10 - Командорские о-ва; 11 - м. Лопатка - м. Утхолокский; 12 - б. Квачина - м. Баджедомова; 13 - м. Баджедомова - м. Тайганос; 14 - м. Тайганос - м. Толстая; 15 - м. Толстый - п-ов Лисянского до м. Энкен; 16 - м. Энкен - м. Александра; 17 - Шантарские о-ва; 18 - м. Александра - м. Лазарева; 19 - о-в Парамушир с прилежащими островами; 20 - о-в Симушир с прилежащими островами; 21 - о-в Уруп с прилежащими островами; 22 - о-в Итуруп с прилежащими островами; 23 - о-ва Малой Курильской гряды; 24 - о-в Шикотан; 25 - о-в Кунашир; 26 - сев.-вост. поб о-ва Сахалин до Амурского лимана; 27 - зал. Терпения; 28 - зал. Анива; 29 - о-в Монерон; 30 - м. Криллон - пос. Перевутье; 31 - г. Горнозаводск - пос. Антоново; 32 - м. Слепиковского - м. Штернберга; 33 - м. Ламанон - м. Китоуси; 34 - м. Фуругельма - м. Тыл; 35 - м. Южный - м. Садинга; 36 - б. Мучке - м. Путятин; 37 - б. Иннокентия - м. Белкина; 38 - б. Терней - б. Валентина (включительно); 39 - б. Валентин - м. Поворотный; 40 - залив Петра Великого.

Это дает возможность проводить сравнительно флористические исследования и интерпретировать полученные результаты при ясном понимании того, в каких случаях выявляются объективно существующие в природе закономерности, а в каких имеет место недостаточность альгологической информации.

Количество видов, приведенных в общем списке видов и в списках флор отдельных участков, также как и количество таксонов, новых для науки, нельзя считать исчерпывающим. Некоторые систематические группы водорослей на Дальнем Востоке России еще слабо изучены и требуют монографических исследований. В первую очередь это группы, включающие виды с микроскопическими размерами, некоторые группы, внутрисемейственная или внутриродовая систематика которых строится на признаках, изучение которых возможно только в определенную фазу развития растений и др. Незавершенность инвентаризации дальневосточной альгофлоры является также следствием неполной альгологической изученностью отдельных участков побережья, и, прежде всего, тех, у которых наиболее вероятно нахождение видов, новых для российского Дальнего Востока.

Глава 3. ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР

При проведении ревизии флоры и анализе распространения водорослей в морях Дальнего Востока использовались собственные и литературные данные. В ходе их критического анализа и обобщения для разных районов дальневосточных морей – 1) Татарского пролива, 2) северо-западной части Берингова моря, юго-восточной Камчатки и Командорских островов, 3) материкового берега Охотского моря и западной Камчатки, 4) Курильских островов и восточного Сахалина – составлялись аннотированные библиографические списки водорослей-макрофитов. Два из них, по альгофлоре Татарского пролива и северо-западного побережья Берингова моря, юго-восточной Камчатки и Командор к настоящему времени уже опубликованы (Клочкова, 1994; Klochkova, 1998).

Аннотированные библиографии составлялись по образцу, использованному в работе по флоре Татарского пролива (Клочкова, 1994). Для данного исследования они использовались как информационная основа для указания в Приложении к диссертации распространения видов у российского Дальнего Востока и составления приведенных в диссертации списков сомнительных и неправильно определенных видов для разных его районов. При определении валидных видов, их синонимов и неправильно определенных и сомнительных видов автор исходила из данных собственных флористических исследований, проведенных в южном Приморье (Клочкова, 1976а; Клочкова, Левенец, 1988), среднем Приморье (Клочкова, Бывалина, 1979а, 1979б, 1981; Клочкова, Паймеева, 1989), у материкового берега Та-

тарского пролива (Клочкова, 1996; Макиенко, Клочкова, 1975, 1978), у западного и восточного Сахалина (Клочкова, 1984а, 1984б, 1985, 1988, 1996; Клочкова, Бывалина, 1985; Бывалина, Клочкова, Фадеев, 1985), у восточной Камчатки (Клочкова, 1976б, 1977, 1993; Суховеева, Клочкова, 1990; Usov, Klovchikova, 1992; Клочкова, Березовская, 1997, и др.), а также данных монографического изучения отдельных родов и видов (Клочкова, 1979, 1980, 1987а, 1987б, 1994, 1996; Клочкова, Демешкина, 1985, 1987; Клочкова, Жуков, 1987; Клочкова, Селиванова, 1989, и др.). Для проведения инвентаризации дальневосточной флоры использовались данные таксономических ревизий, выполненных другими исследователями на материалах, собранных у российского побережья Дальнего Востока (Зинова, 1965, 1972, 1976 и др.; Петров, 1972, 1973 и др.; Виноградова, 1974, 1979 и др.; Перестенко, 1980, 1988, 1994 и др.; Макиенко, 1971, и др.). Дополнительно привлекались флористические сведения и материалы ревизий отдельных групп водорослей-макрофитов, проведенных в соседних районах американского и азиатского побережий, а также данные последних флоротаксономических исследований, выполненных для других районов Мирового океана.

Результаты проведенной нами флористической ревизии показывают, что из общего списка видов, указывавшихся для российского Дальнего Востока, к валидным относится 551 (73 *Chlorophyta*, 159 *Phaeophyta*, 319 *Rhodophyta*). В ходе изучения альгологических коллекций, собранных в разных районах Дальнего Востока было обнаружено 15 видов и 2 формы видов, новых для науки. Описания 10 видов (*Hapterophycus rhizoideus*, *Syringoderma japonica*, *Omphalophyllum piligerum*, *Bossiella compressa*, *Corallina sachalinensis*, *Haliptylon splendens*, *Masakia bossiellae*, *Pneophyllum elegans*, *P. japonicum*, *Neodilsea orientalis*) уже опубликованы. В диссертации приводятся русские диагнозы с рисунками еще 5 новых для науки видов и 2-х форм видов.

***Ectocarpus sensiangustata* Kloczc. nom. prov.** Тип: Японское море, Западный Сахалин, порт Невельск, на днище судна, 12.08.1984. Коллектор С.А. Блинов. Хранится в гербарии КИЭП ДВО РАН. Распространен в Японском море, отличается от других представителей рода резким уменьшением толщины ветвей в каждом следующем порядке, наличием эндофитной ризондальной системы.

***Pylaiella divaricata* Kloczc. nom. prov.** Тип: восточная Камчатка, б. Вилючинская. 04.05.1988, на *Arthrothamnus bifidus* (Gmel.) J. Ag. в выбросах. Коллектор Н.Г. Клочкова. Хранится в гербарии КИЭП ДВО РАН. Растет на ламинариевых водорослях, встречается в обрастании антропогенных субстратов. Распространена у восточной Камчатки, Сахалина.

***Antithamnion magniglandulare* Kloczc. nom. prov.** Тип: Курильские о-ва, о-в Симушир, гл. 10 м., 10.08.1968. Коллектор И.С. Гусарова. Хранится в

гербарии КИЭП ДВО РАН. Слоевище стелющееся, с ризоидами, чрезвычайно крупными железистыми клетками.

Hollenbergia serafimae Kloczc. nom. prov. Тип: Японское море, б. Садингга, гл. 20 м., 20.06.1970. Коллектор С.К. Буянкина. Хранится в гербарии КИЭП ДВО РАН. Отличается от япономорского вида *H. subulata* (Harv.) Woll. общим габитусом и более чем вдвое большей толщиной дополнительных боковых ветвей мутовок. Вид назван в честь альголога ТИНРО Серафимы Буянкиной.

Pterosiphonia allae Kloczc. nom. prov. Тип: Японское море, б. Садингга, гл. 20 м., 20.06.1970. Коллектор С.К. Буянкина. Хранится в гербарии КИЭП ДВО РАН. Вид имеет широкий ареал от среднего Приморья до восточной Камчатки. Назван в честь альголога ТИНРО Аллы Потехиной.

Clathromorphum nereostratum Lebedn. f. *adhaerens* Kloczc. nom. prov. Тип: восточная Камчатка, Авачинский залив, б. Саранная, литораль, 08.08.1993. Коллектор Н.Г. Ключкова. Хранится в гербарии КИЭП ДВО РАН. В отличие от типовой формы вида прикрепляются к субстрату не только центральной частью корки, но почти всей нижней поверхностью.

Chicharea bodegensis Johansen f. *asiatica* Kloczc. nom. prov. Тип: Японское море, о-в Монерон, гл. 20 м. на *Mesophyllum erubescens*. 16.08.1972. Коллектор Б.В. Преображенский. Хранится в гербарии КИЭП ДВО РАН. Отличается от типовой формы вида размерами клеток сердцевин и размерами тетраспор.

В работе приводятся 5 новых номенклатурных комбинаций и неопубликованные данные о нахождении и экологии видов, новых для дальневосточного побережья России: *Pseudolithophyllum yendoi*, *Callophyllis palmatofolia*, *Hildenbrandtia occidentalis*, *Kurogiella saxatilis*, *Callithamnion acutum*, *Callithamnion* sp., *Rhodymenia intricata*, *Pylaiella petalonia*, *P. gardneri*. Приводятся многочисленные неопубликованные данные о новых находках некоторых уже известных для дальневосточной флоры видов, которые значительно изменяют представления об их ареалах и термолатин.

Результатом проведенной инвентаризации и ревизии флоры водорослей-макрофитов Дальнего Востока является выявление общего видового состава и состава флор 40 отдельных районов, описание новых таксонов, оформление новых номенклатурных комбинаций, дополнение альгофлоры видами, новыми для флоры Дальнего Востока, и расширение представлений о распространении многих таксонов в российской части Дальнего Востока.

Глава 4. АНАЛИЗ ФЛОРЫ ВОДОРосЛЕЙ-МАКРОФИТОВ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Биологическое разнообразие региональных экосистем является важнейшим качеством биосферы. Оно в значительной степени обеспечивает их

подвижность, устойчивость, изменчивость и непрерывность существования во времени и пространстве и может рассматриваться как возобновляемый биологический ресурс, пока слабо оцененный и освоенный.

В настоящее время по объему исследований, глубине проработки и научным достижениям в области изучения и охраны биоразнообразия, исследователи наземных экосистем далеко опережают морских гидробиологов. Ими разработаны методические основы выделения охраняемых объектов, рекомендации по сохранению редких видов и популяций разных групп растений и животных. Перечень этих рекомендаций достаточно широк: интродукция, культивирование, заповедание, криоконсервация и т.д.

Задача изучения и охраны биоразнообразия в морских акваториях, как научная проблема, пока только обозначена. В морской альгологии биологическое разнообразие до сих пор оценивалось видовым богатством региональных флор, иногда давался анализ их таксономического и фитогеографического состава. Изучение этих характеристик, однако, было направлено не на изучение биоразнообразия как такового, а использовалось для выяснения особенностей пространственной дифференциации и генезиса флоры.

Биологическое разнообразие морских альгофлор, безусловно, следует рассматривать шире: как совокупность самых разных признаков, характеризующих входящие в ее состав виды и надвидовые таксономические и ценоотические категории. Разнообразие флор, по нашему мнению, достаточно полно характеризуют таксономическое, фитогеографическое разнообразие, многообразие экобиоморф водорослей, отражающее морфологические, эколого-ценоотические, консортивные особенности входящих в нее видов, а также ряд важнейших признаков биологии их развития. Определение размаха перечисленных признаков у видов морской альгофлоры Дальнего Востока представляет большой интерес, поскольку дает возможность оценить резервы его устойчивости и изменчивости и закладывает основу для последующего изучения особенностей ценогенеза и истории развития морской бентосной растительности Дальнего Востока.

Таксономическое разнообразие дальневосточной флоры

Флора *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta* дальневосточных морей России, насчитывающая 551 вид, представлена 261 родом, 77 семействами и 33 порядками (табл. 1). Объем порядков и семейств соответствует современным представлениям, и в диссертации приводятся ссылки на публикации, содержащие эти сведения.

Важнейшим таксономическим показателем, любой анализируемой флоры, является количественный состав родов. Известно, что в региональных флорах они включают обычно по 1-2 вида, и особенности распределения видов по родам подчиняются «таксономическому закону Виллиса» (Willis, 1940). Дальневосточная альгофлора в этом отношении не составляет

исключения, и указанная закономерность свойственна ей в целом и разным ее отделам. Содержание родов с 1-2 видами у *Chlorophyta* достигает 27 или 73%, у *Phaeophyta* - 65 или 74% и у *Rhodophyta* - 105 или 72%.

Таблица 1

Таксономический состав альгофлоры дальневосточных морей России

Отдел	Число порядков	% от всех порядков	Число семейств	% от всех семейств	Число родов	% от всех родов	Число видов	% от всех видов
<i>Chlorophyta</i>	8	24,3	14	18,2	37	14,1	73	13,2
<i>Phaeophyta</i>	11	33,3	26	33,8	82	31,3	159	28,9
<i>Rhodophyta</i>	14	42,4	37	48,0	143	54,6	319	57,9
Вся флора	33	100	77	100	262	100	551	100

Важнейшим показателем таксономической структуры флоры являются ее пропорции: среднее количество видов в роде (v/p), видов в семействе (v/c), родов в семействе (p/c). Для альгофлоры Дальнего Востока они имеют следующие значения: v/p - 2,1, p/c - 3,4, v/c - 7,2. Их достаточно низкие значения свидетельствуют о высокой степени многообразия видов, составляющих изучаемую флору. В следующей таблице 2 приводится перечень наиболее крупных таксонов, составляющих ядро дальневосточной флоры.

Таблица 2.

Семейства и роды дальневосточной флоры с высоким содержанием видов

Семейства	Число родов	Число видов
<i>Rhodomelaceae</i>	12	42
<i>Delesseriaceae</i>	22	36
<i>Ceramiales</i>	14	37
<i>Corallinales</i>	19	39
<i>Bangiaceae</i>	2	20
<i>Laminariaceae</i>	9	25
<i>Acrochaetiaceae</i>	5	14
<i>Palmariaceae</i>	3	11
<i>Acrosiphoniaceae</i>	2	9
<i>Ulvaaceae</i>	4	10
<i>Dumontiaceae</i>	8	17
<i>Crossocarpaceae</i>	7	10
<i>Ectocarpaceae</i>	9	20
<i>Chordariaceae</i>	9	10

Роды	Число видов
<i>Porphyra</i>	13
<i>Laminaria</i>	18
<i>Odonthalia</i>	11
<i>Neorhodomela</i>	7
<i>Callophyllis</i>	7
<i>Acrochaetium</i>	7
<i>Membranoptera</i>	5
<i>Acrosiphonia</i>	5
<i>Urospora</i>	4
<i>Pilayella</i>	5
<i>Enteromorpha</i>	5
<i>Palmaria</i>	5
<i>Alaria</i>	5
<i>Clathromorphum</i>	5

Уникальность флоры определяется многими показателями и в том числе количеством монотипических, олиготипических (с 2-3 видами или родами) и политипических родов и семейств. Анализ их содержания в дальнево-

сточной флоре показывает, что у *Chlorophyta* количество монотипических родов составляет 32,4%, у *Phaeophyta* - 25,6% и у *Rhodophyta* - 21%. Высокий процент монотипических родов у зеленых складывается, в основном, за счет узкоспециализированных стенобионтных акрохетиевых водорослей. У бурых к монотипным родам относятся *Petroderma*, *Heterosaundersella*, *Tinocladia*, *Lithoderma*, *Delamarea*, *Stschapovia*, *Dichloria*, *Pseudochorda*, *Undariella*, *Pleuropterum*, *Feditia*, *Costularia*, *Phyllariella*, *Talassiophyllum* и др., у красных - *Meilodiscus*, *Pleuroblepharidella*, *Trailliella*, *Alatocladia*, *Ezo*, *Chicharea*, *Masakia*, *Neoabbottiella*, *Beringia*, *Crossocarpus*, *Hommersandia*, *Ionia*, *Hildeophyllum*, *Kurogia*, *Neoholmesia*, *Neohypophyllum*, *Nienburgiella*, *Tokidadendron*, *Enelittosiphonia*, *Lukinia*, *Reingardia* и др. Количество олиготипических родов в разных отделах составляет 27%, 34,8% и 25% от их общего количества. Среди разных по численности семейств основная роль принадлежит политипическим. Вместе с тем в каждом из отделов имеются монотипические семейства: *Ulotrichaceae*, *Capsosiphonaceae*, *Kornmanniaceae*, *Arthrothamnaceae*, *Syringodermataceae*, *Hildenbrandtiaceae*, *Tichocarpaceae*, *Hypneaceae*, *Ahnfeltiaceae* и др. Пропорции флоры, показатели численности моно- и олиготипических родов и семейств свидетельствуют о таксономической пестроте дальневосточной флоры, которая является отражением значительного разнообразия экобиоморф и уникальности слагающих ее видов.

Географическое разнообразие дальневосточной флоры

Географический анализ флоры Дальнего Востока основан на изучении широтного и меридионального распространения видов и типологии ареалов. За единицу географического состава принят географический элемент флоры (ГЭФ) по В.В. Алехину (1944). Типология ареалов проводилась нами по сходству широтного (в соответствии со схемами зонально-географического районирования А.Д. Зиновой, 1962; дополненной Виноградовой, 1984) и меридионального распространения видов.

Во флоре Дальнего Востока выделено 29 географических элементов. В диссертации приводится их перечень с указанием численности и процентной доли от общего количества видов. Анализ этих данных показывает, что самый крупный ГЭФ (88 видов) слагают наиболее узкоареальные приазиатские низкобореальные виды. Следующий по численности ГЭФ составляют азиатско-американские виды - широко-бореальные (58 видов) и высокобореальные (53 вида). Высоким содержанием видов характеризуются также следующие ГЭФ: тихоокеанско-атлантический широкобореальный (51 вид), аркто-тихоокеанско-атлантический арктическо-бореальный (44 вида), тихоокеанский приазиатский широкобореальный (43 вида), тихоокеанский приазиатский низкобореально-субтропический (42 вида). Численность остальных ГЭФ колеблется от 1 до 17 видов.

Все ГЭФ можно объединить в несколько разных групп (табл. 3).

Таблица 3

Содержание в дальневосточной флоре видов с разными группами ареалов (абсолютное и относительное, %*)

Группы видов с разным географическим распространением	Chlorophyta		Phaeophyta		Rhodophyta		Вся флора	
	Число видов	% от числа видов	Число видов	% от числа видов	Число видов	% от числа видов	Число видов	% от числа видов
Азиатские	11	15,0	65	41,0	151	46,8	227	40,9
Азиатско-американские	14	19,0	36	23,4	84	26,0	134	24,1
Тихоокеанские (все)	25	34,0	101	63,6	235	72,9	361	65,0
Тихоокеанско-атлантические	30	40,2	22	13,9	39	12,1	91	16,4
Аркто-тихоок.-атлантические	3	4,9	20	12,6	21	6,5	44	7,9
Виды Северного полушария	58	78,9	143	90,1	295	91,5	496	89,3
Биполярные виды	15	20,4	15	9,5	21	6,5	51	9,2

* Процент для бурых, красных водорослей и всех видов флоры брались из учета их общего количества, включающего виды, определенные до рода.

Данные, приведенные в таблице, показывают, что более половины всей флоры составляют тихоокеанские виды (65%). У *Chlorophyta* преобладают виды с более широкими ареалами, у *Phaeophyta* и *Rhodophyta* - с наиболее более узкими. Выше было показано, что при высокой пестроте таксономического состава несколько крупных порядков из разных отделов составляют ядро дальневосточной флоры. Ареалогический анализ свидетельствует, что во флоре в целом, и особенно среди *Rhodophyta*, велико количество узкоареальных видов. Фитогеографическое же разнообразие флоры создается, главным образом, представителями малочисленных порядков, которые обеспечивают также пестроту таксономического состава. При объединении ГЭФ по сходству широтных границ ареалов выявляется, что среди 9 выделенных зонально-географических групп преобладают, как и следовало ожидать, бореальные виды: низкобореальные (122), высокобореальные (98) и широкобореальные (162).

Использование надвидовых таксонов при проведении биогеографических исследований помогает глубже понять историю развития флор. Изучение родовых ареалов показывает, что среди родов, имеющих разные зонально-географические типы ареалов, преобладают роды, имеющие широкобореальное (66), арктическо-бореальное (41) и низкобореальное (32) распространение. При этом большинство родов, относящихся к этим зонально-географическим группам, особенно у *Rhodophyta*, являются моно- и олиготипическими. Это свидетельствует о длительности флорогенеза у азиатского

побережья Тихого океана и его относительно независимом протекании. Включение в дальневосточную флору большого числа видов с иными типами ареалов обуславливает пестроту фитогеографического состава и свидетельствует о сложной возрастной структуре дальневосточной флоры и ее широкой связи флорами других районов мирового океана.

Оригинальность и самобытность флоры определяется наличием эндемиков и рангом эндемизма. В работе рассмотрены особенности формирования ареалов водорослей, их способность к миграциям и факторы, обеспечивающие изоляцию флор или популяций водорослей. На конкретных примерах показано, что у морских водорослей хорошо выражена способность к расселению и расширению ареалов и дается заключение, что в целом они относятся к широкоареальным представителям морской биоты и что наличие в альгофлоре видов с ограниченным распространением следует рассматривать как признак ее высокой оригинальности. В работе приводится обширный перечень видов-эндемиков российского Дальнего Востока (67 видов), рассматриваются их ареалы. Изучаемая флора включает также эндемичные роды: *Feditia*, *Costularia*, *Pleuropterum*, *Undariella*, *Phyllariella*, *Masakia*, *Beringia*, *Kallymeniopsis*, *Velatocarpus*, *Irtugovia*, *Lukinia*, *Reingardia* и одно эндемичное семейство. Наличие в ней большого числа эндемичных таксонов также свидетельствует о высоком уровне ее своеобразия.

Морфологическое разнообразие видов

В разных отделах водорослей наблюдается параллелизм морфотипов на уровне отделов и отдельных порядков. Он имеет адаптивную природу и обусловлен приспособленностью филетически неоднородных организмов к общему местообитанию (Norton et al., 1981). Для макроводорослей разработаны различные классификации морфотипов. Мы выделяем 14 групп, характеризующихся следующими общими чертами морфологической организации слоевища: одноклеточные слоевища (1); нитчатые неразветвленные или с очень редкими ветвями (2); нитевидные разветвленные кустики, с ветвями неограниченного роста (3); пластинчатые, состоящие из 1-2 слоев клеток (4); псевдопаренхимные, имеющие форму кустиков, боковые ветви последних порядков которых имеют сложно детерминированный рост (5); псевдопаренхимные или сифональные, в виде плоских или раздутых одно и многослойных корок или желваков (6); виды с наиболее сложной морфологической и анатомической дифференциацией слоевища (7); многослойные пластины (8); псевдопаренхимные кустики с вальковатыми ветвями неограниченного роста (9); нитчатые гетеротрихальные кустики с ветвями ограниченного и неограниченного роста (10); имеющие вид пузырей, мешков, полых разветвленных или неразветвленных трубок (11); стелющиеся разветвленные нити (12); псевдопаренхимные одно- и многоосевые шнуры (13); плоские псевдопаренхимные пластинчатые кустики (14).

При отнесении к какой-либо морфологической группе видов, имеющих гетероморфный цикл развития, учитывалось, какая из фаз развития - спорофитная или гаметофитная - наиболее значима для формирования пространственной структуры и продукции сообщества. У диморфных видов учитывалось, какая из частей слоевища - стелющаяся или вертикальная - в норме развита больше.

Некоторые из выделенных групп включают очень разные по размерам и внутреннему строению виды. Объединяют их некоторые общие морфологические признаки и такая важная особенность морфогенеза видов, как способность или неспособность растений к осуществлению строго детерминированного роста. В предлагаемой схеме выделения морфогрупп некоторые группы на первый взгляд разнородны. Однако, для последующего изучения изменения морфологического разнообразия флор под воздействием антропогенных факторов, их целесообразно было объединить вместе.

Численный состав выделенных морфогрупп колеблется от 5 до 79. Самую большую группу составляют виды, представляющие собой кустики, центральная ось и боковые ветви у которых имеют тканевое строение или в разной мере выраженную дифференциацию внутренних и наружных нитей, формирующих осевой и боковые побеги с неограниченным и не детерминированным ростом. Сильная морфологическая расчлененность слоевищ у этих видов увеличивает площадь их фотосинтезирующей поверхности и соприкосновения с окружающей средой.

Далее в работе показана структурообразующая и продукционная роль видов разных морфогрупп. Отдельно обсуждается роль корковых водорослей, характеризующихся низкой продукцией и являющихся регуляторами численности оппортунистических видов, характеризующихся быстрой скоростью роста и высоким репродуктивным потенциалом (Masaki et al., 1981; Little, Arnold, 1982, и др.). Они, как и виды некоторых других групп, относятся к позднесукцессионным элементам фитоценозов.

Таксономический состав у разных морфологических групп различен. Зеленые водоросли входят в состав восьми из четырнадцати групп и характеризуются наиболее примитивной морфологией. Бурые водоросли заметно преобладают среди видов с наиболее сложной морфолого-анатомической организацией слоевища и среди нитчатых гомотрихальных кустиков. Красные водоросли образуют основное количество в пятой (20 видов), шестой (51 вид), восьмой (34 вида), девятой (55 видов) и четырнадцатой (45 видов) группах.

Количество видов, имеющих примитивное строение (одноклеточные, неразветвленные или слаборазветвленные нитчатые, пластинчатые 1-2-х слойные, трубчатые) во флоре незначительно. Их совокупная доля едва достигает 10%. Это говорит о том, что большинство современного флористического комплекса составляют виды со сложной дифференциацией талло-

ма, которая возникает в результате строго детерминированного роста отдельных морфоструктур при строго определенном функционировании основной и адвентивной, дополнительной меристемы. Такие виды характерны для климаксных сообществ и являются позднесукцессионными. К ним относятся ламинариевые, большинство фукусовых и некоторые церамиевые.

Оптимальная пространственная организация сообществ - одно из условий, необходимых для максимального использования ресурсов среды и их функционирования. Она обеспечивается сложением сообществ видами с разными размерами слоевищ. Поэтому изучение дифференциации флоры по этому признаку представляет также большой интерес. Мы выделили в ней несколько групп видов: 1 - микроскопические; 2 - до 0,5 см длины или поперечника; 3 - до 1 см длины или поперечника; 4 - до 5 см длины или поперечника; 5 - до 10 см длины или поперечника; 6 - до 20 см длины или поперечника; 7 - до 50 см длины; 8 - до 1 м длины; 9 - более 1 м длины.

При распределении видов по группам учитывались средние размеры зрелых растений, произрастающих в районах с ненарушенными условиями природной среды в основной части ареала. При анализе данных оказалось, что почти половина видов (249) принадлежит к 4 и 5 группам. Виды, размеры которых имеют 1 - 50 см длины или поперечника, составляют 70% от общего числа видов. 18,9% в дальневосточной флоре составляют виды, у которых размеры не превышают 0,5 см. Среди 105 таких видов 40 имеют микроскопические размеры. Самые крупные виды 0,5 м и более принадлежат бурым водорослям и составляют только около 10% от общего числа видов, но именно они создают основную продукцию и формируют структуру макрофитобентоса дальневосточных морей.

Эколого-биологические характеристики видов

Среди видов изучаемой флоры можно выделить виды-паразиты, облигатные эпи- и эндофиты, эпи- и эндозойды, факультативные эпифиты. У ряда видов морских водорослей наблюдается предрасположенность к наличию эпифитов и эндофитов, в то время как другие водоросли выработали различные механизмы их отторжения. Все известные для дальневосточной флоры виды-паразиты относятся к багрянкам. В основном это адельфапаразиты, родственные своим хозяевам. Так, *Janczewskia morimotoi* встречается только на *Laurencia nipponica* (Nonomura, 1979), *Masakia bossiella* - только на видах *Bossiella*. Часть видов-паразитов характеризуется ослабленной пигментацией (*Ezo epiyessoense*, *Choreocolax polysiphoniae*, *Harveyella mirabilis*). У других она хорошо выражена (*Clathromorphum reclinatum*, *Masakia bossiella*). У последнего вида был обнаружен наиболее тесный тип связи с хозяином - вторичные поровые связи (Клочкова, 1987а). Из общего количества видов флоры паразитические составляют только 1,8%.

Эндофиты и эндозоиды (14 видов) встречаются во внутренних тканях водорослей и оболочках мшанок и гидроидов, являются достаточно специализированными симбиотическими водорослями. При этом многие из них проявляют избирательность к хозяевам. Это хетофоровые водоросли, представители родов *Myrionema*, *Streblonema*, *Acrochaetium*, *Audouinella* и др. Корковые *Corallinales*, кроме того, способны к образованию микофикобиозов с сумчатыми и пикнидиальными грибами (Клочкова, Рындина, 1989).

Эпифиты, растущие на водорослях и морских травах наименее специализированные из симбиотических водорослей. Некоторые из них являются облигатными эпифитами и никогда не встречаются как свободноживущие. Таких видов во флоре Дальнего Востока достаточно много - 104. Они характеризуются разной таксономической принадлежностью, размерами и морфологией. Явление эпифитизма весьма распространено среди морских макрофитов и существует большое количество видов, способных в определенных условиях быть факультативными эпифитами.

Большую группу видов (более 80) составляют виды-базифиты, образующие ядро консорциумов. Это *Cystoseira*, *Sargassum*, *Fucus*, *Laminaria*, *Talassiophyllum*, *Chordaria*, *Neorhodomela*, *Odonthalia*, *Ptilota*, *Neoptilota*, *Bossiella* и др. В целом эпифиты могут иметь практически все виды водорослей, по крайней мере в период старения и отмирания слоевищ. Вместе с тем существуют виды, для которых наличие эпифитов - явление чрезвычайно редкое. В качестве примера можно отметить виды родов *Lithoderma*, *Hildenbrandtia*, *Nemalion*, *Gloiopeltis*. Таким образом, проведенные исследования показывают, что у представителей дальневосточной флоры велико разнообразие консортивных характеристик, что обуславливает богатство и структурное многообразие альгоценозов.

Существенной характеристикой биологического разнообразия флоры является присутствие в ней видов с разной длительностью и сроками вегетационного периода. Существуют разные схемы деления видов по длительности и срокам вегетационного периода. В своих исследованиях мы пользовались наиболее упрощенной, разделяющей водоросли на многолетние, однолетние и эфемерные. Среди многолетних мы выделили собственно многолетние, у которых большая часть таллома сохраняется больше одного года и ложно многолетние. Последние, как правило, характеризуются диморфным строением и в течение какого-то периода года сохраняются только в виде корок. Наибольшей продолжительностью жизни в дальневосточной флоре отличаются *Mesophyllum erubescens*, *Talassiophyllum clathrus*, которые, судя по данным наших исследований, могут жить более 15 лет, и *Clathromorphum nereostratum*, способный вегетировать около 100 лет (Lebednik, 1976).

Слоевища однолетних растений существуют в течение полного или почти полного года. Среди однолетних видов можно выделить сезонные ви-

ды, у которых в какой-то период года сохраняются только остатки слоевищ, и асезонные виды, существующие круглогодично в форме перекрывающихся генераций (Кафанов, Жуков, 1993). Эфемерные виды вегетируют очень короткий период, в течение нескольких месяцев или даже нескольких недель, например, многочисленные эпифиты *Zostera*: *Kornmannia zostericola*, *Halothrix lumbricalis*, *Sphacelaria furcigera*, *Punctaria flaccida*, *Rhodophyseta georgii*, виды рода *Pneophyllum*.

Деление видов на однолетние и эфемерные иногда бывает затруднительным, потому что один и тот же вид в разных частях ареала может иметь разную продолжительность жизни. Кроме того, часто случается, что эфемерный по своей природе вид, может изменять глубину своего произрастания. Этим достигается эффект выравнивания температурных условий, и тем самым продлеваются сроки присутствия вида в сообществах макрофитобентоса данного района. При существующих сложностях деления видов на разные по продолжительности жизни группы и возможных ошибках, в настоящей работе представлялось важным показать, что в дальневосточной флоре широко представлены все группы видов. В целом во дальневосточной флоре эфемерные виды резко преобладают над остальными. У зеленых водорослей они составляют подавляющее большинство, у багрянок - одну треть, у бурых - чуть более трети видов. Многолетние виды у зеленых водорослей очень немногочисленны (виды *Codium*), у бурых и красных они составляют около трети всех видов в каждом из этих отделов.

Таким образом дальневосточная флора, как крупный региональный флористический комплекс, демонстрирует высокое разнообразие по всем изученным показателям. Насколько они устойчивы во флорах отдельных районов Дальнего Востока и какие широтные изменения претерпевают можно определить только проведя сравнительный анализ разнообразия региональных и конкретных флор. Рассмотрению этих вопросов посвящены следующие главы диссертации.

Глава 5. ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВОДОРосЛЕЙ В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ РОССИИ

Деление дальневосточного побережья на минимальные флористические районы

Прежде чем определить особенности широтных и меридиональных изменений признаков разнообразия, выбранных для изучения, следует рассмотреть причины, определяющие направления и скорость флористических изменений в разных районах побережья и проследить качественные и количественные изменения видового состава от участка к участку. У российского побережья Дальнего Востока их выделено 40 (рис. 1). Границы участков хорошо совпадают с положением средне августовских изотерм и флора

каждого из них представляет собой вполне однородную, дифференцированную только экологически, минимальную единицу флористической иерархии и может рассматриваться как конкретная флора в понимании А.И. Толмачева (1974).

Условия обитания на шельфе и флористические особенности разных дальневосточных районов

В разделе описываются гидрологические, климатические, геоморфологические особенности выделенных участков побережья, определяющие пространственные изменения видового состава макрофитов в дальневосточном районе; в случае необходимости указываются исторические палеогеологические причины, определившие специфику флор. Цитируются литературные источники, содержащие данные по видовому составу и растительности района.

Флористические изменения в Беринговом море и у восточной Камчатки

Гидрологические и климатические условия на самом севере Дальнего Востока близки к арктическим, поэтому флора 1-го участка бедна видами, в ней преобладают малопродуктивные корковые, нитчатые или небольшие кустистые водоросли. В сублиторали встречаются и более крупные макрофиты, но они имеют отчетливо выраженные черты угнетенности.

В зал. Анадырский условия среды столь же суровы. Термический режим и система течений неблагоприятны для развития тихоокеанских бореальных видов, поэтому флору участка почти на 2/3 образуют мультizonальные и арктическо-бореальные виды. Третий участок побережья в альгологическом отношении остается самым малоизученным на Дальнем Востоке. Между тем именно здесь происходит трансформация флоры: обогащение ее тихоокеанскими элементами, сокращение ценотической роли и выпадение арктических элементов. Для района характерны бухты фиордового типа. Прибрежные воды в них прогреваются лучше, чем у открытого берега, поэтому там могут развиваться виды, отсутствующие в более южных районах, например, *Pleuroblepharidella japonica*, некоторые виды родов *Callophyllis*, *Neodilsea* и др.

Восточное побережье Камчатки (4-9 участки) слабо изрезано и широко открыто для действия океанических вод и миграции видов. Температура прибрежных вод изменяется не равномерно. Существующая в Беринговом море и на юге Камчатки система течений способствует распространению видов от Курильских и Алеутских островов к северным районам восточного побережья. Макрофитобентос восточной Камчатки складывается видами разных фитогеографических групп. Часть из них характеризуется преимущественно американским или азиатским распространением, например, *Porphyra pseudolinearis*, *P. tasa*, *Corallina pilulifera*, *Clathromorphum nereostratum*,

Pleuroblepharidella japonica, *Palmaria marginicrassa*, *Neohypophyllum midendorfi* и др. В сублиторали доминируют *Alaria marginata*, *A. fistulosa*, *Agarum*, *Talassiophyllum*, разные виды рода *Laminaria*, в основном *L. bongardiana*.

У восточной Камчатки хорошо выражен флористический градиент, образуемый постепенным сокращением к северу числа азиатских высокобореальных и азиатско-американских видов. Воздействие флор соседних районов на флору восточной Камчатки может ослабевать или, напротив, усиливаться. Это сопровождается изменением ареалов водорослей. В недавнем прошлом они сильно сократились у *Nereocystis luetkeana*, *Macrocystis integrifolia*, *Desmarestia latifrons*, *Entocladia muricata*, *Nienburgia prolifera*, *Ahnfeltia fastigiata* и др. У некоторых видов (*Irtugovia shimamurana*, *Callithamnion acutum*, *Codium ritteri*, *Palmaria hecatensis* и др.), встречающихся теперь только у северных Курил и Командорских островов и отсутствующих у Камчатки, они приобрели дизъюнкции. Развитие ареалов у видов восточнокамчатской флоры имеет разную направленность, и в настоящее время ни не только суживаются, но и расширяются, как например, у видов *Nemalion vermiculare* и *Halosaccion minjaili*, эпизодически проникающих к берегам восточной Камчатки.

Интенсивность миграций водорослей-макрофитов в разные периоды геологической истории, характеризовавшиеся значительными колебаниями климата в северной Пацифике, менялась. В настоящее время наблюдается более выраженное влияние американской флоры на азиатскую. Ее представители активно проникают во флору Командорских островов и отсюда рассеиваются в остальные районы западной Пацифики. Командорские острова характеризуются мягким и важным климатом. Их флора исключительно разнообразна и насчитывает более 200 видов (Ключкова, Березовская, 1998). Среди них многочисленны виды островного генезиса, распространенные у Алеутских и Курильских островов. Ареалы некоторых из них охватывают также юго-восточную Камчатку. Последняя, таким образом, является звеном, связующим воедино северопацифическую островную дугу.

Флористические изменения у западной Камчатки, материкового побережья Охотского моря и северного Сахалина

Охотское море глубоко вдается в материк и располагается недалеко от полюса холода азиатской суши. Для него характерны исключительно суровые для этих широт климат и гидрология. У материкового побережья они близки к арктическим, у Курильских островов и у восточного Сахалина - значительно мягче. Разница в среднемесечных зимних температурах между материковой и островной частями побережья достигает 15 °С. Своеобразие флоры континентального берега Охотского моря определяется системой те-

чений и историей развития макрорельефа, обеспечившей этому бассейну длительную географическую изоляцию.

Юго-западная Камчатка является частью континента, но климат здесь типично островной, муссонный. Берег низменный, спрямленный, с преобладанием песчаных грунтов. Скалистые участки встречаются только на самом юге. Геоморфологические условия ограничивают развитие водорослей и, следовательно, препятствуют обмену флор между Охотским и Беринговым морями. Флора юго-западной Камчатки является обедненным дериватом флоры юго-восточной Камчатки. Эпизодически могут проникать охотоморские виды *Cystoseira crassipes*, *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *Phyllariella ochotensis*, *Lessonia laminarioides*.

У северо-западного берега Камчатки высота приливов возрастает до 6-11 м, в результате сильно увеличивается ширина литоральной зоны и валовая продукция литоральной флоры. Ее большую часть образует *Fucus evanescens*. Из-за нарастающего похолодания в сублиторали постепенно изменяется состав доминантов. Почти исчезают *Laminaria longipes*, *L. dentigera*, *Arthrothamnus bifidus*. Становится очень редкой *L. yezoensis*. Одновременно усиливают свою ценотическую роль охотоморские виды *L. appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, багрянки *Chondrus platynus*, *Ahnfeltia plicata*, *Devaleraea microspora*, *Crossocarpus lamuticus*, *Pantoneura baerii*, *Neohypophyllum middendorphii* и др. Общее количество видов уменьшается.

В Пенжинской губе температура воздуха зимой падает до -20 °С. Высота приливов достигает 12,9 м, а скорость приливно-отливных течений - 2-3 м/сек. Благодаря обилию мягких грунтов, интенсивному движению воды, терригенному стоку, в прибрежной зоне постоянна высокая мутность воды, поэтому здесь доминируют эвритопные виды зеленых и бурых водорослей. В юго-восточной части губы, встречаются скалистые грунты. Водорослевая растительность все больше приобретает специфические черты охотоморской флоры.

Участок побережья от м. Тайганос до м. Толстого находится под воздействием зарождающегося холодного Северо-Охотского течения. Его альгофлора представляет собой продолжение материковой флоры, характерной для центральных участков материкового берега моря. В этом районе целиком затухает доминирующая роль представителей берингоморского ламинариевого комплекса. Их повсеместно замещают охотоморские виды ламинариевых. В массовых количествах появляется *Cystoseira crassipes*. Из-за суровых ледовых условий здесь весьма обеднен состав литоральной флоры.

Макрофитобентос 15 и 16 участков охотоморского района постепенно обогащается видами, в основном багрянками. Усиливается ценотическая роль *Rhodomela tenuissima*, *R. sibirica*, *Palmaria moniliformis*, *Heteroglossum ochotense* и др. В глубоко врезаемых в материк, прогреваемых Тугурском, Ульбанском заливах и в Удской губе разнообразие водорослей на литорали

и в сублиторали возрастает, эпизодически сюда проникают тепловодные эфемерные виды.

У Шантарских островов в аномально теплые годы поверхностные, прибрежные воды прогреваются до 16-18 °С. Это способствует проникновению в их флору ряда достаточно тепловодных видов от Курил и южного Сахалина: *Haplogloia kurilensis*, *Papenfussiella kuromo*, *Grateloupia*. Среди багрянок наиболее массовыми становятся кроссокарповые, представители родов *Neorhodomela*, *Odonthalia*, *Ptilota*, *Neoptilota*. Такие виды, как *Coccotylus truncatus*, *Fimbrifolium dichotomum*, *Chondrus platynus*, *Ahnfeltia plicata*, *Devaleraea microspora*, *Pantoneura baerii*, *Neohypophyllum middendorphii*, пожалуй, нигде на Дальнем Востоке не встречаются в таком количестве. В сублиторали Шантарских островов доминируют *Laminaria appressirhiza*, *L. inclinatorhiza*, *L. gurjanovae*, *Phyllariella ochotensis*, *Lessonia laminarioides*.

Флора северного Сахалина и Амурского лимана резко обедняется из-за опреснения прибрежных вод стоком реки Амур. Здесь сточные пресные воды соединяются с холодными водами Северо-Охотского течения. Обогнув северную часть острова Сахалин, они стекают вдоль восточного Сахалина как Сахалинское течение. Широкое распространение в Амурском лимане песчаных грунтов и низкие температуры воды препятствуют вселению в западную часть Охотского моря тепловодных видов из более южных районов.

Таким образом, система течений, опреснение прибрежных вод и песчаные грунты на юго-западной Камчатки и восточного Сахалина способствуют изоляции охотоморской материковой флоры. Подобная геоморфологическая обстановка существует давно. Это подтверждается палеогеологическими данными (Бискэ, 1975), и наличием эндемичных видов и в частности таких (*Phyllariella ochotensis*, *Lessonia laminarioides*), ближайшие родственники которых встречаются ныне только в атлантическом секторе Арктики и Южном полушарии.

Флористические изменения у восточного Сахалина и Курил

Район характеризуется большой меридиональной протяженностью. Из-за апвеллингов, особенно мощных у средних Курил и у северо-восточного Сахалина, плавного широтного изменения гидротермического режима вдоль Курильской гряды и Сахалина не наблюдается. Система течений на юге Охотского моря образуется путем взаимодействия разных по происхождению водных масс: япономорской, океанической и северо-охотоморской. Поэтому флора на юге Охотского моря весьма пестра и мозаична.

Зал. Анива находится на стыке Японского и Охотского морей в зоне интенсивного водообмена. Его флора включает наиболее тепловодные дальневосточные виды *Tokidea corticata*, *Heterosiphonia japonica*, *Pneophyllum lejolissii*, *Dictyopteris divaricata*, *Polysiphonia yendoi* и др. Течение Соя еще обогревает прибрежные воды зал. Терпения, обеспечивает про-

никновение в залив тепловодных видов *Gonodia sargassii*, *Heterosaunderella hattoriana*, *Acrothrix pacifica*, *Hyalosiphonia caespitosa*, *Grateloupia divaricata* и др. Температурный режим северо-восточного Сахалина (26 участок) формируют в основном воды Сахалинского течения. К северу от м. Терпения изменяются очертания берега. Он становится низменным, лагунным. Флора обедняется. Широкое распространение приобретают zostера, эврибионтные виды: *Chordaria flagelliformis*, *Melanosiphon intestinalis*, *Scytosiphon lomentaria*, *Fucus evanescens*, *Pelvetia wrightii*, *Chaetomorpha linum*, *Acrosiphonia duriuscula*, *A. saxatilis*, *Blidingia minima*; а также представители рода *Enteromorpha*. Из-за резкой смены гидрологического режима видовой состав бентосной флоры к северу от м. Терпения резко меняется. Поэтому от этого мыса проводится граница между низко- и высокобореальными подзонами умеренной зоны (Зинова, 1962; Гусарова, 1975, и др.).

Часть вод течения Соя при выходе из пролива Лаперуза следует к южным Курилам, создавая благоприятные условия для массового развития в их флоре теплоумеренных видов родов *Sargassum*, *Laurencia*, *Pneophyllum*, *Melobesia*, *Lithophyllum* и др. Сюда же могут проникать некоторые холодноводные виды: *Codium ritteri*, *Analipus gunjii*, *Soranthra ulvoidea*, *Talassiphyllum clathrus*, *Arthrothamnus bifidus*, *Pleuroblepharidella japonica*, *Corallina frondescens*, *Bossiella plumosa* и др. Обогащению флоры южных Курил способствует их близость к Японским островам.

По числу видов наиболее богатой на юге Охотского моря является флора о-ва Кунашир - 192 вида. На Малых Курилах найдено 172 вида, у о-ва Шикотан - 158 и у о-ва Итуруп - 173. Флористические изменения у островов определяются более всего сменой доминантов и состава сообществ, чем гидрологией. Макрофитобентосу района присущи многоярусность, разнообразие флоры макро- и микроэпифитов и эндофитов, чрезмерное развитие водорослевого пояса и гигантизм водорослей.

У о-ва Итуруп воды течения Соя сильно охлаждаются. Альгофлора в равной степени представлена низко- и высокобореальными видами, такими как *Soranthra ulvoidea*, *Scytosiphon dotyi*, *Desmarestia kurilensis*, *Cymathere japonica*, *Porphyra tasa*, *Neodilsea tenuipes*, *Opuntiella ornata* и др. Бореально-тропические виды почти исчезают. Флора океанического и охотоморского побережий острова различается составом доминантов, количеством тепловодных видов, общим обликом растительности. Именно здесь низкобореальные сообщества замещаются высокобореальными. *Laminaria japonica* почти исчезает. Массовыми становятся виды родов *Cymathere*, *Arthrothamnus*, *Costaria*, *Alaria* и *Laminaria*, главным образом *L. dentigera* и *L. yezoensis*. Поэтому северную границу низкобореальной подзоны проводят от м. Терпения к Итурупу (Гусарова, 1975, и др.).

О-в Уруп омывают холодные воды течения Ойя-Сюо. Здесь доминируют *Laminaria dentigera*, *L. yezoensis*, *L. longipes*, *Cymathere fibrosa* и *Alaria*

fistulosa. Во флору включаются многие холодноводные высоко-бореальные виды *Rhodophyta*, свойственные островной флоре. О-в Симушир с прилежащими островами находится в зоне апвеллинга под воздействием холодных глубинных вод. Это наиболее холодноводный Курильский район. Состав сублиторальных доминантов остается тем же, что у Урупа, но ширина водорослевого пояса сильно суживается. Только у Симушира встречаются *Feditia simuschirensis*, *Costularia kurilensis* и *Undariella ochotensis*. О-в Парамушир находится на стыке разных флористических районов, в зоне воздействия различных течений. Массовыми сублиторальными видами остаются *Laminaria dentigera*, *L. longipes*, *Alaria fistulosa* и *Cymathere triplicata*. Суровые гидрологические условия района способствуют развитию холодноводного флористического комплекса.

Флористические изменения в Японском море

Циркуляцию вод Японского моря формирует Цусимское течение. До вхождения в Татарский пролив оно проходит вдоль Японских островов и на севере Хоккайдо разделяется. Значительная его часть через пролив Лаперуза уходит в Охотское море, оставшаяся - движется вдоль западного Сахалина. В центральной части Татарского пролива она сильно охлаждается и, наталкиваясь на широкие участки материковой отмели, отклоняется на запад, поворачивает и течет вдоль материкового берега Японского моря как холодное Северояпонское течение. Скачкообразное понижение температуры прибрежных вод между Сахалином и Хоккайдо (в летний период до 5-6 °C) вызывает резкие изменения видового состава флоры между этими островами.

Входя в пролив, Цусимское течение обтекает о-в Монерон, поэтому в его флоре встречаются наиболее тепловодные виды *Trailliella intricata*, *Tokidea corticata*, *Champia parvula*, *Dasya sessilis*, *Heterosiphonia japonica*, *Pneophyllum lejolisii*, *Dictyota dichotoma*, *Dictyopteris divaricata*, *Syringoderma japonica*, *Ezo epiyessoense*, *Lithophyllum yessoense* и др., распространенные в российских водах Японского моря кроме того только на юге Приморья. Такие массовые для западного Сахалина виды, как *Fucus evanescens*, *Analipus filiformis*, *Petalonia fascia* у о-ва Монерон отсутствуют.

У п-ова Крильон, являющегося жной оконечностью Сахалина, течение отжимается от берега. Температурный режим прибрежных вод формируют глубинные япономорские воды и охотоморские водные массы. Они создают отрицательную температурную аномалию. Поэтому на этом участке побережья доминируют холодноводные *Alaria fistulosa*, *Arthrothamnus kurilensis*, *Laminaria appressirhiza*, *L. gurjanovae*. Эпизодически сюда проникают тепловодные виды от о-ва Хоккайдо, несвойственные дальневосточной флоре.

Севернее п-ова Крильон из-за нарастания глубин течение поджимается к берегу и прогревает прибрежные воды. Поэтому бентосная флора района содержит еще значительное число тепловодных видов. У мыса Слепиков-

ского Цусимское течение почти полностью охлаждается. Из флоры исчезают *Bryopsis plumosa*, *B. hypnoides*, *Fosliella farinosa*, *Gracilaria chorda*, *Acrosorium yendoi*, *Lomentaria hakodatensis*, *Chondria dasyphylla* и др. заносные высокобореальные виды. Из-за преимущественного развития песчаных и илисто-песчаных грунтов водорослевый пояс становится скудным и прерывистым.

На широте м. Слепиковского охлажденный поток Цусимских вод почти всей массой поворачивает к матерiku. Суровые гидрологические условия на севере Татарского пролива способствуют распространению холодноводных арктическо-бореальных и широкобореальных видов северного генезиса: *Clathromorphum reclinatum*, *C. compactum*, *C. circumscriptum*, *Sphacelaria plumosa*, *Halopteris dura*, *Polysiphonia urceolata*, *Sphacelaria arctica*, *Rhodomela tenuissima* и др. На севере Татарского пролива скорость флористических изменений угасает. Температура прибрежных вод понижается. Из-за опреснения вод Амурского лимана до 5-8 ‰ холодноводные охотоморские виды не могут вселяться в Японское море через пролив Невельского. Флора северной части Татарского пролива поэтому представляет собой обедненную япономорскую флору.

Отличительной флористической особенностью среднего Приморья, граничащего с Татарским проливом является обедненность; сюда не проникают как самые тепловодные виды, так и самые холодноводные, распространенные севернее. Вместе с тем нами обнаружены здесь самые узкоареальные низкобореальные виды, *Heterosaundersella hattoriana*, *Neoholmesia japonica*, *Alatocladia modesta*, *Callophyllis papulosa*, *Callophyllis palmatifolia*, *Callithamnion* sp. и некоторые из видов высокобореального генезиса, *Cirrularia gmelini*, *Neoabbottiella araneosa* и др.

Флора зал. Петра Великого наиболее богата на Дальнем Востоке. Летом в прогреваемых мелководных бухточках создаются условия, близкие к субтропическим, а зимой к арктическим, поэтому в заливе встречаются как самые тепловодные эфемеры *Cladophoropsis fasciculatus*, *Gomontia polyrhiza*, *Undaria pinnatifida*, *Trailliella intricata*, *Gelidium pacifica*, *Polyides rotundus*, *Hypnea japonica*, *Rhodomenia intricata*, *Tokidea hirta*, *Delesseria serrulata*, *Laurencia saitoi*, *Symphyocladia marchantioides* и др., так и холодноводные арктическо-бореальные виды. К северу от залива количество тепловодных видов резко сокращается. К б. Рудная Пристань их поток почти угасает.

Таким образом, температурный режим, течения, апвеллинги, биотические и абиотические преграды и другие причины вызывают значительные широтные и меридиональные изменения видового состава конкретных флор, смену доминантов, состава и структуры сообществ. Эти изменения протекают настолько быстро, что видовой состав каждой пары соседних флор отличается друг от друга по меньшей мере на 19-21%. В работе это иллюстрируют ориентированный граф включения-сходства, построенный

для 40 конкретных флор и дендрограммы, показывающие сходство флор в отдельных субрегионах. Данные статистического анализа показывают, что в дальневосточном регионе отчетливо выявляются центры видового разнообразия. Это 10, 17, 22, 23, 28, 30 участки побережья (рис. 1). Далее при рассмотрении пространственного изменения характеристик биоразнообразия именно их флоры будут сравниваться между собой.

Глава 6. ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХАРАКТЕРИСТИК РАЗНООБРАЗИЯ ВО ФЛОРЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Географическая структура

С изменением географической широты в конкретных флорах наряду с перечнем ГЭФ изменяется их количество и численность от 28, 29 во флорах зал. Петра Великого и юго-западного Сахалина до 10 и 13 во флорах двух самых северных районов российского Дальнего Востока. Сокращение ГЭФ происходит на фоне пропорционального (почти втрое) уменьшения общего видового состава от юга к северу. Широтные изменения количества ГЭФ, следовательно, коррелируют с общими широтными изменениями флоры. При этом пестрота фитогеографического состава конкретных флор, как признак, характеризующий их разнообразие, является достаточно устойчивой характеристикой. Это видно по тому, что даже самая обедненная флора 1-ого участка, включающая только 52 вида, разбивается на 10 ГЭФ. Исходя из этого можно говорить, любая конкретная флора является смесью видов, разных по терморатическим характеристикам, происхождению, времени включения в ее состав.

Для сравнительной характеристики пестроты фитогеографического состава для каждой из 40 флор был рассчитан такой показатель, как среднее количество видов на 1 ГЭФ (в/ГЭФ). Оказалось, что в дальневосточной флоре он колеблется от 4,4 до 10, при этом более, чем в половине конкретных флор он изменяется только от 6,5 до 8. Наиболее высокие его показатели имеют флоры 8-го, 10-го, 20-го, 27-го и 40-го участков, являющихся очагами видового разнообразия в дальневосточном регионе. Минимальные значения в/ГЭФ характерны для флор районов, удаленных от источников миграции видов или очень обедненных и недостаточно изученных.

Анализ видовых списков крупнейших по численности широкоареальных ГЭФ показывает, что состав входящих в них массовых видов остается достаточно постоянным. Поэтому представителей этих ГЭФ можно рассматривать как консервативный элемент дальневосточной флоры, придающий ей единство и целостность. Данные проведенного исследования показывают также, что пространственные изменения числа ГЭФ и лидерство ГЭФ (по численности видов) по районам хорошо согласуются с сущест-

вующими для Дальнего Востока схемами фитогеографического районирования и приведенными выше гидрологическими характеристиками районов.

Так, во флорах 1-4-го участков преобладают арктическо-бореальные, у восточной Камчатки - азиатско-американские широкобореальные, у Командор - тихоокеанские высокобореальные, во флоре всех участков материкового берега Охотского моря, исключая юго-западную Камчатку, - арктическо-бореальные виды. В конкретных флорах Курильских островов самыми многочисленными являются тихоокеанские широкобореальные виды. В Японском море, как у островного, так и у материкового побережий, фитогеографический состав флоры претерпевает значительные широтные изменения. На севере Татарского пролива наиболее многочисленны арктическо-бореальные виды, у южного Сахалина и среднего Приморья лидирующая роль переходит к азиатским низко- и широкобореальным видам, а в зал. Петра Великого - к низкобореально-субтропическим.

Выше отмечалось, что у побережья Дальнего Востока хорошо выражены флористические изменения. При выяснении особенностей распространения представителей разных ГЭФ оказалось, что арктическо-бореальные виды наиболее распространены на севере Берингова моря, у материкового побережья Охотского моря и на самом севере Татарского пролива. К югу от этих районов их число постепенно сокращается. Тепловодные виды постепенно сокращаются в количестве от юга к северу. Севернее о-ва Итуруп и п-ова Лисьянского (материковое побережье Охотского моря), они не встречаются. Тихоокеанско-атлантические виды наиболее многочисленны у восточного берега Охотского моря, тогда как азиатско-американские концентрируются у Командорских островов и постепенно уменьшаются в количестве к северо-западу Берингова моря, югу Камчатки и вдоль Курильских островов. В восточную часть Охотского моря они почти не заходят.

Активное проникновение американских видов в азиатскую флору объясняется разными причинами и в том числе тем, что флора американского побережья в районах, расположенных на широте 53-54° с. ш., значительно богаче по видовому составу, чем азиатская. Это выявляется при сравнении одноширотных флор у разных материков. Поэтому она более активна в процессах флористического взаимообмена. Отчетливо выраженная меридиональная асимметрия количественного состава флор разных побережий, как проявление биологической антимерии северной Пацифики, объясняется гидрологическими особенностями этого района и свойственна не только флоре, но и фауне (Кафанов, 1994).

Сохранение высокого разнообразия ГЭФ и поддержание их численности при существующем общем широтном уменьшении числа видов обеспечивается наложением друг на друга разнонаправленных градиентов: северного (уменьшение к югу количества арктическо-бореальных видов), южного (уменьшение к северу количества теплоумеренных видов) и западного

(уменьшение количества азиатско-американских видов от Командорских островов к югу и западу).

Таксономическая структура

При продвижении с юга на север общее количество видов, родов, семейств и порядков постепенно уменьшается. Эти изменения сильнее выражены на видовом и родовом уровнях и меньше - на семейственном и порядковом. Так, во флоре зал. Петра Великого насчитывается 173 рода, на севере Татарского пролива их становится 116, у юго-западного Сахалина - 133, у Шантарских о-ов - 107, у Командорских - 120, в Анадырском заливе - 72 и у самой северной границы Бегингова моря - 42. Если число родов к самым северным районам уменьшается более, чем в 4 раза, то число семейств немногим более, чем в 2 раза. Широтное изменение количества порядков заметно выражено у северной и южной границ Дальнего Востока. На юге к порядкам, распространенным в пределах всего региона, добавляются новые: *Bonnemaisoniales*, *Syringodermatales*, *Dictyotales* и др. Пропорции флоры (в/р, в/с, р/с) в разных районах изменяются незначительно и в целом повторяют значения, присущие всей дальневосточной флоре. Это свидетельствует, что таксономическая пестрота - одна из наиболее устойчивых характеристик флоры любого иерархического уровня.

Выше говорилось, от района к району значительно изменяется состав видов. В создании флористических градиентов участвуют представители многих крупных семейств и порядков. Наиболее наглядно это прослеживается у *Corallinales*, *Ceramiales*, *Laminariales* и *Fucales*. Из рис. 3 видно, что кораллиновые и фукусовые водоросли играют заметную роль в формировании южного градиента, церамиевые - западного. Ламинариевые водоросли, уменьшаясь в количестве от средних Курил к северу и югу, наоборот, сглаживают широтные изменения численности конкретных флор. Далее выяснялось, насколько при существующей пространственной дифференциации видового состава стабилен состав экобиоморф конкретных флор. В ходе анализа учитывалось, что в приполярных районах изменение состава экобиоморф происходит под неблагоприятным воздействием условий среды.

Морфологическое разнообразие

Сравнивался количественный состав описанных выше морфологических групп видов в отдельных, наиболее богатых и изученных конкретных флорах Дальнего Востока. Рассчитывалось их процентное содержание к общему количеству входящих в них видов. Проведенный анализ показал, что содержание видов в разных морфологических группах от района к району изменяется, при этом для изученных конкретных флор повторяется одна и та же закономерность. Она выражается в том, что во всех районах высоко содержание видов в группах 6, 8 и 14 и низко в группах 2, 4 и 12.

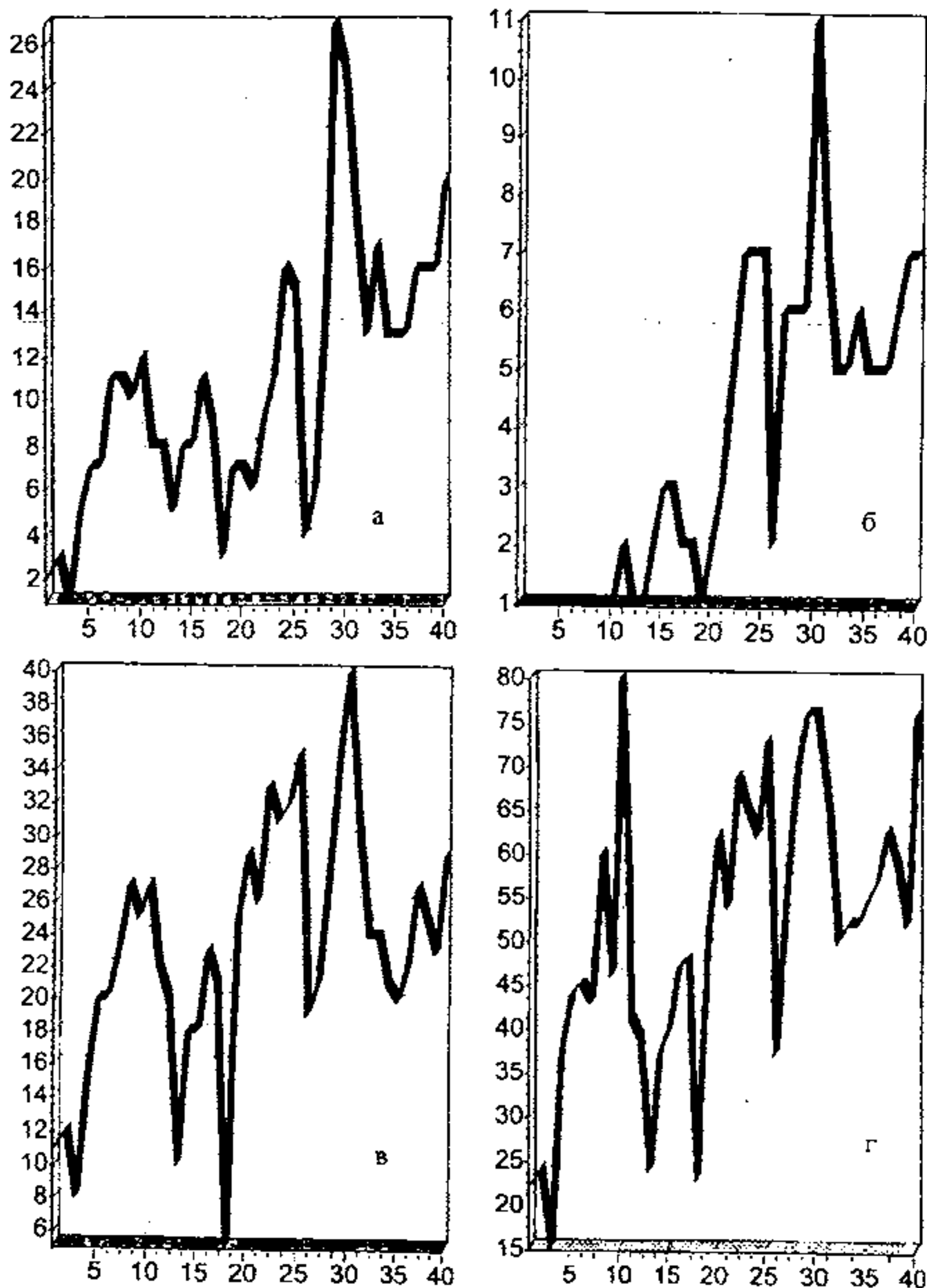


Рис. 3. Количество видов порядков *Corallinales* (а), *Fucales* (б), *Laminariales* (в), *Ceramiales* (г) в конкретных флорах Дальнего Востока. По оси абсцисс - участки побережья в соответствии с рис. 1; по оси ординат - количество видов.

Вместе с тем было выявлено, что в высокобореальных флорах несколько выше доля видов, характеризующихся наиболее примитивным строением слоевищ. В япономорской флоре ниже, чем на юге Охотского моря, доля видов со сложной морфолого-анатомической дифференциацией слоевищ.

Несмотря на общие широтные изменения флоры и меняющуюся численность морфогрупп, соотношения видов с разной морфологией в разных конкретных флорах не претерпевают принципиальных изменений. Их относительная стабильность свойственна и другим конкретным флорам, однако, из-за худшей изученности или естественной обедненности она проявляется у них не столь явно. Для изучения широтного изменения структуры флоры по составу разноразмерных видов для тех же конкретных флор определялись процентные соотношения видов 9-и ранее выделенных размерных групп (табл. 4).

Таблица 4.

Количественный состав разноразмерных групп видов во флорах отдельных участков Дальнего Востока, %.

Участок побережья*	Размерные группы								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
7	8,0	5,6	7,2	16,0	29,6	38,4	41,25	4,0	12,0
10	4,5	2,0	3,0	42,0	25,0	26,0	18,5	2,0	8,0
16	0,7	3,5	4,2	13,3	21,7	23,8	23,1	2,8	3,8
17	3,6	5,4	4,8	11,4	23,4	22,8	19,8	3,0	7,2
20	3,3	1,32	1,98	9,9	17,82	27,06	19,8	6,6	11,88
25	3,5	3,5	3,0	9,5	16,5	25,0	19,0	4,0	11,5
28	3,3	3,85	4,95	7,15	22,0	28,05	18,15	3,3	9,35
29	4,4	6,05	5,5	12,65	28,85	19,25	15,4	2,75	6,6
35	4,8	3,0	4,2	12,0	25,2	21,6	18,0	2,4	6,0
40	6,08	8,36	4,56	13,68	23,18	22,42	13,68	2,66	4,18
Вся флора	7,2	7,38	4,5	13,14	21,06	23,76	11,52	3,6	6,66

* Номера участков побережья соответствуют таковым на рис. 1.

Из данных, приведенных в таблице, видно, что каждая сравниваемая флора включает виды всех размерных групп. Колебания их численности складываются как по объективным причинам, так и вследствие недостаточной изученности флор и, особенно представителей 1-ой и 2-ой групп. Проведенный анализ свидетельствует о том, что морфометрическое разнообразие и соотношения видов разных морфотипов в разноширотных флорах - устойчивая характеристика, имеющая тенденцию к сохранению.

Изменения эколого-биологических характеристик видов

Для сравнения широтных изменений эколого-биологических характеристики все виды дальневосточной флоры были разделены на три группы: 1) зависимые, развитие которых тесно связано с существованием других ви-

дов (паразиты, полупаразиты, облигатные эпи- или эндофиты, эпи- или эндозоицы), 2) независимые (группа А), которые обычно встречаются как эпифиты или как наиболее обычные базифиты факультативных и облигатных эпифитов, 3) независимые (группа Б), которые в активный период жизни не имеют устойчивых консортивных связей, эндо- и эпифитов. Проведение четкой границы между видами второй и третьей групп достаточно сложно, поскольку в природе фактически нет макрофитов, которые бы никогда не имели эпифитов и не эпифитировали сами. При делении на группы мы пользовались собственными и литературными."

Проведенные исследования показывают, что зависимые виды распространены по всему Дальнему Востоку. Широтные изменения их численности подчиняются закономерностям, присущим общим широтным изменениям флоры. Максимальным их содержанием отличаются наиболее тепловодные флоры зал. Петра Великого и о-ва Монерон. Содержание видов второй группы (А) в разных конкретных флорах достаточно высокое, до 20% от общего числа видов. Их состав от участка к участку подвержен, пожалуй, наибольшим изменениям. В каждой конкретной флоре существуют свои виды, с которыми агрегировано максимальное число видов первой и второй групп. Это *Cystoseira crassipes*, виды рода *Sargassum*, *Talassiophyllum clathrus*, *Coccophora langsdoeffii*, *Fucus evanescens*, *Chordaria flagelliformis*, *Scytosiphon*, *Chorda filum*, *Agarum cribrosum*, багрянки *Tichocarpus crinitus*, *Chondrus pinnulatus*, *Palmaria stenogona*, *Neoptilota asplenoides*, *Ptilota filicina*, виды родов *Neorhodomela*, *Rhodomela*, *Odonthalia* и др.

Численность видов группы А в каждой сравниваемых флорах подвержена меньшим колебаниям, чем у видов предыдущей группы. Виды группы Б в период роста и созревания спор, как правило, не имеют эпи- и эндофлоры. Она может появляться у них на самых последних стадиях развития жизненного цикла. К таким видам относятся представители родов *Kurogiella*, *Lithoderma*, *Hapterophycus*, *Ralfsia*, *Hildenbrandtia*, *Peyssonnelia*, *Desmarestia*, *Dichloria*, *Halopteris*, *Dictyopteris*, *Dictyota*, *Nemalion*, *Gelidium*, *Dumontia*, *Hyalosiphonia*, *Gloiopeltis*, *Gloiosiphonia*, *Halymenia*, *Cirrulicarpus*, *Crossocarpus*, *Gracilaria*, *Opuntiella*, *Prionitis*, *Ahnfeltiopsis*, *Chysymenia*, *Lomentaria*, *Champia*, *Dasya* и др.

Многие из видов группы Б имеют механизм защиты от обрастания. Это может быть выработка веществ фенольной природы, подавляющих рост эпифитов (Козицкая, 1989) или веществ, действующих как хемоаттрактанты, ограничивающие оседание спор (Masaki et al., 1981; Maier, Muller, 1986, и др.). Другие из этих веществ, действуют как протеолитические ферменты, разрушающие белковые молекулы, адгезивного материала, склеивающего споры макроводорослей с субстратом (Evans, Christie, 1970). У кораллиновых, например, периодически может случиваться эпителий. Содержание независимых видов группы Б в сравниваемых флорах изменяется от 127 до

56 и последовательно уменьшается от юга к северу. Проведенные исследования показывают, что каждая конкретная флора включает в свой состав представителей каждой из трех выделенных групп. Для сравнения соотношения видов этих групп в каждой из флор их численность была выражена в процентах к общему числу входящих в нее видов (табл. 5).

Таблица 5.

Широтные изменения содержания в некоторых конкретных флорах Дальнего Востока видов с разным уровнем консортивных связей

Участок побережья	Зависимые стенобионтные		Независимые, группа А		Независимые, группа Б	
	кол-во видов	% от видов	кол-во видов	% от ви- дов	кол-во видов	% от ви- дов
7	27	14.6	58	31.3	99	53.4
10	35	17.5	58	29.0	107	53.2
16	10	6.8	48	32.6	89	60.5
17	21	13.0	48	28.0	100	59.0
20	20	13.0	52	34.0	79	52.1
25	30	15.6	76	38.0	86	45.0
28	36	19.0	69	37.0	78	44.0
29	39	21.5	52	28.0	89	49.0
35	31	18.6	53	32.0	79	47.0
40	64	24.3	70	26.6	127	48.3

Из данных, приведенных в таблице, видно, что процентное содержание зависимых видов к северу уменьшается, а независимых - несколько возрастает. Без глубокого анализа широтных особенностей пространственной организации макрофитобентоса объяснить это достаточно сложно. Диапазон колебания процентного содержания зависимых видов в каждой из сравниваемых флор составляет плюс-минус 11%. У независимых видов группы А он также равен 11%, а у независимых группы Б - 15%. Эта разница не столь значительна, особенно, если принять во внимание недостаточную изученность отдельных групп видов. Поэтому и в данном случае можно говорить об относительной стабильности процентного соотношения видов с разными эколого-биологическими характеристиками.

Далее для тех же конкретных флор сравнивались соотношения видов с разными периодами вегетации в каждой из флор. В целом по флоре Дальнего Востока виды-эфемеры составляют 42,1% (238 видов) от ее общего числа, однолетние - 17,2% (95 видов), многолетние - 29,4% (162 вида), ложно многолетние - 4,17% (23 вида). (У 38 видов (6,9%) сроки вегетации остались не определенными.) Поскольку каждая конкретная флора включала только от 1 до 4 видов с неизвестными сроками вегетации (в заливе Петра Великого их больше), ошибка, полученная при расчетах процентного содержания

видов с разными сроками вегетации, составляет не значительную величину, и ею можно было пренебречь.

Данные проведенного исследования показывают, что в сравниваемых конкретных флорах соотношения разных групп видов остаются почти неизменными. Эфемеры в них составляют 33-42 %, многолетние - 32-42%. Количество однолетних видов составляет наиболее устойчивую величину - 18-22%. В этом отношении некоторое исключение составляет флора зал. Петра Великого, в которой эфемерные виды достигают почти 50% от общего состава флоры, а многолетние - только 22%.

Приведенные данные показывают, что соотношения разных групп видов, в пределах дальневосточного района остается относительно постоянными и несколько изменяется только у его северной и южной границ. Разные конкретные флоры, следовательно, близки друг к другу соотношением видов с разными морфометрическими, экологическими и биологическими характеристиками. Это обеспечивает устойчивость ценотической структуры макрофитобентоса в каждом дальневосточном районе.

В целом проведенное исследование показывает, что при существенных различиях видового состава для всех дальневосточных конкретных флор характерны пестрота таксономического и фитогеографического составов и значительное сходство экобиоморф. Это в свою очередь говорит о существовании единых принципов формирования минимальных единиц флористической иерархии, регулируемых механизмами флоро- и ценогенеза. Последние направлены на создание видовых комплексов, способных образовывать устойчивые и оптимальные по структуре сообщества макрофитобентоса. Для конкретных флор высших морских водорослей характерен высокий уровень биологического разнообразия, который имеет достаточно определенную и относительно постоянную структуру. В связи с этим конкретные флоры можно рассматривать как надорганизменные единицы пространственной дискретности жизненных проявлений.

Глава 7. НАПРАВЛЕНИЯ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ФЛОРЫ (НА ПРИМЕРЕ АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ)

Деграция флоро-ценотических комплексов под воздействием антропогенных факторов сейчас прослеживается во многих районах Дальнего Востока и изменяет ход их естественно-исторического развития. Для изучения этих процессов была выбрана уникальная по геоморфологии, гидрологии и гидрохимии Авачинская губа, расположенная на юге восточной Камчатки и испытывающая ныне сильнейший антропогенный пресс.

В диссертации дается физико-географический и гидрологический очерк района, указываются причины, определяющие слабое конвекционное перемешивание водных слоев и незначительный водообмен с соседним Авачинским заливом. Рассматриваются условия, способствующие разносу или, на-

оборот, накоплению загрязняющих веществ, температурный режим, определяющий фенологию видов и скорость минерализации органики. Отдельно описывается современное экологическое состояние водоема.

Авачинская губа - естественный приемник загрязняющих веществ Петропавловско-Елизовско-Вилучинской городской агломерации. В течение многих лет в нее сбрасывается до 30 млн. м³ неочищенных вод в год. Промышленные и хозяйственно-бытовые стоки поступают в прибрежье самотоком и по канализационным коллекторам, особенно интенсивно вдоль юго-восточного и восточного берегов. В губу, кроме того, сбрасываются льяльные воды базирующихся в ней судов и военных кораблей. Реки, впадающие в губу, несут загрязняющие вещества со всей площади водосбора, интенсивно используемой в настоящее время сельским хозяйством.

Основными загрязняющими губу веществами являются нефтепродукты, фенолы, биогенные вещества и тяжелые металлы. В работе приводятся сведения по средней концентрации этих веществ в воде и среднему их содержанию в водоеме. Средняя концентрация нефтепродуктов во всей толще воды в течение многих лет составляла 0,52 мг/л (около 10 ПДК) и их постоянное содержание в губе составляло около 2000 т. С 1993 г. концентрация снизилась в среднем до 0,17 мг/л. Концентрация фенолов в губе в последнее десятилетие изменялась от нуля до 0,09 мг/л (90 ПДК) при среднем значении 0,01 мг/л (10 ПДК). В последние годы она составляет 0,003-0,006 мг/л (3-6 ПДК). Содержание нитратного азота в воде губы колеблется в очень широких пределах: от нуля до 18,50 мкг-атом/л. За год реки выносят в Авачинскую губу около 1120 т азота. Суммарный вынос минерального фосфора в губу составляет около 240 т в год. Воды губы и около 5% общей площади прибрежья загрязнены тяжелыми металлами в количествах, превышающих фоновые значения в 6-12 раз (данные ВСЕГИИ).

Интенсивный расход кислорода на окисление загрязняющих веществ определил постепенное нарастание его дефицита в придонных слоях и гибель глубоководных анаэробных организмов. В настоящее время зона с дефицитом кислорода вдоль городского побережья продвинулась до глубины 8 м. Переизбыток биогенных элементов вызывает постоянное "цветение" воды. Минеральная и органическая взвесь, живой и отмирающий планктон создают высокую мутность воды и заиление и вызывают погребение детритом и оседающей минеральной взвесью жестких грунтов. В течение многих лет это оказывает неблагоприятное воздействие на макрофитобентос и вызывает его постепенное изменение.

Отношение водорослей к загрязнению и долговременные изменения флоры

Изучение антропогенного воздействия на водоросли проводилось на организменном, популяционном и ценоотическом уровнях (Клочкова и др.,

1995, Klochkova, Klochkova, 1998). Это позволило разделить все собранные в губе виды макрофитов на разные по устойчивости к загрязнению группы. Для определения уровня загрязненности районов, в которых велся сбор водорослей, использовалась классификация Л.П. Брагинского (1986) с некоторыми изменениями, адаптирующими ее к морским водоемам.

В работе приводится ретроспективный обзор флоры Авачинской губы. Описания видов (30 *Chlorophyta*, 36 *Phaeophyta*, 69 *Rhodophyta*) включают сведения по экологии, биологии, ответным реакциям на загрязнение, выражающимся в появлении у них аномалий развития, уродств, ингибиции роста, изменении взаимоотношений с другими организмами бентоса или исчезновении из флоры загрязненных районов. Для каждого вида приводятся сведения по изменению распространения, указывается ценотическая роль и дается характеристика сапробности.

Анализ произошедших флоро-ценотических изменений

Первое описание растительности Авачинской губы дал П.В. Савич (1914). Уже тогда он упомянул о загрязнении современной акватории морпорта. К 1970-му г. процессы полисапробизации флоры охватили отдельные участки внутренней части губы и выразились в увеличении доли ульвовых и эктокарповых водорослей и сокращении роли гигартиновых, кораллиновых и других. В 1987 г. практически вдоль всей внутренней части губы наблюдались процессы полисапробизации флоры. К 1992 г. загрязнение продвинулось к прилежащим участкам горла Авачинской губы. Одновременно усилились процессы деструкции альгоценозов во внутренней части губы. Нижняя граница фитали стала постепенно перемещаться вверх. С исчезновением глубоководных ламинариевых и корковых кораллиновых начались эрозионные процессы, сопровождавшиеся активным перемешиванием галечно-гравийно-песчаных грунтом. Жесткие субстраты в мелководье стали погребаться песком. Волновое перемещение мягких грунтов усиливало мутность и оказывало истирающее действие на мелкие растения. Обильное биообрастание *Fucus*, *Neorhodomela*, *Ptilota*, ламинариевых и других видов приводило к угнетению растений. Разнообразное воздействие поллютантов инактивировало ростовые процессы, оказывало на водоросли стерилизующий эффект, вызывало у них различные неблагоприятные последствия.

Первые признаки полисапробизации флоры в горле губы появились только в начале 90-х годов. В 1993 году здесь произошел аварийный разлив нефти. Нефтяная пленка разнеслась по прилежащим районам, покрыла субстрат и обитателей литоральной зоны. Тяжелые битумные фракции нефти осели на дно и пропитали мягкие грунты и детрит. За три последующих года донная растительность этих районов полностью деградировала на литорали и почти полностью в сублиторали и до сих пор не восстановилась.

Процессы изменения флоро-ценотических комплексов при хроническом хозяйственно-бытовом, промышленном загрязнении, при залповом воздействии поллютантами и т.д. протекали по разным сценариям. Подробно они описаны в наших публикациях. В ходе флоро-ценотических перестроек за два прошедших десятилетия около 60 видов водорослей полностью исчезли из состава макрофитобентоса района, более 50 стали очень редкими. Многие из оставшихся видов изменили ценотическую роль. В настоящее время массовое распространение в Авачинской губе имеют 14 видов зеленых, 7 видов бурых и только 4 вида красных водорослей. Для определения изменений характеристик разнообразия под воздействием загрязнения были изучены признаки видов с разной к нему устойчивостью.

Изменение биоразнообразия флоры под воздействием загрязнения

В практике альгологических исследований принято выделять комплексы поли-, мезо- и олигосапробных видов. Однако, в связи с тем, что уровень ПДК, соответствующий олиготоксичности, все же оказывает определенное воздействие на макробентос (стимулирует развитие полисапробных видов) массовые обитатели олиготрофных морских вод были объединены в группу стеносапробных видов. Известно, что при минимальном загрязнении среды они (некоторые представители кораллиновых, гигартиновых) сокращаются в количестве или исчезают. К олигосапробам были отнесены виды, исчезающие при слабом хроническом загрязнении, к мезосапробам - виды, хорошо развивающиеся при слабом и среднем хроническом загрязнении, но не встречающиеся в условиях политоксичности. В условиях очень сильного загрязнения у них резко снижается ценотическая роль, появляются аномалии развития. К полисапробным видам были отнесены виды, выживающие в условиях гиперсапробного хронического загрязнения. У них также сильно изменяется морфо-физиологическое состояние, но они все-таки сохраняют способность к вегетации, а некоторые даже увеличивают свое присутствие. Понятия "сапробность" рассматривается в работе как эквивалент понятия "таксобность".

Сапробность вида не всегда зависит от степени его толерантности к определенным уровням концентраций загрязняющих веществ. Однако причины, вызывающие исчезновение видов, всегда являются производными загрязнения и вызывают ухудшение или разрушение среды обитания. Например, микроскопические эпи- и эндофиты исчезают, скорее всего, из-за изменения у базифитов метаболических процессов и состава экзогенной хемореппелентной по своей сути органики. Корковые водоросли при существующем уровне седиментации засыпаются илом, детритом, обрастают мидиями. Глубоководные виды *Thalassiophyllum clathrus*, *Laminaria dentigera*, *Constantinea rosa-marina*, *Opuntiella ornata*, *Schizymenia pacifica* и др. при недостатке освещенности не способны к нормальному фотосинтезу. Вместе

с глубоководными ламинариевыми исчезают связанные с ними многочисленные эпифиты и т.д.

Для определения признаков разнообразия у водорослей разных сапробных групп изучались таксономическая структура, фитогеографический состав, морфология, консортивные связи, сроки вегетации. Оказалось, что среди полисапробных видов Авачинской губы 57, 5% относятся к зеленым, 24, 5% - к бурым и 18% - к красным. Среди мезосапробных видов зеленых водорослей - 11%, бурых - 38%, красных - 49 %. Среди олигосапробных зеленых водорослей - 8%, бурых - 35%; красных - 57%. Стеносапробные виды представлены главным образом багрянками - 71% и бурыми - 29%. Наиболее устойчивы к загрязнению зеленые водоросли, наименее - красные. Это согласуется с имеющимися представлениями о толерантности этих групп.

Для изучения направлений ценотических перестроек определялся сапробный состав видов-доминантов. Оказалось, что полисапробные виды среди них составляют более половины - 54%, остальные в равных количествах входят в состав остальных сапробных групп. Самые многочисленные среди полисапробных видов бурые, самыми малочисленными - красные (44,4% и 22% от общего количества в группах соответственно). Виды-доминанты отдела *Chlorophyta* на 100% являются полисапробами.

Суммарное количество олиго- и стеносапробных видов-доминантов составляет около 1/3 от их общего количества. На первых этапах хронического загрязнения, как правило, наблюдается снижение их численности. Последующее их выпадение из флоры происходит на фоне увеличения ценотической роли и общей биомассы у поли- и мезосапробных видов. Высокие продукционные характеристики последних как бы маскируют тревожные симптомы начальной стадии деградации растительных сообществ.

При изучении содержания в разных сапробных группах монотипических родов оказалось, что их количество среди стено- и олигосапробных (неустойчивых) видов достигает 13, а среди мезо- и полисапробных (устойчивых) - 9. Семейственный состав в группе устойчивых видов также менее пестрый. Антропогенная трансформация флоры, следовательно, сопровождается резким обеднением ее таксономической пестроты.

Фитогеографический состав разных сапробных групп также различен. Он более пестрый у представителей стено- и олигосапробного комплекса, а виды-доминанты принадлежат, главным образом, к азиатским, тихоокеанским и тихоокеанско-атлантическим широкобореальным видам, а также к тихоокеанским высокобореальным, арктическо-бореальным и мультizonальным. Численный состав этих ГЭФ у разных по устойчивости к загрязнению групп видов различен. Среди наиболее узкоареальных высокобореальных представителей флоры неустойчивых в три раза больше, чем устойчивых. Мультizonальные же виды на 100 % являются поли- и мезосапробами. Это показывает, что антропогенные изменения флоры направлены, пре-

жде всего, на сокращение числа узкоареальных видов и снижение разнообразия ГЭФ.

В ретроспективе флора Авачинской губы включала представителей всех 14 морфотипов (см. главу 4). Для изучения изменений морфологического разнообразия, произошедших под воздействием загрязнения, представители всех морфотипов были объединены в две большие группы. Первая группа примитивных видов включает главным образом представителей 2-ой, 3-ей, 4-ой и частично 11-ой групп. Это неразветвленные и разветвленные, простые или образующие кустики нити (7 видов), однодвуслойные пластины (6 видов), трубчатые слоевища, с одно- или немногослойными стенками (11 видов). Только 6 устойчивых к загрязнению видов имеют сложное анатомо-морфологическое строение слоевищ. Ко второй группе сложно организованных видов были отнесены представители всех остальных из 14 выделенных выше групп.

Далее для двух групп - примитивных и сложноорганизованных - определялось соотношение видов, устойчивых (мезо- и полисапробные) и неустойчивых (стено- и олигосапробные) к загрязнению. Оказалось, что у примитивных видов это соотношение составляет 72% и 28%, а у сложноорганизованных - 21 и 79% соответственно. Это показывает, что при загрязнении среды изменяется структура морфологического разнообразия и выживают, в основном, виды с примитивной организацией слоевищ.

Доминанты прежних растительных ассоциаций Авачинской губы характеризуются разной морфологией. Это неразветвленные нити, нитевидные и кладомные кустики, разные по анатомической сложности пластины, трубки, корки и др. Многообразие их морфотипов обеспечивало многоярусную, мозаичную структуру фитобентоса. Виды сложного анатомо-морфологического строения формировали структурный каркас сообществ. Корковые водоросли при невысокой продуктивности выполняли чрезвычайно важную роль стабилизаторов плотности зарослей, так как сдерживали массовое развитие ламинариевых и других агрессивных оппортунистических видов. Эфемерные виды с примитивным строением, быстрыми темпами роста и высоким уровнем воспроизводства обеспечивали сезонную изменчивость структуры фитоценозов и повышали их общую продукцию.

Размеры слоевищ косвенно дают возможность судить о продуктивности видов, поэтому было интересно рассмотреть размерное разнообразие среди устойчивых и неустойчивых видов. Данные этого исследования приведены в табл. 6. Размерные группы (1-9) в приведенной таблице соответствуют таковым в главе 4 настоящей работы.

Из данных таблицы видно, что во флоре Авачинской губы широко представлены виды, максимальная длина которых колеблется от 10 до 50 см. Их количество у устойчивых и неустойчивых видов почти равно и составляет 46 и 45 соответственно. Именно поэтому на первых стадиях ан-

тропогенной трансформации растительности, характеризующейся возрастанием роли видов полисапробного комплекса, изменение видового состава не сопровождается изменением размерной структуры сообществ. Только в условиях гиперсапробности мезосапробные и полисапробные виды с крупными талломами - *Laminaria bongardiana*, *Alaria marginata*, *Alaria angusta* и *Fucus evanescens* - замещаются мелкими низкопродуктивными.

Таблица 6.

Размерные характеристики устойчивых и неустойчивых к загрязнению видов флоры Авачинской губы

Группа видов	Размерные группы видов								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Устойчивые	1	2	3	6	17	11	18	5	3
Неустойчивые	4	4	3	14	14	21	10	1	8

При рассмотрении продолжительности жизни у видов, разных по устойчивости к загрязнению, оказалось, что среди эфемеров почти 2/3 составляют поли- и мезосапробные виды, а среди многолетних столько же составляют - олиго- и стеносапробные виды. Следовательно, по мере выпадения неустойчивых к загрязнению видов увеличивается доля эфемерных полисапробных видов. Вместе с тем наличие среди устойчивых полисапробных представителей флоры многолетних видов определяет относительную устойчивость растительного покрова и длительное течение процессов антропогенной трансформации флоры. Важно отметить следующее. Среди 24-х поли- и мезосапробных видов с примитивными биоморфами 23 являются сезонными эфемерами. Среди олиго- и стеносапробных видов встречаются виды с разными биоморфами, но при этом только два из них являются сезонными эфемерами, остальные относятся к одно- или многолетникам.

Изучение антропогенной трансформации флоры Авачинской губы и изменения ее биоразнообразия позволяет утверждать, что в условиях загрязнения изменения таксономической структуры флоры направлены на резкое сокращение пестроты таксономического и фитогеографического состава, выпадение из состава флоры узкоареальных видов, составляющих ее оригинальный элемент, и превращение ее в комплекс банальных видов. Изменения морфологического разнообразия направлены, в первую очередь, в сторону выпадения видов со сложными биоморфами. Как правило, это многолетние виды. Виды, приспособленные к загрязнению, в подавляющем большинстве характеризуются примитивной морфологией и коротким периодом вегетации. Размерная структура и общая биомасса сообществ в течение длительного времени даже при активно идущих процессах антропогенной трансформации имеет тенденцию к сохранению. В целом, антропо-

генное загрязнение приводит к резкому снижению продуктивности сообществ и биоразнообразия флор.

Настоящее исследование было проведено в одном небольшом в масштабах Дальнего Востока районе. Однако, по видовому составу и структурному разнообразию сообществ он вполне сопоставим со многими выделенными конкретными флорами. Это дает основание экстраполировать полученные выводы и утверждать, что возможное в других районах бореальной зоны течение процессов антропогенной трансформации будет иметь ту же направленность и будет проходить подобным образом.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ И ВЫВОДЫ

1. Список дальневосточной флоры включает 551 вид, входящий в состав 262 родов, 77 семейств, 33 порядков. 1 род, 15 видов, 2 формы видов описаны как новые для науки. Установлено 12 новых номенклатурных комбинаций, одно переименование вида. Обнаружено 44 вида, новых для всего изученного региона. Уточнено распространение в пределах изученной акватории многих ранее указывавшихся видов.

2. Флора российского Дальнего Востока характеризуется высоким уровнем таксономической дифференциации, низкими пропорциями, включает 63 монотипических рода (32% у зеленых, 25,6% у бурых и 21% у красных), 76 олигопитических родов, 12 монотипических семейств, содержит большое количество присущих только ей видов (67), родов (16), одно эндемичное семейство. Часть указанных таксонов являются эндемиками с очень узкими ареалами. Высокий уровень эндемизма и специфичности видового и родового составов является отражением длительного флорогенеза дальневосточной альгофлоры, сопровождавшегося процессами видо- и родообразования.

3. Современная геоклиматическая и гидрологическая обстановка в акватории дальневосточных морей обуславливает высокую мозаичность абиотических факторов и, как следствие этого, сложную картину распространения видов. В изученном регионе выделяются 40 участков побережья, флора которых представляет собой минимальные единицы флористической иерархии - конкретные флоры. Даже самые богатые из них включают не более 42% от общей численности дальневосточной флоры. Изменения видового состава конкретных флор от участка к участку не превышают 20% и в целом выражаются в постепенном обеднении видового богатства от юга к северу. Широтные изменения флоры наиболее отчетливо проявляются у границ бореальной зоны и сглаживаются в ее средней части. Меридиональные флористические различия наиболее заметны в Охотском море.

4. На фоне общих широтных изменений флоры проявляются локальные сгущения числа таксонов. Их наличие - результат пространственной не-

однородности термических условий океаносферы, существования в пределах Дальнего Востока участков побережья с высоким разнообразием биотических условий и активной инвазии видов из других центров разнообразия. Широтные изменения флоры выравниваются, кроме того, наложением разнонаправленных флористических градиентов.

5. В пределах Дальнего Востока хорошо выражены три флористических градиента. Один из них образуется за счет уменьшения от севера к югу арктическо-бореальных видов, второй за счет уменьшения к северу числа теплоумеренных видов, третий за счет постепенного рассеивания по акватории Дальнего Востока азиатско-американских широкобореальных и высокобореальных видов. Местом основной концентрации последних являются Командорские острова.

6. Изученная флора в настоящее время особенно тесно связана и развивается под воздействием японского и северо-американского флористических центров. Этому способствует современная гидрологическая обстановка, благоприятствующая инвазии японских и американских видов в дальневосточную флору и явление биологической антимерии. Последняя выражается в значительной меридиональной асимметрии количественного состава северопацифических альгофлор на одних и тех же широтах у азиатского и американского побережий.

7. Дальневосточная флора характеризуется высоким уровнем разнообразия экобиоморф у слагающих ее видов и образуется разными по размерам, морфологической организации, срокам вегетации, консортивными, симбиотическим связям видами. 50% общей численности флоры составляют сложноорганизованные виды, характерные для позднесукцессионных устойчивых климаксных сообществ. 10% из них - самые крупные виды (более 0,5 м выс.), формирующие структурный каркас растительности.

8. На фоне общих флористических изменений и высокой пространственной дифференциации видового состава в дальневосточном районе отчетливо выражены тенденции к сохранению структуры разнообразия конкретных флор. По мере выпадения одних видов и включения в состав флор других, соотношения численности оппортунистических и позднесукцессионных видов и видов с разными сроками вегетации, консортивными связями, морфологией изменяются в незначительных пределах. Для всех конкретных флор характерны высокая таксономическая и фитогеографическая пестрота, низкие пропорции. Включение в них видов с разными термотатическими характеристиками отражает устойчивость их возрастной структуры и гарантирует историческую преемственность и непрерывность существования.

9. Обнаруженное сходство структуры разнообразия конкретных флор свидетельствует о существовании единых принципов их формирования и о том, что этот процесс протекает не хаотически, а подчинен определенным

правилам, регулируется механизмами ценогенеза, приводящими к закреплению во флоре (в процессе ее исторического развития) видов, способных играть определенную функциональную роль в сообществах макрофитобентоса.

10. Конкретные флоры высших морских водорослей характеризуются высоким уровнем определенным образом структурированного биологического разнообразия и не являются случайным набором видов. Их следует рассматривать как надорганизменные единицы пространственной дискретности жизненных проявлений.

11. Многолетнее изучение макрофитобентоса Авачинской губы позволяет выделить в нем группы видов с разной устойчивостью к загрязнению и сформулировать общие выводы об изменении структуры разнообразия флоры под воздействием антропогенных факторов. Анализ данных показывает, что почти 2/3 от общего состава флоры губы составляют виды не устойчивые к загрязнению. Именно они составляют оригинальный элемент флоры и определяют высокий уровень ее биоразнообразия. Поэтому их выпадение из состава флоры вызывает резкое его снижение. Подавляющее большинство полисапробных видов характеризуются как широкоареальные, входят в состав политипических широко распространенных родов. Многие из них характеризуются примитивным строением, небольшими размерами, короткими жизненными циклами и низкой продукцией.

12. На первых этапах антропогенной трансформации флоры выпадение стено- и олигосапробных видов сопровождается увеличением общей биомассы водорослей и плотности растительного покрова. На последующих стадиях процесса наблюдается полное исчезновение олигосапробных видов и резкое снижение морфометрических и продукционных показателей у ценозообразующих мезо- и полисапробных видов. На следующем этапе наблюдается выпадение из состава флоры продуктивных полисапробных видов со сложной анатомо-морфологической организацией и безраздельное доминирование оппортунистических низкопродуктивных видов. В условиях гиперсапробности со временем исчезает любая бентосная растительность. Антропогенная трансформация флоры, таким образом, направлена на разрушение ее оригинальности и биологического разнообразия.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

1. Ключкова Н.Г. Видовой состав водорослей литорали и сублиторали Камчатского залива // Новости сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 20-24.
2. Ключкова Н.Г. Дополнение к флоре Кроноцкого и Авачинского заливов юго-восточной Камчатки // Биология моря. 1977. N 5. С. 24-32.
3. Виноградова К.Л., Ключкова Н.Г., Перестенко Л.П. Список водорослей литорали Восточной Камчатки и западной части побережья Берингова

- моря // В кн.: Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М.: Наука. 1978. С. 150-155.
4. Ключкова Н.Г. О новом виде рода *Bossiella* Silva (*Corallinaceae*, *Rhodophyta*) // Новости сист. низш. раст. Л., 1978. Т. 15. С. 22-25.
 5. Макиенко В.Ф., Ключкова Н.Г. Водоросли, новые для залива Чихачева (Татарский пролив, Японское море) // Биология моря. 1978. № 3. С. 17-25.
 6. Ключкова Н.Г. Распространение членистых кораллиновых водорослей в Мировом океане // III Всесоюзн. совещ. по морской альгологии-макрофитобентосу. Киев: Наукова Думка. 1979. С. 33-34.
 7. Ключкова Н.Г., Бывалина Т.П. Альгофлора северной части материкового побережья Японского моря и ее связь с флорами соседних районов // III Всесоюзн. совещ. по морской альгологии-макрофитобентосу. Киев: Наукова Думка. 1979а. С. 29-32.
 8. Ключкова Н.Г., Бывалина Т.П. Новые данные о водорослях-макрофитах материкового побережья Японского моря // Новости сист. низш. раст. 1979б. Т. 16. С. 8-15.
 9. Ключкова Н.Г. Кораллиновые водоросли (*Cryptonemiales*, *Rhodophyta*) дальневосточных морей СССР. *Bossiella* Silva и *Alatocladia* (Yendo) Johansen // Новости сист. низш. раст. Л., 1980. Т. 17. С. 10-23.
 10. Бывалина Т.П., Ключкова Н.Г., Фадеев В.И. Макрофитобентос сублиторали западного Сахалина // В кн.: Бентос и условия его существования на шельфе острова Сахалин. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1985. С. 27-41.
 11. Ключкова Н.Г. Водоросли новые и редкие для острова Сахалин // Новости сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 59-71.
 12. Ключкова Н.Г., Бывалина Т.П. Водоросли-макрофиты острова Сахалин. 1. Зеленые // В кн.: Бентос и условия его существования на шельфе острова Сахалин. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1985. С. 42-63.
 13. Ключкова Н.Г., Демешкина Ж.В. Кораллиновые водоросли (*Cryptonemiales*, *Rhodophyta*) дальневосточных морей СССР. Род *Clathromorphum* Foslie emend. Adey. // Новости сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 72-85.
 14. Ключкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 1986. 23 С.
 15. Ключкова Н.Г. Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta*) дальневосточных морей СССР. Роды *Melobesia* Lamour., *Fosliella* Howe, *Pneophyllum* Kütz // Новости сист. низш. раст. Л., 1987а. Т. 24. С. 25-34.
 16. Ключкова Н.Г. Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta*, *Corallinales*) дальневосточных морей СССР. Род *Masakia* gen. nov. // Ботан. журн. 1987б. N 1. С. 100-105.
 17. Ключкова Н.Г., Демешкина Ж.В. Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta*) дальневосточных морей СССР. Род *Pneophyllum* Kütz // Новости сист. низш. раст. Л., 1987. Т. 24. С. 34-39.

18. Ключкова Н.Г., Жуков В.Е. К нахождению *Sphacelaria arctica* Harv. в северо-западной части Японского моря // Биология моря. 1987. N 4. С. 74-76.
19. Ключкова Н.Г., Рындина Л.В. Микофикобиозы морских сумчатых грибов и водорослей // Актуальные проблемы современной альгологии. Тез. докл. I Всесоюзн. конф. (Черкассы, 23-25 сентября 1987 г.). Киев: Наукова Думка. 1987. С. 137.
20. Ключкова Н.Г. Водоросли-макрофиты о-ва Сахалин. II. Бурые водоросли // Биота и сообщества дальневосточных морей: Лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. Владивосток: ДВО АН СССР. 1988а. С. 49-83.
21. Ключкова Н.Г. Дальневосточные кораллиновые водоросли, как компоненты консорциев // Тез. докл. 7-го Всесоюзн. Ботанич. общ-ва. Алма-Ата. 1988б. С. 112-114.
22. Ключкова Н.Г., Левенец И.Р. Водоросли-макрофиты - обрастатели планаций ламинарии японской из Южного Приморья // В кн.: Биотехника выращивания ламинарии. Владивосток: ДВО АН СССР. 1988. С. 12-24.
23. Ключкова Н.Г., Паймеева Л.Г. Новые и интересные данные о распространении водорослей-макрофитов у материкового берега Японского моря // Ботан. журн. 1989. Т. 74, N 8. С. 1184-1189.
24. Ключкова Н.Г., Селиванова О.Н. Виды *Halosaccion* Kütz. и *Devaleraea* Guiry (*Palmariales*, *Phodophyta*) в дальневосточных морях СССР // Ботан. журн. 1989. Т. 74, N 7. С. 953-958.
25. Ключкова Н.Г., Суховеева М.В. Дополнение к флоре водорослей-макрофитов Камчатского залива (Восточная Камчатка) // Новости сист. низш. раст. 1990. Т. 27. С. 40-48.
26. Ключкова Н.Г., Усов А.И. Полисахаридный состав красных водорослей Камчатки по данным восстановительного гидролиза биомассы // В кн.: Использование водорослей. Владивосток: ТИИРО. 1991. С. 24-28.
27. Klochkova N.G., Usov A.I. Polysacharides of Algae. 45
Polysacharide Composition of Red Seaweeds from Kamchatka Coastal Waters (North-western Pacific) Studied by Reductive Hydrolysis of Biomass // Botanica marina. 1992. Vol. 35, № 5. P. 371-387.
28. Ключкова Н.Г. Морские водоросли-макрофиты // Редкие растения Камчатской области и их охрана. Петр.-Камч.: Дальневост. книжн. изд-во, Камчатское отделение. 1993. С. 152-199.
29. Ключкова Н.Г. Альгологические исследования у восточной Камчатки и западного побережья Берингова моря // Вестник ДВО. 1994а. Т. 2. С. 28-34.
30. Ключкова Н.Г. Аннотированная библиография по морским водорослям-макрофитам Татарского пролива (Японское море). (Первая ревизия флоры). Владивосток: Дальнаука. 1994б. 108 С.
31. Ключкова Н.Г., Усов А.И. Бурые водоросли Камчатки как источник

- маннита // Биоорганическая химия. 1994. Т. 20, № 11. С.1236-1241.
34. Клочкова Н.Г. Некоторые особенности биологии развития массового промыслового вида юго-восточной Камчатки *Laminaria bongardiana* // Тез. докл. науч.-техн. Профессорско-преподавательского состава и сотрудников ПКВМУ. Петр.-Камч.: Из-во ПКВМУ. 1995. С. 70-72.
 35. Usov A.I., Klochkova N.G., Bilan A.I. Polysacharides of Algae. 48 Polysacharide Composition of Several Calcareous Red Algae: Isolation of Alginate from *Corallina pilulifera* P. et R. (Rhodophyta, Corallinaceae) // Botanica marina. 1995. Vol. 38. P. 43-51.
 32. Клочкова Н.Г. Водоросли, новые и редкие для острова Сахалин. II // Новости сист. низш. раст. 1996а. Т. 32, С. 18-24.
 33. Клочкова Н.Г. К нахождению в дальневосточных морях России видов родов *Hapterophycus* S. et G. и *Omphalophyllum* Rosenv. (Phaeophyta) // Новости сист. низш. раст. 1996б. Т. 32, С. 14-18.
 36. Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток: Дальнаука. 1996в. 290 с.
 37. Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Изучение промысловых водорослей шельфа Восточной Камчатки. Разработка предложений к их практическому использованию в народном хозяйстве // Научно-прикладные исследования в Камчатской области. Сборник рефератов по отчетам НИР за 1993-1995 гг. финансируемых администрацией Камчатской области. 1996а. Вып. 1. С. 15-18.
 38. Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Постановка биологического мониторинга в Авачинской губе с целью определения ее загрязнения и поиска путей биорекультивации // В кн.: Научно-прикладные исследования в Камчатской области. Сборник рефератов по отчетам НИР за гг. финансируемых администрацией Камчатской области. Вып. 1. Петр.-Камч.: ПКВМУ. 1996б. С. 1-14.
 39. Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. Владивосток: Дальнаука. 1997. 154 С.
 40. Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Изменения сублиторальных ассоциаций водорослей в Авачинской губе // В кн.: Эколого-экономические проблемы рационального природопользования Камчат-ки. Петропавловск-Камчатский: КГАРФ. 1998. С. 33-39.
 41. Klochkova N.G. An Annotated Bibliography of Marine Macroalgae of the Northwest Coast of the Bering Sea and Southeast Kamchatka. First Revision of Flora // Algae (Formerly the Korean Journal of Phycology). 1998. 90 с.
 42. Klochkova N.G. Biodiversity in Regional Flora of Macrophytic Algae of North-East Pacific // XVIth International Seaweed Symposium. Abstracts, Programs and Directory. Cebu City, Philippines (April 12-17, 1998). 1998. С. 50.

43. Klochkova N.G., Berezovskaya V.A. Content of oxygen, biogenous and polluting substances in the waters of the Avacha Bay // In book: Ecology of the Avacha Bay. Petropavlovsk-Kamchatsky, Tokyo. 1998. 7 p.
44. Klochkova N.G., Berezovskaya V.A. Pollution of the Avacha Bay and Changes in its Hydro-Chemical Properties and Macrophytobenthos // XVth International Seaweed Symposium. Abstracts, Programs and Directory. Cebu City, Philippines (April 12-17, 1998). 1998. P. 75.
45. Klochkova N.G., Klochkova T.A. Long-term Changes of Vegetational Communities and Benthic Algaeflora in the Avacha Bay // In book: Ecology of the Avacha Bay. Petropavlovsk-Kamchatsky, Tokyo. 1998. 15 p.