

КОНОВАЛОВА Галина Владимировна

**ДИНОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ
АКВАТОРИЙ ТИХОГО ОКЕАНА**

03.00.16 – экология

03.00.05 – ботаника



АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Владивосток

1999

Работа выполнена в Институте биологии моря и Камчатском институте экологии и природопользования ДВО РАН

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор И. В. Макарова

Доктор биологических наук, академик РАН О. Г. Кусакин

Доктор биологических наук, профессор С. Д. Шлотгауэр

Ведущая организация: Санкт-Петербургский университет

Защита состоится «27» декабря 1999 г. в «10» часов на заседании диссертационного совета Д 064.58.01 при Дальневосточном государственном университете по адресу: 690000, г. Владивосток, ул. Мордовцева, 12, к. 139, факс: 22-13-87.

25-72-00

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Дальневосточного государственного университета.

Автореферат разослан «16» декабря 1999 г.

Ученый секретарь диссертационного совета

кандидат биологических наук

Олеся

Г.Ю. Дмитриева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Динофитовые водоросли (Dinophyta), динофлагелляты, или перидиней, представляют наряду с диатомовыми крупнейшую группу водорослей морского планктона, самую богатую видами среди пелагических водорослей Мирового океана (Soultia et al., 1991). Современные динофитовые - космополитная группа, наиболее многочисленная по плотности населения среди морских жгутиковых водорослей, на долю которой приходится примерно 30% всей океанической продукции (Yentsch et al., 1980). Они представляют несомненный научный интерес с самых разных точек зрения. В теоретическом плане динофлагелляты привлекают к себе пристальное внимание при построении филогенетических систем биоты, так как, будучи в целом эукариотами, обладают рядом признаков прокариот и некоторыми уникальными особенностями в организации ядра (динокариона), называемого также мезокариотическим. В практическом отношении особый интерес к этой группе водорослей всегда был связан с использованием их в качестве индикаторов морских течений, гидрологической и экологической обстановки. В последние десятилетия интерес к динофитовым сильно возрос в связи с проблемой «цветения» воды, главным образом в прибрежной зоне морей, в том числе и дальневосточных, где они являются основными возбудителями многочисленных токсичных «цветений» воды – «красных приливов», ставших причиной гибели людей и животных, например, у восточных берегов Камчатки (Коновалова, 1992а, б, 1995).

В то же время уровень исследования этой группы водорослей все еще не соответствует ее значению, в особенности для практики и роли в морских пелагических сообществах. В значительной степени это связано с большими методическими трудностями при изучении жгутиковых водорослей. Не только для дальневосточных морей, но и для морей России не пройден даже первый этап флористических исследований – инвентаризация видового состава динофлагеллят. Специальные монографические исследования, посвященные динофитовым водорослям морей России, за исключением книги И. А. Киселева (1950), в отечественной литературе отсутствовали. Между тем за последние десятилетия накопились новые данные, касающиеся почти всех аспектов изучения этой группы планктонных водорослей. Назрела необходимость в ревизии флоры и интеграции всех имеющихся данных, как собственных, так и литературных, по динофитовым водорослям обширного региона дальневосточных морей в сводку, где бы нашли отражение как новый уровень исследований, так и накопившиеся современные сведения по систематике, морфологии, биологии и экологии динофлагеллят, а также информация,

касающаяся их реакции на нарастающее антропогенное воздействие на прибрежную зону морей и океанов.

Цель и основные задачи исследования. Цель настоящей работы - дать обзор флоры свободноживущих динофитовых водорослей целагиали дальневосточных морей (Японского, Охотского, Берингова) с сопредельными водами Тихого океана, произвести ее таксономический анализ и осветить некоторые современные представления по вопросам морфологии, экологии, биологии и значению динофлагеллят как компонента планктонного сообщества, а также по проблемам «цветения» воды и биоиндикации. Для осуществления этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Провести инвентаризацию и ревизию флоры динофитовых дальневосточных морей с учетом последних номенклатурных изменений и на основе критического анализа литературных данных.
2. Дать описание всех таксономических единиц по принятой классификации с приведением эколого-географической характеристики видов и сведений по их расселению в Мировом океане и дальневосточных морях.
3. Проанализировать таксономическую структуру флоры перидиней дальневосточных морей и, там, где это возможно, провести сравнение флоры морей внутри и вне региона.
4. На основании собственных и литературных данных дать анализ современных представлений по вопросам питания, размножения и морфологии динофлагеллят с детальным рассмотрением системы Кофоида (Kofoid, 1909 a, b) в применении к идентификации панцирных Dinophyta.
5. Оценить роль динофлагеллят в качестве компонента планктонного фитоценоза и индикатора состояния среды обитания и ее особенностей. Изучить виды, вызывающие «красные приливы» на данной акватории, и проанализировать случаи токсичного «цветения» воды.

Научная новизна. Впервые для дальневосточных морей России и сопредельных вод обобщены собственные и разрозненные литературные данные по динофитовым водорослям в виде флористической сводки, основанной на инвентаризации видов, пересмотре всех таксономических категорий, систематических и номенклатурных преобразованиях с учетом новейших данных. В результате ревизии обнаружено 332 вида и 45 внутривидовых таксонов, около 70 видов и родов получили различные изменения в номенклатуре, объеме и т.д. Для 1 вида и 2 форм предложены новые номенклатурные комбинации; описана новая для науки

разнообразие. Обнаружены 2 новых для дальневосточных морей порядка, 3 семейства, 10 родов, один подрод и 63 вида, из которых 34 вида – новые для морей России. Определена доля динофитовых дальневосточных морей во флоре Dinophyta Мирового и Тихого океанов и морей России. Показана роль динофлагеллят в структуре сообществ фитопланктона на примере дальневосточных морей. Обобщены данные по незакономерным «цветениям» воды («красным приливам»); показано, что они появляются в основном при массовом развитии динофитовых водорослей; приведен список их видов. Установлены виды, вызывающие токсичные «цветения» воды в регионе дальневосточных морей, детально изучена морфология текки наиболее опасных из них, относящихся к роду *Alexandrium*, приведены данные по их экологии и циклу развития в Авачинской губе. Дан подробный анализ системы Кофонда на примере рода *Alexandrium* с модификацией в обозначении бороздковых пластинок теки, облегчающей описание строения панциря при определении этого важного в практическом отношении рода. Впервые в отечественной литературе на очень обширном материале дается полное описание теки панцирных динофлагеллят (главного признака при определении рода и вида), включающее сложные зоны поляса и борозды.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ, ВЫНОСИМЫЕ НА ЗАЩИТУ

- Итоги инвентаризации и ревизии флоры Dinophyta дальневосточных морей и сопредельных вод: номенклатурные преобразования, обновление и пополнение списка видов.
- Результаты таксономического анализа флоры динофитовых водорослей дальневосточных морей, свидетельствующие о ее обилии и многообразии.
- Представление современных взглядов на значение динофлагеллят как одного из важнейших компонентов планктона pelagiali морей и океанов и их реакции на загрязнение среды обитания.

Практическое значение работы. Настоящая работа отражает в основном современные сведения по динофитовым водорослям (которые отсутствовали в отечественной литературе), содержащиеся во многих публикациях, в том числе двух монографиях и брошюре. Монографии «Атлас фитопланктона Японского моря» и «Динофлагелляты (Dinophyta) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана», хорошо иллюстрированные, широко используются и могут быть применены в дальнейшем в научно-исследовательских институтах в России и за рубежом при работе с морским фитопланктоном, а также, наряду с брошюрой – справочником «Красные приливы» у восточной Камчатки», в лекционных курсах и практических занятиях в университетах и вузах страны. Брошюра, содержит основные сведения по теме «цветения» воды в морях и

может быть использована для любого региона России, где имеются подобные экологические проблемы, но особенно актуальна для жителей Камчатки, у восточных берегов которой наблюдаются токсичные «красные приливы», вызванные динофлагеллятами. Помимо данных по распознаванию возбудителей «цветения» воды, работа содержит сведения по мерам предосторожности, симптомам отравления и первой помощи в случае «красных приливов». Она передана в природоохранные службы Камчатской области, санэпидстанции и распространена среди населения.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы представлены и обсуждены на Третьей Всесоюзной конференции по морской биологии (Севастополь, 1988), Первом Международном симпозиуме по красным приливам (Япония, Такаматсу, 1989), Научно-практической конференции по рациональному использованию ресурсов Камчатки (Петропавловск-Камчатский, 1989), Пятой Международной конференции по токсичному фитопланктону (США, Ньюпорт, 1991), Шестой Международной конференции по токсичному фитопланктону (Франция, Нант, 1993), Седьмой Международной конференции по токсичному фитопланктону (Япония, Сендай, 1995), объединенных Седьмого Стокгольмского симпозиума по водам рек и морей и Третьей Международной конференции по состоянию окружающей среды, включая побережье морей (Швеция, Стокгольм, 1997), Международном тихоокеанском конгрессе PACON-97 (Гонконг, 1997), на объединенном заседании экологического и гидробиологического семинаров Института биологии моря ДВО РАН, Владивосток, 1999).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 38 работ, общим объемом около 54 авторских листов, в том числе две монографии и брошюра.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, выводов, двух приложений и списка литературы. Работа изложена на 385 страницах машинописного текста, включает 65 рисунков и 20 таблиц, в том числе 16 фототаблиц. Список литературы содержит 336 работ, из них 270 - на иностранных языках.

на присутствие динофлагеллят исследованы пробы, собранные планктонной сетью (газ №42) сотрудником Камчатского отдела Тихоокеанского океанологического института (ТОИ) А. Д. Саматовым в Татарском проливе у западных берегов Сахалина (вблизи пос. Антоново) в августе 1991 г.

Наши собственные исследования в Охотском море были эпизодическими. Обработано около 20 батометрических проб планктона, взятых студенткой ДВГУ Л. Е. Степановой у восточных и южных берегов Сахалина (у поселков Оха, Стародубское, Анива) зимой с 22 по 26 января 1983 г. и в б. Нагаева в апреле 1984 г.; несколько проб фитопланктона, представленных сотрудником ИБМ В. И. Харламенко из кальдеры Кратерной о. Ушишир Курильской гряды (июль-август 1984-1986), а также отдельные пробы планктона, полученные сотрудником Камчатского отдела ТИНРО С. Г. Сафроновым с помощью нейстонного трала в восточной части Охотского моря с 10 по 30 июня 1984 г. и Н. К. Симаковой (ТОИ), взятые батометром 24 августа 1991 г. в зал. Анива (южный Сахалин).

С 1983 по 1989 гг. нами проведены круглогодичные сезонные и отдельные кратковременные исследования фитопланктона в Беринговом море у северо-восточных, а также тихоокеанских берегов Камчатки на базе Камчатского отдела ИБМ, ныне Камчатского института экологии и природопользования (КИЭП) ДВО РАН. В особенности полные и ценные материалы по динофлагеллятам были получены из Авачинской губы и Авачинского залива. В сентябре-октябре 1983 г. и ноябре-декабре 1984 г. были взяты и обработаны пробы фитопланктона при анализе причин появления интенсивных "красных приливов" в Авачинской губе. В поисках возбудителей токсичных "красных приливов", возникающих в Авачинской губе летом, были исследованы планктонные пробы, собранные в июле-августе 1984 г. и в июле 1987 г. и любезно предоставленные нам А. В. Ржавским и Н. К. Симаковой. Пробы воды из зоны обширных "красных приливов", вызванных динофлагеллятами, охвативших в июне-июле 1986, 1988 и июле-августе 1990 гг. все северо-западное побережье Берингова моря, включая северо-восточную Камчатку (Олюторский зал., бухты Амаян, Глубокая, Наталин, Петра, Павла, эстуарии рек, впадающих в бухты Анастасия и Дежнева), были доставлены сотрудниками Камчатского отдела природопользования Тихоокеанского института географии (ТИГ) ДВО АН СССР (ныне КИЭП) и Камчатского отдела ТОИ ДВО АН СССР В. В. Ошурковым и С. А. Ростомовым. С ноября 1987 по декабрь 1989 гг. силами двух упомянутых отделов был проведен планктонный мониторинг Авачинской губы с отбором отдельных проб в открытой части б. Саранная и Авачинского залива. Мониторинг дал исключительно богатый флористический материал. Исследовано 35 проб фитопланктона, собранного Камчатской морской экспедицией ИБМ ДВНЦ АН СССР 9-10 августа 1982 г. на

трех суточных станциях в лагуне Семячек (Кроноцкий залив), а также несколько проб фитопланктона из Кроноцкого залива, взятых летом (июнь, июль) 1988 г. у мыса Памятник и переданных нам сотрудником Кроноцкого заповедника Е. Г. Лобковым. Всем упомянутым здесь лицам, предоставившим материал для обработки, выражаю искреннюю признательность. Всего обработано около 4300 батометрических, сетных и культуральных проб.

К работе по инвентаризации и ревизии динофлагеллят региона дальневосточных морей были привлечены, помимо собственных, заслуживающие доверия материалы отечественных и зарубежных ученых, касающиеся исследования динофлагеллят или всего фитопланктона, в которых этой группе водорослей уделялось достаточное внимание (Abe, 1927, 1936a, b, 1967a, b, 1981; Matukawa, 1928a, b; Киселев, 1937, 1947, 1950, 1959a, б; Гайн, 1949, 1950; Iizuka, 1950; Семина, 1960, 1974; Кузьмина, 1962; Yamaji, 1966; Fukuyo, 1981; Fukuyo et al., 1985 и многие другие). В совокупности эти материалы охватывают Японское море с проливами, Охотское море и прикурильский район Тихого океана, западную и северо-западную части Берингова моря и тихоокеанское побережье Камчатки.

Сбор и обработку динофлагеллят проводили по методикам, как общепринятым классическим, так и новейшим современным. Материал изучали преимущественно с помощью светового микроскопа (СМ), отдельные пробы исследовали с помощью сканирующего (растрового) электронного микроскопа (СЭМ, РЭМ). Идентификацию панцирных и беспанцирных динофлагеллят проводили по разным методикам. Определение панцирных динофлагеллят, обычно сохраняющихся в фиксированных пробах, осуществляется в первую очередь сравнительно-морфологическим методом по особенностям строения панциря, который, как известно, состоит из целлюлозных пластинок (щитков). Для детального исследования теки под СМ панцирь отделяли от содержимого и расщепляли на пластинки 5 % водным раствором гипохлорита натрия (капля которого наносится под край покровного стекла), а также путем прокатывания клеток между предметным и покровным стеклами в небольшом количестве воды, помогая удалению цитоплазмы осторожным надавливанием (постукиванием) препаровальной иглы по покровному стеклу (Lebour, 1925; Graham, 1942; Киселев, 1950; Balech, 1977a; Souptia, 1986). При рассмотрении под СМ пустых панцирей или их отдельных частей при необходимости использовали красители, лучшими из которых являются растворы, содержащие йод (см. Taylor, 1987a).

Методика подготовки для исследования на СЭМ препаратов водорослей, имеющих панцирь разной степени прочности, применяемая нами и предусматривающая сохранение нежных органических структур теки, описана Т.Ю. Орловой (1988). Однако основным

инструментом при изучении панцирных динофитовых водорослей остается световой микроскоп, ибо только с помощью этого прибора можно проводить расчленение панциря на пластинки, в особенности разделение на щитки таких труднодоступных зон, как пояс и борозда.

Изучение лишенных панциря, "голых" динофлагеллят до сих пор остается большой методической проблемой, так как надежная идентификация их может быть осуществлена только в живом виде (*in vivo*). Определение до вида мертвых клеток отдельных представителей беспанцирных динофлагеллят в фиксированных пробах возможно только при наличии опыта параллельного исследования жгутиковых водорослей в живом и фиксированном материале. Поэтому для изучения динофитовых водорослей, у которых при отсутствии панциря на первое место выступают такие морфологические признаки как форма клетки, положение поперечной (пояска) и продольной борозд, соотношение и форма эпи- и гипосомы, длина жгутов, внутреннее строение организма (наличие, форма, число и цвет хлоропластов и других пластид, расположение и очертание ядра и т.д.), нами использовались разнообразные методы постановки альгологических чистых и смешанных культур, культур разведения (Gross, 1937; Droop, 1954; Ланская, 1971 и др.) в сочетании с исследованием живого и фиксированного материала.

ГЛАВА 2. КРАТКИЙ АНАЛИЗ ИССЛЕДОВАНИЙ ДИНОФИТОВЫХ ВОДОРосЛЕЙ В РЕГИОНЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ АКВАТОРИЙ

Исследования динофлагеллят в регионе дальневосточных морей известны с начала текущего столетия. Они носили описательный характер и отражали изучение флоры и фауны, которые развернулись в этот период в азиатско-американских водах северной и северо-западной частей Тихого океана. Так, первые аннотированные списки динофлагеллят с описанием новых видов и внутривидовых таксонов для заливов и бухт тихоокеанского побережья Японии (о-в Хонсю) составили японские исследователи (Okamura and Nishikawa, 1904; Okamura, 1907). В этот же период несколько видов динофитовых из *Peridinium* и *Dinophysis* как новых для науки, так и для акватории было впервые описано из Берингова моря у берегов Аляски (Kofoid, 1907a) и из Авачинской губы (Еленкин, 1914) у тихоокеанских берегов Камчатки.

Начиная с 1915-1916 гг., японские ученые проводят интенсивные исследования планктона Охотского и Японского морей, а также у берегов Курильских островов для решения рыбохозяйственных задач и для изучения гидрологического режима Охотского моря и прикурильского района Тихого океана. Хорошими показателями холодного (Оясио) и

теплого (Куроиси, течения Соя) течений оказались холодолюбивые и теплолюбивые виды *Ceratium* (Marukawa, 1921, 1928a, b и др.).

В 1925 г. после окончания Токийского университета, начинает свои исследования в заливе Мутсу (Mutsu Bay) крупнейший японский протозоолог Т.Н. Абе. Его исследования в основном были посвящены морфологии и систематике панцирных динофлагеллят, в особенности, крупнейшего семейства *Peridinidae*, а также представителям родов: *Diplopsalis*, *Proocentrum*, *Ornithocercus*, *Amphisolenia* и других (Абе, 1927, 1936 а, б, 1967 а, б и др.) и завершились изданной посмертно монографией (Абе, 1981).

С 30-х по 60-е гг. на обширной акватории от северной части Берингова моря до южной части Японского отечественными учеными наряду с зарубежными были проведены исследования динофлагеллят как в качестве компонента фитопланктона, так и в качестве самостоятельной группы в связи с несколькими проблемами, в частности их значением в питании рыбы и биоиндикацией водных масс. Эти задачи упирались в необходимость правильного определения вида, т.е. в изучение таксономии, систематики и флористического состава этой группы водорослей. Среди значительных изысканий этого периода прежде всего необходимо отметить работы российских ученых: И.А. Киселева (1937, 1950, 1959 а, б), Г.И. Гайла (1949, 1950), Л.Н. Смирновой (1959), А.И. Кузьминой (1960, 1962), Г.И. Семиной (1958, 1960).

Наиболее полно в эти годы были исследованы представители рода *Ceratium*, так как они, как наиболее крупные и сравнительно легко распознаваемые, были особенно многочисленны в сетных уловах и, кроме того, хорошо сохранялись в фиксированных пробах благодаря прочному панцирю (Гайл 1949, Iizuka, 1950).

В 1950 г. в серии "Определителей по фауне СССР" (т.н. "Малая Фауна СССР") выходит первая в стране монография - определитель по динофлагеллятам - "Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР" И.А. Киселева. Сводка была основана на богатейшем материале планктонных сборов экспедиций, проводившихся в советский период в различных районах СССР (в том числе в дальневосточных морях), а также на многочисленном отечественном и зарубежном литературном материале. Из 364 видов и внутривидовых таксонов динофлагеллят, приведенных в книге, 144 найдены в дальневосточных морях. Одновременно в Известиях ТИНРО (Тихоокеанский научно-исслед. ин-т рыбного хозяйства и океанографии) выходит "Определитель фитопланктона Японского моря" Г.И. Гайла (1950). Динофлагеллятам посвящена значительная часть исследования, они составили 43% от числа всех найденных здесь видов и внутривидовых таксонов

микроводорослей (347). Большая часть их принадлежит двум родам: *Ceratium* (46) и *Peridinium* (42).

Заслуживающие внимания данные о качественном составе перидиней с указанием места нахождения организма имеются в работах И. А. Киселева (1959 а, б), выполненных по материалам Курило-Сахалинской морской комплексной экспедиции в течение трех летних сезонов 1947-1949 гг. у берегов южного Сахалина, в южной части Охотского моря и в водах южных Курильских островов. Эти исследования значительно расширили представление о составе динофитовых водорослей дальневосточных морей (главным образом Охотского моря) и прикурильского района Тихого океана, пополнив их число новыми представителями, которые отсутствуют в монографии И. А. Киселева (1950).

С 1970-х гг. значительно возросло число работ, направленных на исследование пелагических фитофлагеллят, вызывающих сильное "цветение" воды ("красные приливы"), а также доминирующих видов жгутиковых водорослей как потенциальных возбудителей "красных приливов". Эта проблема существенно подтолкнула изучение экологии, биологии, морфологии и физиологии динофлагеллят как возбудителей токсичных "красных приливов" в регионе дальневосточных морей, которые успешно продолжаются и поныне отечественными и зарубежными учеными. Здесь следует отметить исследования, связанные с нетоксичным "цветением" воды, вызванным *Noctiluca scintillans* (= *miliaris*) (Жирмунский, Коновалова, 1982; Пропп и др., 1982; Вышкварцев, 1985, и др.) и токсичными "красными приливами", вызванными некоторыми представителями родов *Alexandrium* (= *Protogonyaulax*) *Dinophysis*, *Gymnodinium* и др. (Nishihama et al., 1980; Nishihama and Satoh, 1982; Fukuyo et al., 1985; Коновалова, 1988, 1989а, б, 1999а; Matsuoka et al., 1989; Селина и др., 1992; Коновалова, 1993 а, б; Коновалова et al., 1995 и др.).

Из серии исследований по флоре и отчасти экологии динофлагеллят последних десятилетий достойны внимания работы, выполненные на материале из Японского моря, преимущественно у берегов Приморья (Микулич, Кузьмина, 1975; Коновалова, 1982; Коновалова, Паутова, 1986; Коновалова и др., 1989; Селина, 1993б; Селина, Коновалова, 1994, 1995), Корси (Lee and Cho, 1985), Японском и Охотском морях у берегов о-ва Хоккайдо (Nishihama, Satoh, 1982; Miyazono, Minoda, 1990), а также у восточных берегов Камчатки (Коновалова, 1989б, 1991, 1994а, б, 1999б; Симакова, Коновалова, 1995) и в открытых водах Тихого океана вблизи Камчатки, Алеутских и Японских островов (Семина, 1958; Taylor, Waters, 1982; Dodge 1993). Среди этих флористических исследований, пожалуй, необходимо выделить две иллюстративные монографии: "Illustrations of the marine plankton of Japan" (Yamaji, 1966), в значительной степени компилятивную, где даны многочисленные рисунки

и краткое описание более 300 динофлагеллят и "Атлас фитопланктона Японского моря" (Коновалова и др., 1989), где динофлагелляты составляют самую многочисленную группу водорослей (159 видов), из них около 40 - новых для Японского моря и морей СССР. Однако наиболее крупным специальным исследованием по динофитовым водорослям дальневосточных морей России является современная флористическая сводка (Коновалова, 1998), включающая сведения по 377 видам и внутривидовым таксонам, положенная в основу настоящей работы.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЯ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ И ЕЕ СПЕЦИФИЧНОСТЬ

3.1. ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Организация клеток динофлагеллят исключительно разнообразна, подчас сложна и замысловата и включает почти все многообразие форм, существующих среди простейших организмов. Помимо одиночных жгутиковых клеток вегетативные стадии могут быть представлены колониями в виде цепочек, коккоидных, пальмеллевидных, амебоидных и нитчатых структур, а также ценоцитов - сросшихся клеток, образующих как бы единый организм со множеством ядер, например, виды рода *Polykrinos*. Однако несмотря на многообразие внешнего строения большинство динофитовых, представленных одиночными жгутиковыми организмами, имеют относительно простую форму от ромбовидной или грушевидной до яйцевидной или сферической.

По типу прикрепления жгутов они были разделены на 3 основные группы, которые легли в основу построения систем динофлагеллят: диноконты, десмоконты и охистоконты (см. Taylor, 1987b). Подавляющее большинство динофитовых принадлежит к первой группе. Жгуты диноконтов возникают из отверстий на брюшной стороне и располагаются в углублениях или бороздах на поверхности клетки. Поперечный жгутик лежит в пределах кольцевидной борозды - цингулюма (*cingulum*, лат. пояс) и опоясывает клетку. Продольный жгутик в виде плотной спирали помещается в продольной ложбинке-сулькусе (*sulcus*, лат. бороздка) и, распрямляясь при движении, дистальный конец его выходит за пределы клетки, иногда на значительное расстояние. Поясок может быть закрытым или кольцевидным, если оба его конца соединяются на одной высоте брюшной стороны; открытым, смещенным или спирально завитым вправо (или влево), если концы расходятся. Борозда располагается в основном только в нижней части клетки с брюшной стороны и чаще доходит до самого низа (антапекса). В некоторых случаях у беспанцирных форм борозда простирается на верхнюю часть клетки, достигая или не достигая вершины (апекса). В первом случае она может рассекаать верхушку или окружать ее петлей. Эта часть борозды

была названа акробазой (Biecheler, 1934, цит. по Taylor, 1987b). Обычно акробаза не является продолжением борозды, а лежит рядом, т.е. не непрерывна с ней.

Поясок как бы делит клетку на две равные или неравные части: верхнюю - эписому (или эпитеку у ланцирных динофлагеллят) и нижнюю - гипосому (гипотеку).

У десмоконтов, к которым относится, например, *Prorocentrum*, жгуты вырастают из верхнего конца клетки, а у опистоконтов (*Oxythis*) оба жгута выходят ближе к заднему концу.

Жгуты динофитовых необычны как по расположению и месту их прикрепления, так и по строению, особенно поперечного жгута. Оба жгута различаются между собой не только по структуре, но также по характеру движения и функциям. Поперечный жгут, лежащий в пояске, имеет вид волнообразной или скрученной в виде спирали ленты сложного строения. Один из его краев, связанный с поверхностью клетки, представлен волокнистой нитью (исчерченный тяж), у другого, внешнего края, располагается плотная осевая нить (аксонема), приводящая в движение жгут. Оба края соединены перепонкой, являющейся, по-видимому, образованием (продолжением) аксонемы. У края аксонемы имеется один ряд очень нежных волосков (Dodge, 1983; Taylor, 1987). Этот жгут движется короткопериодными волнами и осуществляет в основном вращательные движения клетки или поступательные в виде толчков (бросков). Жгут подобного строения имеется и у десмоконтов, таких как *Prorocentrum*. Он лежит в небольшой вмятине (вдавливании) в левой верхней части створки. Вторым (продольным) жгут у большинства динофлагеллят лежит в борозде и направлен назад. Он имеет простую округлую в поперечном сечении форму, но может быть и лентовидным. Двигается он также волнообразно, однако выполняет комплекс различных движений, включая и очень быстрое сокращение. Он же является и рулевым. С помощью этого жгута осуществляется поступательное движение организма, резкая остановка и движение назад. Иногда наблюдается два продольных жгута, работающих синхронно, по которым можно легко распознать плавающую зиготу (планозиготу). Два поперечных жгута у нее удастся увидеть очень редко и с большим трудом.

Поверхность клеток динофитовых может быть гладкой, покрытой шипками, иметь различные структурные образования или орнаментацию: шипики, иглы, рога, мембраны и гребни (в том числе у краев пояска и борозды), полосы, сеточку, септы, гранулы, поры, бороздки и т.д. У молодых клеток они выражены слабее, у зрелых - более отчетливо. Считается, что скульптура теки имеет таксономическое значение и все вышеуказанные признаки можно использовать в целях таксономии на видовом уровне, сочетая их с более традиционными систематическими характеристиками (Balech, 1980; Steidinger, 1982).

Помимо обычно наблюдаемых образований на поверхности клетки динофлагеллят F. J. Taylor (1987b) обращает внимание на выросты, заметные, как правило, у живых организмов - педункли, тентакли и пистоны, которые являются органеллами системы пищеварения.

Во внутренней организации клетки динофитовых отмечается несколько специфических органоидов. Это прежде всего ядро. Ядро динофлагеллят довольно крупное, как и хромосомы, которые можно видеть как отчетливые нити в ядрах живых клеток, разнообразной формы от округлых до цилиндрических. Оно располагается чаще всего в центре клетки (Dodge, 1983). Ядро всегда одно, за исключением случаев, когда обнаруживается второе, типично эукариотическое ядро, возможно, заглоченных в качестве пищи или симбионтных клеток эукариотов. Хотя клетки динофитовых водорослей характеризуются в целом эукариотическим типом организации, их ядра (динокарiony или мезокарiony) имеют ряд оригинальных черт, которые позволили ранее (Dodge, 1976) отнести динофлагеллят к своеобразной группе мезокарionyческих организмов. Данные последних десятилетий по генетике, биохимии и цитологии динофлагеллят, обобщенные А. Г. Десницким (1988, 1990), свидетельствуют о наличии у них одновременно эукариотических, прокариотических, а также уникальных особенностей организации ядра, генома, хромосом и клетки в целом. К числу первых относится общий план строения клетки (оформленное ядро и цитоплазматические органеллы), подразделение интерфазы на периоды G_1 , S и G_2 , наличие многократно повторяющихся последовательностей в ядерной ДНК и ряд других особенностей (см. Loeblich, 1976). Прокариотические черты выражаются главным образом в отсутствии нуклеосом в структуре хромосом и типичных гистонов в хроматине ДНК.

К уникальным особенностям ядра динофитовых относятся: способ укладки фибрилл ДНК в хромосоме, наличие необычного азотистого основания - 5-гидроксиметилурацила, обнаруженного только у бактериофагов, а также значительного количества двухвалентных металлов (кальций, железо, медь и др.) и некоторые другие. Необычен и митоз динофлагеллят. Во время дипломитоза ядерная оболочка остается целой, и хотя хромосомы в ядре постоянно конденсированы и прикреплены к мембране, при делении образуется внеядерное митотическое веретено. Из этих правил имеются, однако, исключения. Так, у самой крупной динофлагелляты *Noctiluca scintillans (miliaris)* хромосомы рассеяны в течение большей части жизненного цикла (вегетативной стадии), но наиболее типичны в период спорообразования, а у *Ocyropsis marina* митотическое веретено внутриядерное (Taylor, 1987b).

Содержание ДНК в ядрах динофлагеллят, по сравнению с другими протистами, велико и составляет от 2-3 пг у *Amphidinium carteri* до 200 пг у некоторых представителей рода *Gonyaulax*. Числа хромосом, определенные у нескольких десятков видов планктонных перидиней, варьируют от 12-18 у *Prorocentrum balticum* до 260-280 у *Ceratium hirundinella* и 500-600 у отдельных видов *Gymnodinium*. Не исключено, что виды с высоким числом хромосом являются полиплоидными, так как это явление нередко наблюдается в культурах динофлагеллят. Четкой корреляции между числом хромосом и содержанием ДНК в ядрах динофитовых не наблюдается (см. Десницкий, 1990).

Система фотосинтетических пигментов динофлагеллят также уникальна. Среди хлорофилл А - хлорофилл С - каротиноидных систем, характерных для бурых, диатомовых и других водорослей, лишь динофитовые содержат хлорофилл C_2 вместо хлорофилла C_1 и перидинин вместо фукоксантина в качестве основного светопоглощающего каротиноида. Динофлагелляты также содержат небольшие количества желтых ксантофилов (диадиноксантин и диноксантин), а также следы других каротиноидов (Prezelin, 1987). В отличие от других водорослей оболочка хлоропласта динофитовых состоит, как правило, из трех мембран вместо нормальных двух (Dodge, 1976). Тилакоиды в ламелле располагаются по двое или трое. Пиреноиды отличаются по форме от таковых большинства групп водорослей, обычно они чечевицевидные (Dodge, 1983). Митохондрии с трубчатыми кристами.

Из специфических органелл динофлагеллят необходимо отметить также пузулы. Это вакуолеподобные образования, обычно их в клетке две: одна более крупная в верхней части клетки, другая, меньшая, - в нижней. Пузулы открываются каналами у основания жгутов, что говорит об их вероятной пищеварительной функции. И хотя назначение этих органелл недостаточно выяснено, считается, что они также регулируют осмотическое давление (Soumireu, 1982).

3.2. СТРОЕНИЕ АМФИЕСМЫ

Оболочка или клеточный покров динофитовых, несмотря на вариации в деталях, имеет в целом единый план строения и отличается от оболочек водорослей других отделов. Она получила название амphiesма (от греч. покров) еще в конце прошлого столетия, присвоенного ей Шюттом (F. Schütt) и возрожденного А. Лебличем (Loeblich, 1970), чтобы избавиться от неопределенности термина "тека". Традиционно термин "тека" использовался для обозначения клеточного покрова, состоящего из более или менее твердых текальных пластинок (панциря) (в этом значении используем его и мы в настоящей работе), тогда как термин "амphiesма" был создан Шюттом для маркировки покровов обоих типов как с

текальными пластинками, так и без них, т.е. с панцирем и без него. Амфиесма является специфической многослойной оболочкой динофитовых, лишь несколько приближаясь к строению клеточной стенки крипто- и эвленофитовых водорослей тем, что она располагается под плазматической мембраной (плазмалеммой) (Dodge, 1983; Loeblich, Loeblich, 1985; см. также Sourina, 1986; Taylor, 1987b, и др.). У некоторых авторов последняя носит название внешней мембраны амфиесмы, т.е. включена в ее состав (Mortill and Loeblich, 1983). Сразу под плазматической мембраной идет слой амфиесмальных (текальных) пузырьков (везикул). Внутри пузырьков помещаются целлюлозные текальные пластинки (у панцирных динофлагеллят), или они заполнены аморфной массой, нередко содержащей целлюлозу, которая может иногда состоять из мелких гексагональных пластинок. У большинства подвижных (жгутиковых) динофитовых под везикулярным слоем лежит прочная волокнистая пленка, названная A. R. Loeblich (1970) пелликулой. Пелликулярный слой остается, когда клетка теряет теку при линьке или в период стресса, когда она формирует оболочку временных цист. Между плазмой и пелликулой расположен тонкий специфический слой, который назван цитоплазматической мембраной (Mortill and Loeblich, 1983). Он находится в непосредственном контакте с цитоплазмой, хотя не обязательно является ее мембраной. Из сказанного видно, что тека (формирующие ее текальные пластинки), если она имеется, хотя и основной, но все же структурный компонент амфиесмы. Тем не менее, некоторые авторы (Dodge, 1983, 1985b) ставят знак равенства между текой и амфиесмой. В этом случае в понятие "тека" включается весь внешний комплекс оболочки клетки: мембраны, пузырьки, пластинки и т. д., независимо от присутствия или отсутствия целлюлозных пластинок, т.е. в этом смысле тека идентична амфиесме.

3.3. ТЕКА И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В ИДЕНТИФИКАЦИИ ПАНЦИРНЫХ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ. СИСТЕМА КОФОИДА

Пластинки панциря, как известно, лежат в основе идентификации панцирных динофлагеллят, составляя формулу теки, которая в свою очередь складывается из рядов или серий пластинок. Несмотря на то, что с начала века было предложено несколько различных систем, где отдельные пластинки обозначались номерами или буквами (см., например, Киселев, 1950), широкое распространение получила универсальная система Кофонда или "кофондная система", разработанная и примененная им впервые для гониаулякоидов и перидиниоидов (Kofoid, 1909a, b). Со временем система была несколько преобразована, в основном Е. Балечем (Balech, 1977a, 1980, 1995), который выявил и обозначил серии пластинок пояса и борозды, внес обозначения в систему некоторых пластинок апикального

комплекса и др. В этом модифицированном виде "кофойдная система" применяется современными исследователями динофлагеллят, используется она и в данной работе. Коротко ее суть состоит в следующем. Отдельные пластинки группируются в серии, последовательно нумеруются (кроме бороздковых), начиная с пластинки, ближайшей к средне-вентральному положению, и далее по порядку против часовой стрелки, от левой вентральной - к дорсальной и правой вентральной (рис. 2). Пластинки апикальной поры обозначаются буквой Р. Апикальный полюс обычно называют апикальным поровым комплексом (APC) с одинарной (P_0) или двойной ($P_0 + P_1$) кроющей пластинкой. С. А. Kofoed (1909a) использовал условные обозначения в виде штрихов для каждой серии вместе с

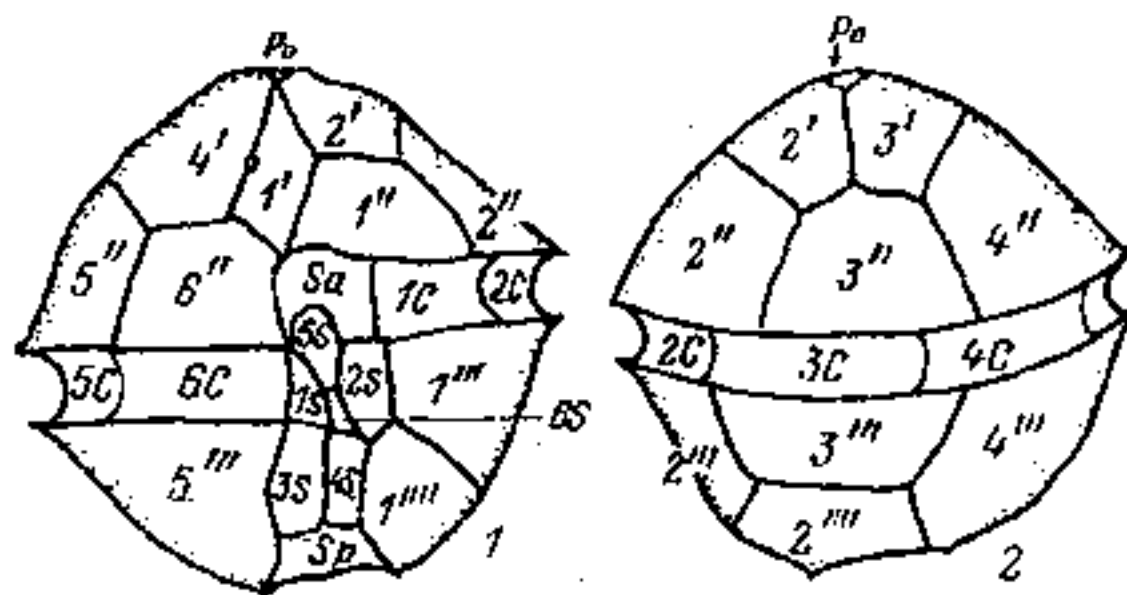


Рис.2. Детальное строение теки (панциря) с вентральной (1) и дорсальной (2) сторон на примере рода *Alexandrium*: P_0 - апикальная пора или апикальный поровый комплекс, 4' - апикальные пластинки эпитеки, 6'' - предпоясковые пластинки эпитеки, 6C - поясковые пластинки, 8-10S - пластинки борозды (S_a - верхняя бороздковая, S_p - нижняя бороздковая), 5''' - запоясковые пластинки гипотеки и 2'''' - антапикальные пластинки гипотеки. Пластинки борозды даны в модификации Г. В. Коноваловой (1989).

номером, обозначающим число пластинок. Ряд пластинок, окружающих апекс, вместе с центральной вентральной, которая простирается от апекса до пояса, называется апикальным и обозначается одним штрихом. Пластинки, лежащие непосредственно перед пояском, - предпоясковые (прецингулярные) или надпоясковые, отмечаются двумя штрихами. Если между апикальными и предпоясковыми оказываются еще пластинки, то они обозначаются, как передние вставочные (интеркалярные), буквой "а". Ряд пластин, расположенных сразу за пояском, кроме тех, что находятся в борозде, - есть запоясковые (постцингулярные) или послепоясковые и обозначаются тремя штрихами. Пластинки, окружающие антапекс,

именуются антапикальными и маркируются четырьмя штрихами; задние интеркалярные - строчной "p". Поясок состоит из ряда пластинок, помеченных буквой C (от *singulum*) и называемых поясковыми (цингулярными). Борозда также выстлана пластинками, называемыми бороздковыми (сулькулярными), которые обычно обозначаются аббревиатурой с начальной буквой S (от *sulcus*). Число пластинок в каждом ряду (серии) складывается в формулы эпи- и гипотеки, т.е. в формулу панциря, которая является самым надежным сокращенным способом описания теки рода (или вида). Она состоит из перечня числа пластинок в каждом ряду вместе с символом их серии, начиная с апекса и кончая антапексом. Например, $P_0, 4', 0_a, 6'', 6C, 9-10S, 5'''$, $0_p, 2'''$ является формулой панциря рода *Alexandrium*. На практике, однако, эта формула может быть сокращена. Поскольку вставочные пластинки отсутствуют, то ноль вместе с символом обычно опускаются: $P_0, 4', 6'', 6C, 9-10S, 5'''$, $2'''$.

Система Кофоида проста в употреблении и поэтому в настоящее время широко применяется специалистами всего мира. Однако несмотря на удобство этой системы, ее применение сопряжено с некоторыми проблемами, главным образом, при проведении сравнительных исследований панциря. Так, ее использование затруднено, если возникает необходимость выявить гомологичные пластины у различных таксонов, а также в некоторых других случаях. Попытки модифицировать систему для этих целей остаются неудачными, поэтому R. J. Taylor (1982, 1987b) предложил применять другие системы и модели, позволяющие распознавать и сравнивать гомологичные пластинки, оставляя систему Кофоиды для обычных описаний.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ

4.1. ПИТАНИЕ

Динофлагеллятам, как сложно устроенной группе протистов, присущи все виды питания, свойственные одноклеточным растительным (Protophyta) и животным (Protozoa) организмам, начиная от автотрофного до всех многообразных форм гетеротрофного питания в широком смысле, включая мезотрофное. Автотрофии в узком значении у динофлагеллят, по-видимому, практически не существует, так как обладание хлоропластами вовсе не исключает потребности в органических веществах и способности, например, к фаготрофии. До сих пор известно только шесть видов перидиней, не нуждающихся в органической субстанции. Большинство же фотосинтезирующих динофлагеллят являются ауксотрофами, организмами, утратившими способность синтезировать одно из веществ, необходимых для их роста. Обычно это витамины группы B. Основными продуктами фотосинтеза являются крахмал, масло, лейкозин, реже гликоген. Типы гетеротрофии многообразны, и основными

элементами ее являются миксотрофия (амфитрофия, миксотрофия в строгом смысле, миксотрофная фаготрофия) и органотрофия, включающая осмотрофность, фаготрофность и паразитизм. J. Larsen and A. Souptia (1991), рассматривая роды динофлагеллят, которые частично или полностью состоят из гетеротрофных вилов, приводят таблицу, показывающую, что почти половина родов современных динофлагеллят содержит виды, у которых известно только животное или смешанное питание. Они имеются в 9 из 13 порядков, принятой авторами ботанической системы динофитовых (Souptia, 1986). Эти организмы очень разнообразны. Из 130 родов этой системы, исключительно гетеротрофными (все виды которых питаются как животные) являются 32 рода (около 25 %). Сюда входят виды крупнейшего морского рода *Prorocentrum* и широко распространенные, но монотипические роды: *Diplopsalis*, *Diplopelta*, *Oblea*, *Noctiluca*, *Protophysa*, *Achradina*, *Actiniscus*, *Oxypheis*, а также тропические роды *Heterosigma*, *Omitocercus* и др. 33 рода включают гетеротрофные и миксотрофные (фотосинтез в сочетании с фаго- и осмотрофией) виды. Среди них такие крупные роды, как *Ceratium*, *Dinophysis*, *Amphidinium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium* и многие другие. Вместе с фототрофами (10 родов), наличие хлоропластов у представителей которых до сих пор является сомнительным и нуждается в подтверждении, гетеротрофные роды составляют около 58%. Таким образом, авторы приходят к заключению, что с динофлагеллятами давно не следует иметь дело как только с фитопланктоном.

Смешанное питание - один из самых распространенных типов питания динофлагеллят. Среди его разнообразных форм, вероятно, основное место занимает амфитрофность - переход на питание растворенным органическим веществом при ингибировании фотосинтеза в темноте или при каких-либо других обстоятельствах. Однако наиболее интересным способом миксотрофии, на наш взгляд, является миксотрофная фаготрофия - заглатывание пищевых частиц (оформленного органического вещества) видами, имеющими хлоропласты, т.е. способными к фотосинтезу, с помощью особо устроенных выростов, выходящих вблизи жгутиковой поры. Такой способ питания описан (Cachon et Cachon, 1971; цит. по: Taylor, 1987b) для *Protoodinium chattonii* Hovasse. У автотрофной динофлагелляты *Protocentrum micans* обнаружена пищеварительная воронка, сходная по строению с характерными для гетеротрофных *Ceratium hirundinella* и *Prorocentrum marilebourniae*. Она представляет собой образованный рядами микротрубочек цилиндр, лежащий под поверхностью клетки, вблизи места отхождения жгута. Очевидно, что виды *Protocentrum* способны к питанию путем всасывания жертвы (Schnepf, Winter, 1990). Наиболее распространенным способом органотрофии динофитовых, по-видимому, является фаготрофия. Известно, что фаготрофы поглощают детрит, бактерий,

инфузорий, различных жгутиковых, диатомовые водоросли, радиолярий, корненожек и других динофлагеллят (Lessard, Swift, 1985; Jacobson, Anderson, 1986; Lessard, 1991; Hansen, 1991). К органоидам питания и пищеварения у динофлагеллят принадлежат: цитостом (клеточный рот), различные выросты (стебельки, щупальца, ложноножки, пистоны - поршнеобразные выросты - и т.д.), пищеварительные вакуоли и пузулы (специфические, осморегулирующие органеллы). Механизм захвата пищи и последующего пищеварения у беспанцирных динофлагеллят, таких как *Gymnodinium*, *Gyrodinium* и других, был известен уже в конце 19 века (см. Киселев, 1950) и дополнен современными исследованиями (см. Gaines, Elbrachter 1987). Захват пищи происходит на брюшной стороне клетки вблизи жгутиковой поры, где образуются различные ловчие органеллы - псевдоподиальные и щупальцевидные выросты. У голозойных беспанцирных динофлагеллят регулярно наблюдается фагоцитоз пищевых частиц, в то время как достаточные доказательства подобного процесса у гетеротрофных панцирных перидиней отсутствуют. Последние широко распространены, в морях, как правило преобладают, например, за счет представителей *Prorocentrum*, одного из двух наиболее многочисленнейших родов *Dinophyta*, однако предпочтительность, скорость и механизм их питания оставались в значительной степени тайной до недавнего времени. В значительной степени тайна питания этой группы динофитовых была приоткрыта исследованиями G. Gaines, и F. J. Taylor (1984). Они описали питание некоторых видов *Prorocentrum*, осуществляемое при помощи "вуали" - псевдоподиальной пищеварительной мембраны, которая выходит из борозды вблизи жгутиковой поры и распространяется на пространство, в несколько раз превышающее размеры клетки, в виде ловчей сети. Когда пищевая частица, обычно крупная диатомея или колония мелких, прилипает к нижней поверхности "вуали", она полностью обволакивается последней, содержимое добычи постепенно высасывается. Такое бесклеточное пищеварение длится 20-30 минут. Дальнейшее изучение (Jacobson, Anderson, 1986) питания 18 видов текальных гетеротрофных динофлагеллят из трех родов (*Prorocentrum*, *Oblea* и *Zygabikodinium*) кажется окончательно снял покров с этой тайны. Они подтвердили и углубили исследования предыдущих авторов, однако показали, что питание представителей этих родов гораздо более избирательное, чем питание с помощью "вуали". Итак, виды *Prorocentrum*, *Oblea* и *Zygabikodinium* поглощают диатомей и другую относительно крупную добычу при помощи высокопластичной, мембраноподобной псевдоподии, подобной "вуали", называемой у последних авторов паллиумом ("pallium"), которая выходит из борозды вблизи жгутиковой поры. Паллиум легко простирается на снабженную шипами и другими выростами жертву. Отмечалось, что он может обволакивать таким образом цепочки

диатомей (например, *Chaetoceros*), содержащих до 58 клеток. Содержимое добычи растворяется снаружи и транспортируется внутрь клетки через этот же орган в течение 7 - 30 мин от момента захвата пищи, хотя питание может длиться в течение двух часов, оставляя целыми пустые створки и стенки клеток диатомей. За некоторым исключением виды *Protoperidinium* питались только диатомовыми, в то время как *Oblea* и *Zygabikodinium* потребляли, помимо диатомей, динофлагеллят и празиофитовых. У четырех видов из трех изученных родов наблюдалось, как ловчая нить прикреплялась к добыче прежде, чем на нее опускался паллиум, иногда позволяя клетке, плавая, тащить за собой добычу. Перед тем как захватить добычу у шести видов *Protoperidinium* отмечалось характерное плавание вокруг жертвы, подтверждая, что динофлагелляты способны питаться селективно.

Далее в разделе рассматривается несколько типов паразитизма, а также виды симбиоза, довольно распространенного среди динофлагеллят.

4.2. РАЗМНОЖЕНИЕ

Размножение динофитовых водорослей осуществляется как бесполом (вегетативным), так и половым путем. Обычный тип вегетативного деления - однократный (бинарный), реже - дробный (множественный). Делятся динофитовые продольно или наклонно (по косой), плоскость деления проходит через область клетки, откуда выходит продольный жгутик. Различают два типа вегетативного размножения, известных под названиями десмошизис, когда оболочки дочерних клеток в разной степени тесно связаны с таковыми материнских, и элеутерошизис, при котором покровы материнских клеток при делении отбрасываются или не связаны близко с оболочками вновь образовавшихся дочерних клеток (Pfiester, Anderson, 1987).

Известны три типа десмошизиса. Наиболее обычный - разделение клетки пополам перетяжкой, когда дочерние клетки получают полностью оболочку материнской. Это случается у беспанцирных динофлагеллят, таких как *Gymnodinium*, где подобное деление материнского организма внутри оболочки происходит наклонно. Деление клеток панцирных *Ceratium* идет по косой, как бы расщепляясь, при этом дочерние клетки получают только половину материнской клетки с оболочкой, а затем самостоятельно наращивают вторую половину клетки, оставаясь на первом этапе соединенными вместе. У некоторых видов клетки не расходятся, а полностью сформировавшись, делятся снова, образуя прочные цепочки. *Prorocentrum* и *Dinophysis* делятся продольно, при этом каждая дочерняя клетка получает по одной материнской створке. Новая створка, однако, почти полностью формируется перед расхождением материнского панциря. Третий тип десмошизиса наблюдается у *Dinobrix*, имеющих нитчато-ролукнистое строение колоний. Деление

характерного вида этих цист, происходит быстро - от нескольких минут до нескольких часов. Продолжительность существования временных спор, вероятно, ограничена днями, реже месяцами, в отличие от покоящихся спор, которые образуются в результате полового процесса в течение нескольких дней и сохраняются годами (Dale, 1986).

Половое размножение динофитовых водорослей в настоящее время установлено и хорошо документировано. Исследования ведутся в основном с помощью культур водорослей, так как наблюдать это явление в естественных условиях чрезвычайно сложно. С совершенствованием техники культивирования весьма чувствительных к этой процедуре динофлагеллят с каждым годом увеличивается число изученных половых циклов развития этих организмов. Если в середине 80-х годов были известны циклы развития только у 22-23 видов динофитовых (Dale, 1986; Sournia, 1986), то уже к середине 90-х их число приблизилось к 30, причем недавно споры и половой жизненный цикл, ранее неизвестный, был обнаружен у представителей рода *Dinophysis* (Bhaud et al., 1988; Horiguchi, Chihara, 1988; Pholpunthin et al., 1991; Bardouil et al., 1991; McLellan, 1993, и др.). Элементарный жизненный цикл наблюдался нами у *Alexandrium tamarense* из Авачинской губы.

Обобщенную схему цикла развития динофлагеллят (рис. 3) приводят L. Pfiester, D. M. Anderson, (1987). Она наглядно показывает, что все изученные до сих пор представители динофитовых водорослей, за исключением *Noctiluca*, имеют гаплонтный тип цикла развития. Половой процесс динофитовых - изогамия, анизогамия, а также простейший тип полового размножения - гологамия. При слиянии гамет обычно образуется подвижная зигота (планозигота), которая отличается от гаплондных вегетативных клеток более крупными размерами, двумя продольными жгутиками, имеет более темную окраску, а также более широкие вставочные зоны в области швов, позволяющие клетке разрастаться. Некоторые из них способны активно фотосинтезировать, так как содержат хлоропласты, если относятся к автотрофным видам. Развитие планозиготы может пойти по двум направлениям. В одном случае, претерпевая мейоз, в подвижном состоянии она может продуцировать нормальные вегетативные клетки. В другом случае, планозигота плавает различное по длительности время (от 3-5 дней до 1-3 недель), затем теряет подвижность, заполняясь питательными веществами, такими как крахмал и липиды. После этого ее протопласт сжимается, появляются одно или более крупные красные тельца и, как правило, дополнительная прочная оболочка. Таким образом, подвижная планозигота превращается в неподвижную покоящуюся спору - гипнозиготу. Последняя имеет три оболочки, внутренняя из которых содержит спорополнения - уникальный класс биополимеров, образующихся из каротиноидов и/или каротиноидных эфиров (Dale, 1986). Поскольку стало известно, что многие, если не

все, ископаемые формы динофлагеллят есть сохранившиеся гипнозиготы, а не вегетативные клетки, как думали раньше, многие ученые полагают, что их превосходная сохранность в ископаемом состоянии может быть следствием наличия спорополленина в клеточных оболочках. Возможно, именно это вещество позволяет современным покоящимся гипнозиготам сохраняться в осадках от нескольких месяцев до нескольких лет до появления подходящих для прорастания условий среды (Dale et al., 1978), ибо оболочки современных цист динофитовых, как правило, не минерализованы. Необходимо отметить, что не всякая покоящаяся спора - половая, т.е. гипнозигота. Из этого следует, что покоящиеся споры образуются не только в результате полового процесса, но могут быть и вегетативными гаплоидными цистами, которые образуются в конце вегетации вида (Pfiester, Anderson, 1987). В то же время, среди динофлагеллят с изученным половым циклом имеются виды, не образующие спор: *Noctiluca scintillans* (Zingmark, 1970), *Ceratium tripos* (Stosch, 1969) и др. В настоящее время хорошо известно, что споры выполняют не только функцию размножения и сохранения, но и распространения вида.

ГЛАВА 5. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ДИНОФИТОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ

5.1. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ЦЕЛАГИЧЕСКОЙ ФЛОРЕ МИРОВОГО ОКЕАНА

Согласно последним данным, современная планктонная флора Мирового океана к концу 1980-х годов насчитывала 474 - 504 (489 ± 15) рода и 3444 - 4375 (3910 ± 465) видов (Sournia et al., 1991). В приведенных цифрах минимальные значения принадлежат надежным таксонам, в то время как максимальные содержат и недостаточно изученные или сомнительные организмы, не включая синонимы. Эти результаты получены при анализе данных трех томов обширной сводки французских исследователей "Атлас морского фитопланктона", рассматривающей все классы (отделы) морских планктонных водорослей с критической оценкой родов и числа видов в них (Sournia, 1986; Ricard, 1987; Chretiennot-Dinet, 1990). Динофитовые водоросли - самая богатая группа по числу видов (1424 - 1772, в среднем 1598) даже в сравнении с диатомовыми водорослями периферическими и центрическими (1365 - 1783, в среднем 1574), значительно уступающая последним числом родов (около 124 у динофитовых и 164 у диатомовых). Необходимо заметить, однако, что здесь в число родов и видов включены и свободноживущие бентические диатомы, встречающиеся в прибрежном планктоне (Chretiennot-Dinet et al., 1993). Таким образом, среднее число видов морских свободноживущих динофлагеллят, по данным Сурни с соавторами (Sournia et al., 1991), представляет среднее между максимальными числами видов современных динофлагеллят,

приведенных K. Steidinger (1983) - 1000-1500 и F.J. Taylor (1987a) - 2000. Однако последний автор включает в это число и пресноводные виды, которые составляют более 13% (240 видов) от всех современных представителей динофлагеллят (Sournia et al., 1991), а также виды паразитических и симбиотических родов, исключенные A. Sournia (1986). Число ископаемых видов (цист) перидиней колеблется между 1500 (Steidinger, 1979) и 2000 (Taylor, 1987a).

5.2. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И РАЗНООБРАЗИЕ ФЛОРЫ

Таксономический состав динофитовых водорослей (Dinophyta) дальневосточных морей и сопредельных вод, по результатам наших исследований, отражает таблица.

Из нее видно, что на данной акватории обнаружено 377 видов и внутривидовых таксонов из 58 родов, 22 семейств, 9 порядков и 1 класса. Наиболее полно представлен порядок Peridinales. В него входит 9 семейств (29 родов), из которых самые крупные - Peridiniaceae (13 родов), Gonyaulacaceae (6) и Охутохасеae (4) - содержат более половины (58,4%) обнаруженных видов. Далее следует порядок Gymnodinales с 5 семействами (12 родов), из которых наиболее представительное Gymnodiniaceae с 7 родами, крупнейший из них Gymnodinium - 22 вида. Остальные семейства имеют в своем составе по одному или по два рода. Третье место занимает порядок Dinophysales, единственное семейство которого - Dinophysaceae состоит из 5 родов, наиболее крупный - Dinophysis содержит 31 вид.

В процессе проведенной нами ревизии в соответствии с произошедшими в последние десятилетия изменениями в номенклатуре и систематике динофлагеллят, в особенности таких крупных родов, как *Protoperidinium* (*Peridinium*), *Ceratium*, *Dinophysis* (Balech, 1974, 1984, 1988), *Protocentrum*, *Oxytoxum*, семейства *Gonyaulacaceae* (Dodge, 1975, 1989; Balech, 1977a, 1985; Dodge, Saunders, 1985) и некоторых других, а также на основании наших собственных исследований динофлагеллят этого обширного региона, около 70 видов получили разного рода изменения в объеме (изменение ранга внутривидового таксона, пересмотр синонимии, объединение двух видов в один и т.д.), принято новое название или возвращено прежнее и т.д. Трем видам и внутривидовым таксонам предложены новые комбинации, описана новая для науки разновидность - *Gymnodinium japonica* Hada var. *throndseni* Колоч. В результате многолетних исследований фитопланктона, проведенных в северо-западной части Японского моря и у берегов восточной Камчатки, флора динофлагеллят пополнилась 63 новыми видами, среди которых 29 ранее не были известны для дальневосточных морей и 34 - для морей России (СССР). Обнаружено 10 новых для дальневосточных морей родов (с подродом *Gessnerium*), 3 семейства (*Entomosigmataceae*, *Actiniscaceae* и *Ptychodiscaceae*) и 2 порядка (*Protaspidales* и *Actiniscals*). Последние были обнаружены при исследованиях, проведенных нами в Авачинской губе и Авачинском заливе.

Порядок Actinisciales включает 4 рода семейства Actiniscaceae: Actiniscus, Achradina, Amphitholus и Dicroerisma, каждый из которых содержит по одному виду.

Таблица

Таксономическая характеристика Dinophyceae дальневосточных морей и сопредельных вод

Порядок	Семейство	Род	Число видов/внутривидовых таксонов			
			Все дальневосточные моря	Японское море	Берингово море	Охотское море
Protaspidales	Entomosigmatidae	Entomosigma	1		1	
Oxyrrhinales	Oxyrrhinaceae	Oxyrrhis	1	1	1	1
Protocentrales	Protocentraceae	Protocentrum	13	13	5	5
		Mesoporos	1	1		1
Dinophysales	Dinophysaceae	Dinophysis	31	29	10	17
		Heteroschisma	1	1		
		Amphisolenia	4	4		
		Ornithocercus	2	2		
		Histoineis	4	4		
Actinisciales	Actiniscaceae	Actiniscus	1		1	
		Achradina	1	1 ?	1	
		Amphitholus	1		1	
		Dicroerisma	1		1	
Pyrocystales	Pyrocystaceae	Pyrocystis	4	4	1	1
		Dissodinium	1	1	1	
Noctilucales	Noctilucaeae	Noctiluca	1	1	1	1
	Protoniferaceae	Protonotiluca	1	1	1	1
Gymnodiniales	Gymnodiniaceae	Gymnodinium	21/2	17	14/2	1
		Gyrodinium	14	13	6	3
		Psellodinium	1	1		
		Amphidinium	12	10	6	
		Cochlodinium	8	8	2	
		Matodinium	2	2	1	1
		Tetradinium	2	1	1	
	Polykrikaceae	Polykrikos	2	2	2	
	Ptychodiscaceae	Ptychodiscus	1	1		
	Warnowiaceae	Warnowia	4	3		
		Nematodinium	1	1		
	Woloszynskiaceae	Woloszynskia	1	1		1
Peridinales	Cryptocodiniaceae	Hemidinium	1	1		
	Ceratiaceae	Ceratium	55/32	55/29	6/4	21/17
	Podolampadaceae	Podolampas	3	3		
		Blepharocysta	1	1		
	Oxytoxaceae	Oxytoxum	12	12	2	
		Centrodinium	1	1		
		Amphidniopsis	2	2		
		Thecadinium	1	1		
	Ceratocorythaceae	Ceratocorys	1	1		
	Goniodomataceae	Goniodoma	1	1		
	Gonyaulacaceae	Alexandrium	8/2	7	4/2	3
		Gonyaulax	9	9	6	6
		Amylax	1	1	1	1
		Lingulodinium	1	1		1
		Peridiniella	1	1		
		Protoceratium	2	2	1	1
	Peridiniaceae	Protoperidinium	68/7	63/5	34/4	39/7
		Peridinium	5	5	1	
		Diplopsalis	1/2	1/2	1	1
		Diplopetopsis	1	1	1	1
		Diplopelta	1	1		1
		Oblea	2	2	2	1
		Diptopsalopsis	1	1		1
		Scrippsiella	1	1	1	1
		Heterocapsa	2	2	2	1
		Ensiculifera	1	1		
		Kryptoperidinium	1	1	1	
	Pyrophacaceae	Pyrophacus	2	2	1	1
Peridinales	incertae sedis	"Glenodinium"	7	6	2	1

Картина флористического разнообразия динофлагеллят дальневосточных морей, основанная на частоте распределения числа видов в родах (рис. 4), хорошо соответствует закону Виллиса (Willis, 1952, цит. по: Sourin et al., 1991), согласно которому относительно большое число родов содержат малое число видов или только один вид и представляет не линейное, а скорее гиперболическое распределение. Возможность распространения закона Виллиса на морскую планктонную флору убедительно доказана (Sourin et al., 1991). Последними авторами показано, что монотипичные роды составляют несколько более 1/3 от

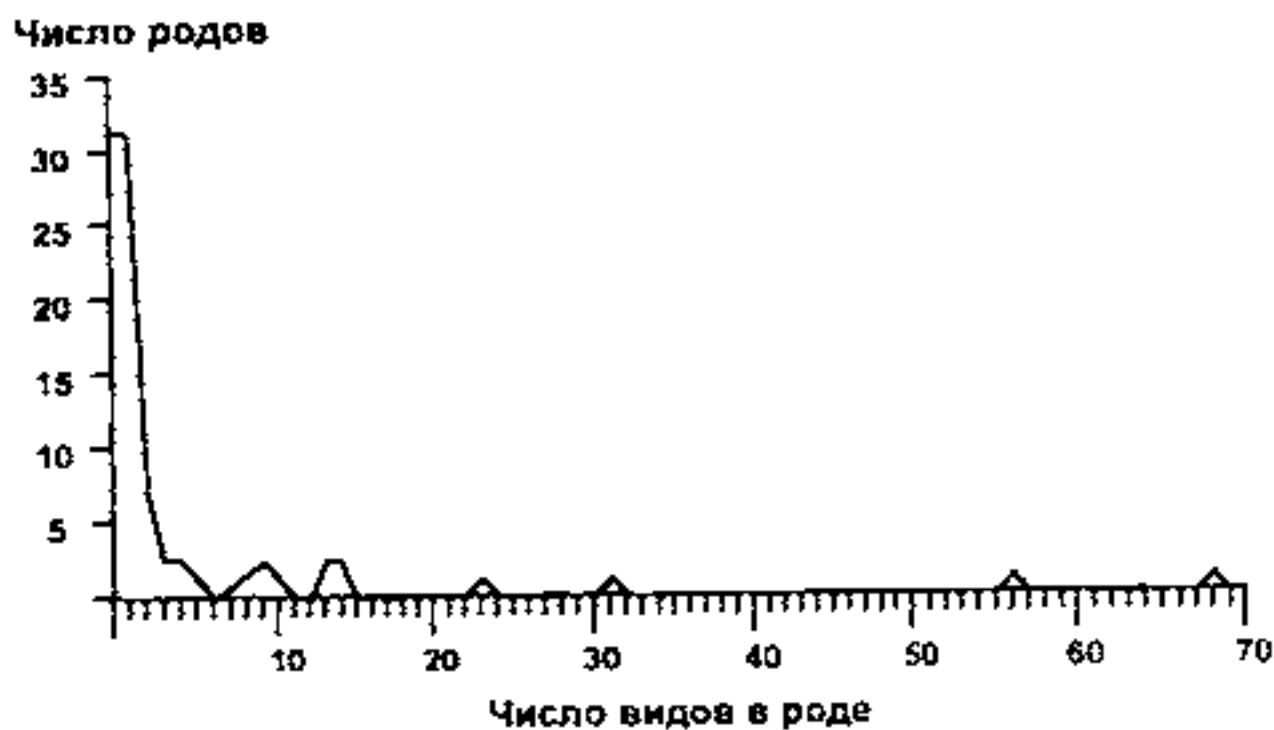


Рис. 4. Частота распределения числа видов в родах у динофитовых водорослей дальневосточных морей и прилегающих вод.

общего числа родов микрофлоры Мирового океана (38,4 - 38,7 %), что поразительно совпадает с данными Виллиса, полученными им для флоры цветковых растений Мира - 38,6 %. Монотипичных родов динофлагеллят, по данным этих авторов, около 55 %, что очень близко к нашим результатам, на основании которых роды с одним видом (31 род) составляют 53,4 % от общего числа родов динофлагеллят исследуемой акватории. Олиготипических родов, содержащих по 2-3 вида, - 10 (17,3%), политипических - 17 (29,3%). Монотипические семейства объединяют 12 родов (54,5%); олиготипические (4; 18,2%) и политипические (5; 27,3%) - в меньшинстве. Наибольший процент составляют монотипические порядки - 66,7%. Таким образом, видно, что монотипические роды, семейства и порядки преобладают. Хорошими показателями таксономического разнообразия флоры являются пропорции между таксонами. Низкие показатели отношения среднего числа видов в роде ($v/p=5,7$), видов в семействе ($v/c=15$) и родов в семействе ($p/c=2,6$), свидетельствуют о высокой степени видового многообразия динофитовых водорослей дальневосточных морей. Наибольшее

число видов содержит 4 рода: *Protoperidinium* (68 видов), *Ceratium* (55), *Dinophysis* (31) и *Gymnodinium* (22). Они объединяют 176 видов, что составляет 53% общего числа видов. На долю остальных 54 родов приходится менее половины видов (156) – 47%. Однако наиболее объемным родом является *Ceratium* (87 видов, подвидов, разновидностей и форм), на втором месте – *Protoperidinium* (75).

5.3. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ DINOPHYTA

Таксономическая структура динофлагеллят трех дальневосточных морей с прилегающими водами представлена в таблице. Приступая к сравнительному анализу их таксономического состава, необходимо заметить, что подобное сравнение осложняется неравнозначной изученностью этих акваторий. Представленная картина в большей степени отражает уровень изученности этих морей, чем реальную картину их видового состава. Однако очевидно и то, что флористическое богатство морей связано с их географическим положением, с разнообразием физико-географических условий. И здесь в более выгодном положении оказалось Японское море. Наиболее исследованное Японское море охватывает три зонально-географические области от бореальной до субтропической, включая промежуточную область, где соединяются воды разного происхождения, – зону смешения флор (Семина, 1974), отличающуюся богатством видового состава фитопланктона. Особое разнообразие планктонной флоры наблюдается в заливе Петра Великого, где сталкиваются воды теплого Цусимского течения с холодными водами Приморского потока с севера. В связи с этим, Японское море наиболее богато видами (309) и внутривидовыми таксонами (36), родами (54) и семействами (21), уступая только одним порядком (их 8) *Protaspidales* беринговоморской акватории. Таксономической организацией динофлагеллят оно как бы повторяет таковую всего исследованного региона.

Второе место по богатству флоры динофлагеллят занимает Берингово море с районом тихоокеанского побережья Камчатки: 123 вида и 12 внутривидовых таксонов (что в 2,5 раза меньше, чем в Японском море), 35 родов, 21 семейство и 9 порядков. Снижение числа видов произошло из-за значительного сокращения тепловодных представителей крупных родов. Здесь, по сравнению с япономорской областью, в 2 раза меньше видов *Protoperidinium* (хотя он остается здесь самым многочисленным родом), в 3 раза меньше видов *Dinophysis* и более чем в 9 раз меньше представителей *Ceratium*, что соответствует северному положению моря, находящегося в основном в аркто-бореальной области (Семина, 1974). Отсутствуют или представлены единичными видами многие тропические или субтропические роды: *Pyrophacus*, *Podolampas*, *Ornithocercus*, *Histioneis*, *Amphisolenia* и другие, обитающие в струях теплого течения Кюросио в Японском и южной части Охотского морей. В то же время здесь

найжены представители нескольких малочисленных или монотипических родов, не обнаруженных пока в Японском море, таких как *Entomosigma*, *Actiniscus*, *Dicrocisma* и *Amphitholus*. Недостаток исследований динофлагеллят в открытой части моря выразился в бедности видового состава (в особенности океанических видов) родов *Ceratium* и *Ochrochromis*.

Таксономический состав динофитовых водорослей Охотского моря оказался наиболее бедным. Между тем море, простирающееся от арктической до нижнебореальной областей, подверженное в южной своей части влиянию теплое Цусимского течения, предполагает гораздо большее видовое разнообразие динофлагеллят. Сказалось почти полное отсутствие исследований живого или свежefиксированного планктона, что необходимо для обнаружения и идентификации видов беспанцирных динофлагеллят. В результате - полное выпадение или крайняя скудость представителей таких крупных и широко распространенных родов *Gymnodiniaceae*, как *Gymnodinium*, *Amphidinium*, *Gyrodinium* и *Cochlodinium*. Виды, лишенные панциря, деформирующиеся или быстро разрушающиеся при температуре хранения выше 5°C, составляют здесь всего 7,9 % от общего видового состава динофлагеллят, в то время как в Беринговом море, например, число видов "голых" динофлагеллят равно 33,3 %. Поэтому флора динофитовых водорослей Охотского моря представлена в основном панцирными динофлагеллятами, среди которых наиболее многочисленными являются те же три крупных рода: *Prorocentrum*, *Ceratium*, *Dinophysis*. Необходимо отметить значительное преобладание, по сравнению с Беринговым морем, видов и внутривидовых таксонов (38) *Ceratium* за счет тропических представителей этого рода.

Итак, флора динофлагеллят дальневосточных морей включает 332 вида, 4 подвида, 27 разновидностей и 14 форм. Среди них Японское море, как лучше изученное в флористическом отношении, наиболее богато - 309 видов и 36 внутривидовых таксонов динофитовых водорослей. Берингово (123 и 12) и, в особенности, Охотское моря (114 и 24) с прилегающими акваториями существенно беднее, в значительной степени из-за меньшей изученности этой группы планктонных водорослей, хотя на видовое обилие динофлагеллят Берингова моря, по-видимому, существенно влияет его северное положение.

Попытки сравнения флористического состава динофлагеллят дальневосточных морей с другими морями России наталкиваются на отсутствие региональных монографических исследований по морским динофитовым водорослям, за исключением, пожалуй, Каспийского моря (Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968), где они изучались в составе планктонных водорослей этого закрытого водоема, содержащего 33 вида и внутривидовых таксона динофлагеллят, что составляет только около 26 % таковых даже для наиболее бедно

представленного Охотского моря с сопредельными акваториями. Сравнение видового состава Dinophyta дальневосточных морей с таковым наиболее поздних списков видов динофитовых морей России показало следующее. Последний список динофлагеллят Черного моря включает 193 вида (Крахмальний, 1994), что составляет 58% видов Dinophyta всех дальневосточных морей и 62,4% таковых наиболее богатого из них Японского моря. В недавно опубликованном списке видов динофлагеллят морей России арктического бассейна (Okolodkov, 1998) для 6 морей и региона центральной Арктики приводится всего 189 видов Dinophyta, что составляет 56,9% общего числа видов таковых трех дальневосточных морей с прилегающими водами и 61 % видов Японского моря. Балтийское море, по предварительным данным (Edler et al., 1984), насчитывает 113 видов динофлагеллят, что примерно равно числу видов (114) наиболее бедного в этом отношении Охотского моря, но составляет только 36,6% от такового Японского моря и 34% от количества видов всех дальневосточных морей.

В целом современная флора Dinophyta дальневосточных морей составляет более половины таковой Тихого океана (Семина, 1974) и около 21% Мирового океана (Sournia et al., 1991). Приведенные данные с достаточной ясностью свидетельствуют о богатстве и многообразии флоры динофитовых водорослей дальневосточных морей и отражают представление о том, что эти моря отличаются богатством флоры и фауны в силу своего географического положения.

ГЛАВА 6. ЗНАЧЕНИЕ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ В РЕГИОНЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОДАХ

6.1. ДИНОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ КАК КОМПОНЕНТЫ ПЛАНКТОННОГО ФИТОЦЕНОЗА

Участие динофлагеллят, как и любой другой группы водорослей, в продукционно-трофических процессах определяется структурно-функциональными особенностями их организации. Как известно, перидинии наряду с диатомеями составляют одну из двух крупнейших групп современных планктонных водорослей, самую многочисленную по числу видов среди морского фитопланктона (Sournia et al., 1991). Не является, по-видимому, исключением в этом отношении и обследованная акватория. Анализ списков видового состава фитопланктона дальневосточных морей показал, что перидинии составляют в среднем около 30 % (от 10 до 52-54 %). В наиболее представительных из этих списков (Киселев, 1937, 1959а, б; Гайд, 1950; Кузьмина, 1962; Yataji, 1966; Паутова, Коновалова, 1982; Коновалова, 1984б; Коновалова и др., 1989, и др.) число видов и внутривидовых таксонов перидиний составляет от 33-38 до 40-52 %, от общего числа видов жгутиковых водорослей - в среднем 60-90 %. В подавляющем большинстве случаев число видов

динофлагеллят в планктоне уступает таковому диатомей, что, на наш взгляд, за редким исключением, не соответствует истинне. Причин здесь несколько. Динофлагелляты, наряду с другими пелагическими жгутиковыми водорослями, оказались менее изученными, чем диатомовые по ряду причин методического порядка. Основной из них является сложность, связанная с необходимостью идентификации беспанцирных динофлагеллят живыми. В пелагиали морей и океанов, как правило, панцирные динофитовые преобладают числом видов, иногда значительно. Не является исключением и исследуемая акватория. На долю панцирных приходится 75% (249) видов, непанцирные составляют, таким образом, только четвертую часть (83 вида) от общего числа видов. Однако в прибрежье доля последних может возрастать до 30-60%, а суммарная плотность популяций, при условии подсчета живых и свежefиксированных клеток, нередко значительно превышает таковую панцирных видов динофлагеллят. Преобладающее же число исследований выполняется на фиксированном материале, который к тому же обрабатывается в течение нескольких лет. И если обладающие кремниевым панцирем диатомей сохраняются при этом достаточно хорошо, то беспанцирные динофлагелляты в большинстве случаев деформируются до неузнаваемости и разрушаются при хранении. Поэтому-то в флористических списках планктона среди динофлагеллят сильно преобладают панцирные, как более защищенные. Другой не менее важной причиной доминирования диатомей в списках фитопланктона является присутствие в них значительного количества (иногда господствующего) случайно планктонных, т. е. бентических видов диатомовых водорослей, играющих важную роль на мелководье. И если учесть тот факт, что подавляющее большинство исследований фитопланктона дальневосточных морей было проведено в прибрежной зоне или близкой к ней, то сказанное выше приобретает реальное очертание. К этому можно добавить, что исследования, проведенные в открытой части морей и океанов, показывают явное преобладание видов пелагических динофлагеллят над диатомовыми. Подтверждением этому служит список видов фитопланктона Тихого океана Г. И. Семиной (1974). Наши круглогодичные исследования фитопланктона Авачинской губы в 1987, 1988-1989 гг. показали, что даже в неглубоких полузакрытых бухтах, где случайно планктонная флора может достигать иногда половины всего состава фитопланктона, динофлагелляты, исследованные параллельно на живом и фиксированном материале, могут быть качественно сопоставимой с диатомовыми или самой многочисленной группой водорослей планктона (Коновалова, в печати). Об этом же свидетельствуют данные, для зал. Петра Великого (Паутова, Коновалова, 1982; Селина, 1993в и др.).

Но, если динофлагелляты нередко и преобладают над диатомеями числом видов, то, как правило, значительно уступают им плотностью населения и биомассой при нормальных условиях развития планктона как в прибрежных, так и в открытых водах морей. Наши многолетние исследования фитопланктона в бухтах и заливах Японского моря, а также у тихоокеанских берегов Камчатки показали, что средняя за год плотность населения перидиней составляет от 6 до 9 %, биомасса от 2 до 23 % от всего фитопланктона. Хотя динофлагелляты могут встречаться в широком диапазоне температуры, многие из них, как правило, предпочитают достаточно прогретые воды. Наибольшая плотность населения этой группы водорослей наблюдается в умеренных водах летом и осенью. В это время биомасса динофлагеллят может достигать от 14-26 % до 56-66 % (Коновалова, 1979а; Коновалова, Тяпкин, 1982; Коновалова, 1984а; Коновалова, Орлова, 1988 и др.) и даже до 89%, как это имело место в центре Авачинской губы в октябре 1988 г. Отдельные представители некоторых родов (*Amphidinium*, *Gyrodinium*, *Katodinium* и *Heterocapsa*) могут быть многочисленны в эвтрофных заливах (Амурский, Авачинский, Посыета и др.) также весной и даже зимой (Коновалова, 1972; Konovalova, 1995, и др.). Изучение сезонной динамики плотности популяций фитопланктона Авачинской губы показало, что в отличие от всего фитопланктона, который имеет один, хорошо выраженный пик в начале сентября и два менее выраженных в апреле и июне, жгутиковые водоросли имеют два отчетливых пика - в мае-июне и октябре, причем, основной вклад в создание высокой плотности популяций фитофлагеллят вносят динофитовые (Konovalova, 1995). Весенняя и осенняя вспышки численности жгутиковых в значительной степени связаны с динофлагеллятами *Katodinium* *glaucum*, *Heterocapsa* *rotundata*, *Dinophysis* *acuminata*, *Amylax* *triacantha*. Летом обычно многочисленны: *D. acuminata*, *Alexandrium* *tamarense*, *A. ostenfeldii*, *Protoperidinium* *bipes*, *Gymnodinium* *stellatum* и ряд других.

Хотя возможности динофлагеллят в создании первичной продукции менее существенны, чем у диатомей, потому что только 40-60 % из них способны к фотосинтезу (Taylor, 1987а), пищевая ценность, по-видимому, более значительна, а трофические отношения с представителями фитопланктона оказались гораздо более сложными, чем было принято считать до недавнего времени. Оказалось, что гетеротрофные динофлагелляты питаются не только бактериями, простейшими, мелкими представителями фитопланктона, но нередко в десятки раз превосходящими их по размерам диатомеями, в том числе колониальными, такими как *Chaetoceros*, *Thalassionema* и др. (Jacobson and Anderson, 1986). Исследуя значение фитопланктона в питании основного объекта промысла в Японском море - сардины иваси на основании изучения желудков рыбы, Г. Гайл (1934) приходит к выводу,

что она в основном непосредственно питается микроводорослями, лишь у 8 % проанализированной рыбы в желудках преобладали копеподы. Он показал, что из фитопланктона наименьшей питательной ценностью обладают диатомеи, так как около 65 % их сухого веса составляют зольные вещества. Планктон, основным компонентом которого являются динофлагелляты (термопланктон), Г. Гайл (1936) ставил на второе место после копепод в питании иваси и считал кормом, компенсирующим недостаток копепод. Учитывая его данные о том, что основную пищу в верхних слоях воды копеподы добывают из представителей термо- и бактериопланктона, становится очевидной значительная трофическая роль динофлагеллят в питании рыб, в особенности травоядных.

Раздел заканчивается краткой информацией по вертикальному и суточному распределению перидней в водах дальневосточных морей, а также данными по списку доминирующим видам динофлагеллят дальневосточных морей, число которых значительно пополнилось за последнее десятилетие (Коновалова, 1992 б). К основным доминирующим видам, таким как *Noctiluca scintillans*, *Prorocentrum triestinum*, *P. micans*, *Heterocapsa rotundata* (= *Katodinium rotundatum*) и *Scrippsiella trochoideum* добавились *K. glaucum*, *Protoperidinium bipes*, *Amylax triacantha*, *Alexandrium tamarense*, *Dinophysis acuminata*, *Gymnodinium mikimotoi* (= *nagasakiense*) и несколько других.

6.2. ПЕРИДНЕИ КАК ИНДИКАТОРЫ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Некоторые виды перидиней известны как прекрасные биоиндикаторы особенностей среды обитания, режима водоема, направления течений, происхождения вод и т. д., а также показатели степени загрязнения водоема органическими веществами. Ряд видов динофлагеллят из родов *Ceratium*, *Protoperidinium* (*Peridinium*), *Dinophysis* (вместе с *Phalacrocoma*) и др. был с успехом использован в работах И. А. Киселева (1947) и А. И. Кузьминой (1962) при изучении фитопланктона в качестве индикаторов гидрологического режима и происхождения различных водных масс дальневосточных морей (Японского, Охотского, Берингова) и проливов, соединяющих эти моря с Тихим океаном и между собой. Ими использованы несколько десятков видов перидиней, среди которых самыми многочисленными были представители рода *Ceratium*, так как они оказались наиболее хорошо изученными и применялись в качестве надежных индикаторов теплого течения Кюросио и, в особенности, его ветви - Цусимского течения (Гайл, 1936, 1949). Среди прекрасных показателей последнего можно назвать такие тепловодные виды как *Ceratium macroceros*, *C. bucephalum*, *C. candelabrum*, *C. gibberum* и ряд других, а также представителей *Protoperidinium* (*P. globulus* var. *quarnerense* = *P. quarnerense*), *Dinophysis* (*D. fortii*, *D. hastata*)

и некоторых других. Наши исследования подтверждают это. Все тропические океанические виды рода *Ceratium* (составляющие около 80% видов *Ceratium* данной акватории) встречаются в южной, центральной, восточной и, нередко, юго-западной частях Японского моря, а также в южной части Охотского моря и прикурильском районе Тихого океана, т.е. как раз в местах прохождения Цусимского потока Кюросио и его ветвей. В других участках этой обширной акватории они, как правило, не встречаются. Типичными представителями тихоокеанских вод в морях служили *Ceratium intermedium* и *C. pentagonum*. Показателями холодных вод Оясио у северо-восточных берегов Камчатки и в Беринговом море И. А. Киселев (1947) называет *Goniodoma ostenfeldii* (= *Alexandrium ostenfeldii*), *Protoperidinium globulum*, *P. monacanthum*, *P. grenlandicum*, *P. islandicum* и другие.

Используя фитопланктон как надежный индикатор трофики вод, степени их антропогенного загрязнения и санитарного состояния, было показано, что некоторые виды динофлагеллят из родов *Alexandrium*, *Gymnodinium*, *Dinophysis* и др. могут служить к тому же достоверными показателями степени опасности незакономерных «красных цветений» воды (о чем будет сказано ниже). Эти «цветения» эпизодически появляются в любое время года в бухтах и заливах Приморья и восточной Камчатки, свидетельствуя о нарушениях в функционировании прибрежных экосистем (Коновалов, 1992б, Коповалова, 1993а, с, 1995, 1997; Кагров et al., 1997).

6.3. ДИНОФЛАГЕЛЛЯТЫ И «ЦВЕТЕНИЕ» ВОДЫ («КРАСНЫЕ ПРИЛИВЫ») В РЕГИОНЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ

6.3.1. ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О «КРАСНЫХ ПРИЛИВАХ»

Большое значение в последние десятилетия приобрели динофитовые в связи с проблемой «красных приливов». «Красный прилив» (КП) - это в значительной степени условное, символическое название сильного «цветения» воды в море. Он не всегда красный (хотя в большинстве случаев этот цвет преобладает) и далеко не всегда прилив. Под «красным приливом» обычно понимается любое визуально наблюдаемое изменение цвета воды на поверхности моря при массовом размножении микроскопических организмов, населяющих толщу воды (планктон), - водорослей (фитопланктон), простейших животных (например, инфузорий), бактерий и грибов, а также псевдопланктона - пыльцы прибрежных растений. В большинстве случаев, однако, возбудители КП - планктонные водоросли, а среди них - динофлагелляты. Их называют видами «красных приливов», так как наибольшее число последних было вызвано массовым развитием именно этих организмов. «Красные приливы» как показатели сильного «цветения» воды, редко проходящего без негативных последствий, в последние десятилетия вышли из категории явлений феноменальных и

приобретают характер глобальной эпидемии. «Цветение» воды в морях в настоящее время представляет серьезную проблему для экономики, здравоохранения и экологии. Статистика утверждает, что эволюция "красных приливов" в морях в историческом аспекте тесно связана с развитием цивилизации, ростом населения Земли и урбанизацией (см: Коновалова, 1992 а). С 60-х годов текущего столетия стало совершенно очевидным, что рост числа и интенсивности "красных приливов" связан с глобальным загрязнением морей. Особенно серьезной проблемой стали токсичные "красные приливы", вызванные в основном динофлагеллятами, приносящие огромный ущерб хозяйствам по культивированию морских животных, препятствующие использованию пляжей для отдыха и оздоровления, приводящие к массовым отравлениям и нередко смерти людей, гибели млекопитающих, птиц, рыбы.

Эта грозная глобальная проблема в значительной степени затронула и дальневосточные моря. Непосредственно красные «цветения» воды или настоящие "красные приливы" вызывают на данной акватории жгутиковые водоросли и инфузория *Mesodinium rubrum*, среди которых токсичные "цветения" воды почти исключительно связаны с динофлагеллятами. Скажем больше, достоверные случаи гибели людей в России от отравления сакситоксином во время красного "цветения" воды в морях известны только у восточных берегов Камчатки (см. Коновалова, 1992 б, 1995, 1999; Konovalova, 1993 с). Различают два типа "цветения" воды: закономерные сезонные вспышки развития фитопланктона, повторяющиеся ежегодно в определенные сезоны (например, весной) с разной степенью интенсивности, и незаконномерные, эпизодические, собственно "красные приливы". К развитию "цветений" приводят множественные взаимодействия оптимальных физических, химических и биотических факторов (параметров) среды.

Далее дается описание основных факторов и их взаимодействия, приводящих к «цветению» воды.

6.3.2. ВИДЫ ПЕРИДИНЕЙ – ВОЗБУДИТЕЛИ «КРАСНЫХ ПРИЛИВОВ», ЦИКЛ РАЗВИТИЯ И ВОСПРОИВОДСТВА ТОКСИЧНЫХ ВИДОВ

В настоящее время известно около 200 видов, вызывающих "цветение" воды в морях, причем примерно 20% из них образуют ядовитые КП (Taylor, 1990). По данным А. Сурни (Soumja, 1995), виды, вызывающие КП, и токсичные виды составляют соответственно около 6% и 2% числа видов мировой флоры планктонных водорослей. Продолжающаяся эвтрофикация прибрежных вод и внутренних морей в глобальном масштабе привела к качественному изменению среды, что, в свою очередь, изменило не только частоту и характер "цветений", но и состав видов-возбудителей. Число последних быстро растет, и

роль динофитовых водорослей как основных виновников КП теперь не всегда бесспорна, хотя по количеству токсичных КП они, несомненно, преобладают.

В дальневосточных морских прибрежных водах России и прилегающих акваториях Тихого океана обнаружено около 20 видов динофлагеллят, вызывающих «цветение» воды и/или способных продуцировать токсины: *Prorocentrum micans*, **P. minimum*, *P. triestinum*, **Dinophysis acuminata*, **D. acuta*, **D. fortii*, **D. norvegica*, **D. rotundata*, **D. tripos*, **Gymnodinium breve*, **G. mikimotoi* (= *G. nagasakiense*), **G. veneficum*, **Gyrodinium aureolum*, *Noctiluca scintillans*, *Heterocapsa rotundata* (= *Katodinium rotundatum*), **Alexandrium acatenella*, **A. ostenfeldii*, **A. tamarense* f. *tamarense*, **A. tamarense* f. *excavata* (= *A. excavatum*). (Звездочкой обозначены токсичные и потенциально токсичные виды). Некоторые из них вызывают токсичные "красные приливы", другие присутствуют в качестве токсичного компонента при «цветении» воды, вызванном нетоксичными видами, что наблюдалось в Авачинской губе и Амурском заливе. Среди особенно опасных токсичных и потенциально токсичных видов динофлагеллят следует прежде всего отметить представителей рода *Alexandrium* (*A. tamarense*, *A. ostenfeldii*, *A. acatenella*, *A. catenella*), которые продуцируют опасные для человека и теплокровных животных сильные нервно-паралитические яды (сакситоксин, неосакситоксин, гониотоксины), известные как PSP, или ПЯМ - паралитические яды моллюсков, вызывающие паралитическое отравление моллюсками. Виды рода *Dinophysis* (*D. acuminata*, *D. acuta*, *D. fortii*, *D. norvegica*, *D. tripos*) и *Prorocentrum minimum* способны вырабатывать комплекс ядов, называемых диарретическим ядом моллюсков (DSP), вызывающих расстройства желудочно-кишечного тракта у человека. Такие виды рода *Gymnodinium*, как *G. breve*, *G. mikimotoi* (= *G. nagasakiense*) и *Gyrodinium aureolum* известны как продуценты ихтиотоксинов (Shimizu, 1987).

Все эти организмы широко распространены в прибрежной зоне дальневосточных морей и прилегающих акваториях, а некоторые из них вызывают "красные приливы", нередко сопровождающиеся отравлением и гибелью людей, млекопитающих, птиц и рыбы. Все они хорошо изучены морфологически, имеются данные по их экологии и распространению (Nishihama et al., 1980; Nishihama, Saton, 1982; Fukuyo et al., 1985; Коновалова, 1989, 1991, 1992б, 1995; Коновалова 1993а, б, 1995; Селина и др. 1992; Стоник, 1994 и др.).

Виды, вызывающие «цветение» воды, как правило, обладают хлоропластами (т.е. способны к фотосинтезу) и спороносны. Способность доминирующих перитических видов водорослей к образованию покоящихся спор, наиболее существенный из биотических агентов, позволяющий переживать неблагоприятные условия среды от нескольких месяцев

до нескольких лет. Такие инстинтированные стадии дают возможность организму неоднократно "цвести" в том же самом месте. Эти виды проходят две основные фазы их жизненного цикла: вегетативные подвижные (у жгутиковых) клетки и неподвижные покоящиеся споры (гипноспоры, гипнозиготы), которые образуются при размножении или в конце вегетации и зимуют в донных отложениях. Вновь образовавшиеся цисты должны пройти период 2-6-месячного покоя ("спячки", когда они созревают), в течение которого прорастание невозможно, как бы благоприятны для вегетации ни были остальные параметры среды. Однако зрелые споры чутко реагируют на благоприятные физико-химические условия. Они переносятся в эвфотическую зону вертикальным движением водных масс (апвеллинги, конвекция и др.) и даже уносятся на большие расстояния от места захоронения системой фронтальных течений.

Доказано, что для динофлагеллят рода *Alexandrium*, обитающих на мелководье, толчком к началу вегетации является температура воды. В глубоководных районах, где температура воды у дна практически остается неизменной, эту функцию выполняет внутренний механизм клетки - эндогенные "годовые часы", безошибочно указывающие на благоприятные условия у поверхности (Anderson, Keafer, 1987). Разовьется ли обычная вегетация вида во вспышку сильного "цветения" во многом зависит от обилия доступной пищи и благоприятных гидрологических и метеорологических условий.

Исследования, проведенные нами в Авачинской губе показали, что токсичные динофитовые рода *Alexandrium* обитают здесь постоянно. В подвижном активном состоянии они встречаются в толще воды примерно полгода: с апреля-мая по октябрь-ноябрь (Коповалова, 1995, fig.2), в остальное время лежат на дне и в толще осадков в виде спор. Однако более или менее интенсивно виды *Alexandrium* размножаются летом. Нами прослежен простейший цикл развития *A. tamarense* в Авачинской губе, который детализирует сказанное выше.

6.3.3. «КРАСНЫЕ ПРИЛИВЫ» У БЕРЕГОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД, ВЫЗВАННЫЕ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТАМИ

Описываются случаи красных "цветений" воды у берегов дальневосточных морей и сопредельных водах Тихого океана с 20-х по 90-е гг. текущего столетия, вызванные динофитовыми водорослями.

Особо отмечаются случаи обширных токсичных «красных приливов» у Корякского нагорья (Берингово море) в 1945 г. и Авачинской губе в 1973 г. (Лебедев, 1968, Куренков, 1974), унесших жизни 4-х человек из 18 пострадавших. Отравление было вызвано

содержащими сакситоксин мидиями, накопившими его в процессе фильтрационного питания в период «цветения» *Alexandrium tamarense* (Коновалова, 1989; Konovalova, 1993c).

Позднее вспышки фитопланктона, достигающие силы "цветения" и КП, неоднократно отмечались в прибрежных водах дальневосточных морей и в прилегающих акваториях. Они были зафиксированы в период многолетних круглогодичных исследований фитопланктона, проводимых нами с 1969 г. в западной части Японского моря и при кратковременных планктонных съемках (1983-1987 гг.) в прибрежье Охотского и Берингова морей, а также у тихоокеанского побережья Камчатки (Konovalova, 1989).

Начиная со второй половины 80-х годов "цветение" воды в обширном регионе дальневосточных морей России приобретает не только новый количественный, но и качественный характер. Оно становится более интенсивным и устойчивым, появляются КП, вызванные не только редкими, но и новыми для дальневосточных морей видами (Konovalova, 1993a). Увеличивается число токсичных видов динофлагеллят, часть из которых становится массовыми и вызывает вредоносные КП. Обширные КП, вызванные *A. tamarense*, начиная с середины или конца июля 1986, 1988 и 1990 гг., охватывали все северо-западное побережье Берингова моря, включая северо-восточную часть Камчатки, особенно интенсивные у пос. Алука Олюторского залива и далее на север в бухтах Амаян, Глубокая, Наталии, Петра, Павла, в эстуариях рек, впадающих в бухты Анастасия, Дежнева и др. (Коновалова, 1989; Konovalova, 1993c; В.В. Ошурков, С.А. Ростомов, личн. сообщ.) (рис. 5). "Цветение" длилось иногда до августа или сентября.

Планктонный мониторинг в Авачинской губе с 1987 по 1990 гг., а также отдельные наблюдения в Авачинском и Кроноцком заливах показали неутешительную картину. КП, вызванные *M. rubrum*, случавшиеся ранее в Авачинской губе изредка, теперь обнаруживаются практически круглый год с небольшим промежутком в начале лета. Здесь найдено 11 видов токсичных и потенциально токсичных динофлагеллят, четыре из которых вызывают КП у восточных берегов Камчатки, остальные присутствуют в качестве токсичного компонента при "цветении" нетоксичных видов. Среди них несколько новых для данного региона видов (*Gyrodinium aureolum*, *Gymnodinium veneficum* и др.), образующих ядовитые КП во многих районах Мирового океана (Konovalova, 1993a). Впервые отмечено доминирование потенциально токсичной динофлагелляты *Dinophysis acuminata* в весенне-летне-осенних вспышках развития фитопланктона Авачинской губы.

В загрязняемых эвтрофных и гиперэвтрофных заливах и бухтах зал. Петра Великого, также как и в Авачинской губе, стали отмечаться КП с участием ранее неизвестных для дальневосточных морей рафидофитовых водорослей (*Chattonella* sp., *Heterosigma akashiwo*) и токсичных динофлагеллят (*Gymnodinium mikimotoi* и *G. breve*) (Симакова и др., 1990), на протяжении двух десятилетий являющихся бичом хозяйства марикультуры в Японии. В 1987, 1989, 1990 гг. в Амурском заливе у о. Попова в сентябре и октябре наблюдалось "цветение"

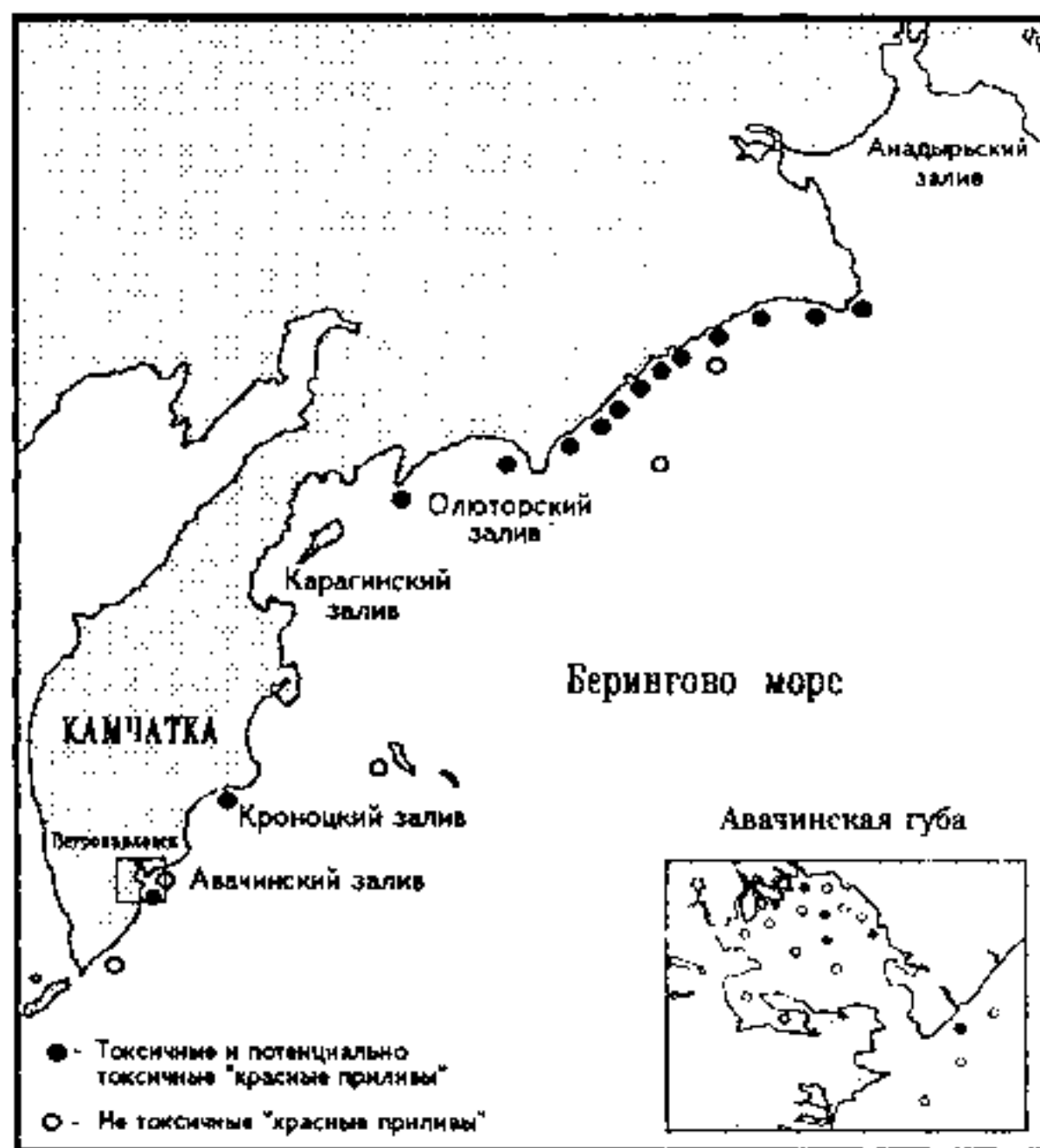


Рис. 5. Распространение «красных приливов» у берегов восточной Камчатки.

G. mikimotoi (М.С. Селина, личн. сообщ.).

"Цветение" потенциально токсичной динофлагелляты *Prorocentrum minimum* дважды зарегистрировано в Амурском заливе Японского моря летом 1991, 1992 гг., с максимальной плотностью популяции около 8 млн кл./л в августе (Копова et al., 1995). Отмечена общая тенденция к росту числа случаев КП и разнообразия вызывающих "цветение" видов водорослей, а также к расширению акваторий, охваченных КП, и устойчивости последних.

Подавляющее большинство вызывающих КП видов относится к высокоустойчивым эврибионтам, обладающим способностью к образованию покоящихся спор.

Известно, что частота и интенсивность КП прямо связаны с антропогенным воздействием на неритическую зону морей. В противоположность естественному эвтрофированию, гиперэвтрофирование - избыточное обогащение водоемов органическими и минеральными веществами - ведет к необратимому нарушению биологического равновесия. КП как разновидность сильного "цветения" воды представляет один из достоверных показателей такого нарушения. Примером сказанному могут служить Амурский залив и Авачинская губа, в течение более чем одного - двух столетий принимающие неочищенные промышленные и бытовые сточные воды городов Владивосток и Петропавловск-Камчатский, а также смывы удобрений с полей и т.д.

В заключение описываются возможные причины обилия «красных приливов» у восточных берегов Камчатки.

ГЛАВА 7. КЛАССИФИКАЦИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР DINOPHYTA ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ВОД

7.1. СИСТЕМА, ПРИНЯТАЯ В РАБОТЕ, ЕЕ ОЦЕНКА И НЕКОТОРЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

Из новейших ботанических классификаций современных Dinophyta (Dinophyceae) (Dodge, 1985a; Sournia, 1986, Taylor, 1987c и др.) в настоящей работе использована система морских свободноживущих динофлагеллят А. Sournia (1986), дополненная и модернизированная М. Chretiennot-Dinet с соавторами (1993), а также несколько преобразованная нами (Коновалова, 1998). Предлагается ее усовершенствованный вариант.

Отдел Dinophyta Jeffrey, 1971

Класс Dinophyceae West & Fritch, 1927

Порядок Protaspidales Loeblich, 1970

Семейство Entomosigmataceae Chatton, 1952

Род Entomosigma Schiller, 1925

Порядок Oxyrrhinales Sournia, 1984

Семейство Oxyrrhinaceae Dujardin, 1841

Род Oxyrrhis Dujardin, 1841

Порядок Prorocentrales Lemmermann, 1910

Семейство Prorocentraceae Stein, 1883

Род Prorocentrum (Ehrenberg, 1834), Mesoporus (Lillick, 1937)

Порядок Dinophysales Lindemann, 1928**Семейство Dinophysaceae Stein, 1883**

Род *Dinophysis* (Ehrenberg, 1839). *Heteroschisma* (Kofoid et Skogsberg, 1928), *Amphisolenia* (Stein, 1883), *Omithocercus* (Stein, 1883), *Histioneis* (Stein, 1883)

Порядок Actiniscales Sournia, 1984**Семейство Actiniscaceae Kützing, 1884**

Род *Actiniscus* (Ehrenberg, 1843), *Achradina* (Lohmann, 1920), *Amphitholus* (Schütt, 1895), *Dicroerisma* (Taylor et Cattell, 1969)

Порядок Pyrocystales Apstein, 1909**Семейство Pyrocystaceae (Schütt) Lemmermann, 1899**

Род *Pyrocystis* (Murray ex Haeckel, 1890), *Dissodinium* Klebs in: Pascher, 1916

Порядок Noctilucales Haeckel, 1894**Семейство Noctilucaeae Kent, 1881**

Род *Noctiluca* Suriray in: Lamarck, 1816

Семейство Protodiniferaceae Kofoid et Swezy, 1921 (incertae sedis)

Род *Pronoctiluca* Fabre-Domergue, 1889

Порядок Gymnodiniales Lemmermann, 1910**Семейство Gymnodiniaceae Lankester, 1885**

Род *Gymnodinium* Stein, 1878, *Gyrodinium* Kofoid et Swezy, 1921, *Pseliodinium* (?) Sournia, 1972, *Amphidinium* Claparede et Lachmann, 1859, *Cochlodinium* Schütt, 1896, *Katodinium* Fott, 1957, *Torodinium* Kofoid et Swezy, 1921

Семейство Polykrikaceae Kofoid et Swezy, 1921

Род *Polykrikos* Butschly, 1873

Семейство Ptychodiscaceae Lemmermann, 1899

Род *Ptychodiscus* Stein, 1883

Семейство Warnowiaceae Lindemann, 1928

Род *Warnowia* Lindemann, 1928, *Nematodinium* Kofoid et Swezy, 1921

Семейство Woloszynskiaceae Bourrelly ex Starmuch, 1974

Род *Woloszynskia* Thompson, 1951

Порядок Peridinales Haeckel, 1894

Семейство Crypthecodiniaceae Biecheler, 1952

Род Hemidinium Stein, 1878

Семейство Ceratiaceae Kofoed, 1907

Род Ceratium Schrank, 1793

Семейство Podolampadaceae Lindemann, 1928

Род Podolampas Stein, 1883, Blepharocysta Ehrenberg, 1873

Семейство Oxytoxaceae Lindemann, 1928

Род Oxytoxum Stein, 1883, Centrodinium Kofoed, 1907, Amphidiniopsis Woloszyńska, 1928, Thecadinium Kofoed et Skogsberg, 1928

Семейство Ceratocorythaceae Lindemann, 1928

Род Ceratocorys Stein, 1883

Семейство Goniodomaaceae Lindemann, 1928

Род Goniodoma Stein, 1883

Семейство Gonyaulacaceae Lindemann, 1928

Род Alexandrium Halim, 1960, Gonyaulax Diesing, 1866, Amylax Meunier, 1910, Lingulodinium (Wail) emend. Dodge, 1989, Protoceratium Bergh, 1881, Peridiniella Kofoed et Michener, 1911

Семейство Peridiniaceae Ehrenberg, 1828

Род Protoperidinium Bergh, 1881, Peridinium Ehrenberg, 1832, Diplopsalis Bergh, 1881, Diplopeltopsis Pavillard, 1913, Diplopelta Stein ex Jörgensen, 1912, Oblea Balech, 1964, Diplopsalopsis Meunier, 1910, Scrippsiella Balech, 1959, Heterocapsa Stein, 1883, Ensiculifera Balech, 1967, Kryptoperidinium Lindemann, 1924

Peridinales "incertae sedis"

Род "Glenodinium" (?) Ehrenberg, 1837

7.2. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ ОТ КЛАССА ДО ФОРМЫ

В данном разделе, самом обширном, приводится описание таксономических единиц от класса до формы. Характеристика рода (реже семейства), как правило, сопровождается рисунком (или схемой) типового или близкого к нему вида. Для панцирных видов дается формула теки (главного признака при определении рода) и полное ее описание, включающее зоны пояса и борозды. Диагнозы 377 видов, подвидов, разновидностей и форм снабжены полными номенклатурными характеристиками, рисунками (Приложение 1) и (или)

фотографиями (Приложение 2), даны экологическая и зонально-географическая характеристики этих таксонов и сведения о расселении видов в Мировом океане и дальневосточных морях. Для облегчения идентификации видов, последние в большинстве случаев объединены в группы, подгруппы или секции, снабженные ключевыми характеристиками.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

1. В итоге проведенных исследований и ревизия флоры динофитовых водорослей дальневосточных морей: Японского, Охотского и Берингова с прилегающими водами Тихого океана обнаружено 332 вида, 4 подвида, 27 разновидностей, и 14 форм, входящих в состав 58 родов, 22 семейств, 9 порядков и 1 класса. Описана новая для науки разновидность, для 1 вида и 2 форм предложены новые номенклатурные комбинации. Обнаружены 2 новых для дальневосточных морей порядка, 3 семейства, 10 родов, один подрод и 63 вида, из которых 34 - новые для морей России.

2. На основании таксономического анализа флоры Dinophyta установлено, что класс Dinophyceae содержит 377 видов и внутривидовых таксонов из 58 родов, 22 семейств и 9 порядков. Наиболее полно представлен порядок Peridiniales. В него входит 9 семейств (29 родов), из которых самые крупные - Peridinaceae (13 родов), Gonyaulacaceae (6) и Охутохассеae (4) - содержат более половины (58,4%) видов данной акватории. Далее следует порядок Gymnodiniales с 5 семействами (12 родов), из которых наиболее представительно Gymnodiniaceae с 7 родами, крупнейший из них Gymnodinium - 22 вида. Dinophysales стоит на третьем месте, его единственное семейство Dinophysaceae состоит из 5 родов, наиболее крупный из которых Dinophysis содержит 31 вид. Доминирующие роды Protoperidinium (68 видов), Ceratium (55), Dinophysis (31) и Gymnodinium (22) составляют около 53% общего числа видов перидиней исследуемой акватории.

3. Изучение флористического разнообразия динофитовых водорослей дальневосточных морей, основанное на частоте распределения числа видов в родах, показало преобладание монотипических родов (53,4%) и позволило подтвердить вывод (Sougnia et al. 1991) о возможности распространения закона Виллиса на морскую планктонную флору. Преобладание монотипических родов (31), семейств (12) и порядков (6) наряду с низкими показателями отношений среднего числа видов в родах и семействах, а также родов в семействах свидетельствует о высокой степени таксономического разнообразия флоры динофлагеллят дальневосточных морей.

4. При сравнении флоры динофлагеллят дальневосточных морей между собой Японское море, как лучше изученное и более южное, оказалось наиболее богатым (309 видов

и 36 внутривидовых таксонов). Флора Берингова (123 и 12) и Охотского (114 и 24) морей с прилегающими акваториями существенно беднее, частично по причине меньшей изученности этой группы планктонных водорослей. Последнее касается в особенности Охотского моря, где очень слабо исследовались беспанцирные виды перидиней. На более низкое число видов динофлагеллят Берингова моря, по-видимому, в большей степени влияет его северное расположение, ибо здесь практически отсутствуют представители тропических и субтропических родов: *Pyrophacus*, *Podolampas*, *Ornithocercus*, *Histioneis* и другие. Анализ имеющихся видовых списков *Dinophyta* морей России последних лет показал, что число видов динофлагеллят этих морей составляет от 37% (Балтийское море) до 61% (6 арктических морей вместе с центральной Арктикой) и 62% (Черное море) такового Японского моря и 34,57 и 58% соответственно числу видов всех дальневосточных морей. Флора динофитовых исследуемой акватории объединяет более половины видов Тихого океана и около четверти таковых Мирового океана, свидетельствуя, вместе с вышеизложенным, о богатстве и многообразии флоры динофлагеллят дальневосточных морей и отражая представление о том, что богатство этих морей связано с разнообразием физико-географических условий этой обширной акватории, объединяющей несколько зонально-географических областей от северных до южных, включая зону смешения флор.

5. Рассмотрение экологической структуры флоры динофитовых водорослей, приведенной по двум параметрам - типам биотопов и отношению к солености, показало следующее. По первому показателю преобладают океанические виды - 42,3%, в основном, за счет представителей *Ceratium* и частично *Oxytoxum*, типичных пелагических родов. Меритические виды, в разной степени связанные с бенталью на стадии спороношения, стоят на втором месте - 30,6%. Сюда относятся многие виды *Protoperidinium*, *Gonyaulax*, *Alexandrium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Amphidinium* и некоторые виды рода *Dinophysis*. Среди панталассных видов (18,2%) преобладают *Protoperidinium*. Бентические виды (псаммофилы) составляют только около 0,7%. Судя по второму параметру, в дальневосточных морях господствуют морские виды динофлагеллят - 91,8%, солоноватоводные и пресноводные виды (8,2%) эпизодически встречаются в прибрежной зоне, подверженной опреснению. Итак, оба экологических параметра характеризуют флору динофитовых водорослей исследуемой акватории в целом как морскую пелагическую, т.е. типично планктонную.

6. При рассмотрении морфологии, питания и размножения динофлагеллят общеизвестные характеристики были существенно дополнены современными сведениями на основании литературных и собственных данных. При обсуждении сведений по строению

клеточного покрова (оболочки) динофитовых были уточнены и разделены понятия "тека" и "амфиесма", которые нередко употребляются как идентичные. Универсальная система Кофонда, используемая в настоящее время при идентификации панцирных Dinophyta в новом преобразованном виде, детально рассмотрена на примере рода *Alexandrium*. Модифицировано обозначение бороздковых пластинок брюшного поля, упрощающее определение видов этого важного в практическом отношении рода, внесены некоторые номенклатурные преобразования.

7. Критический анализ собственных и литературных данных, касающихся значения динофлагеллят в качестве одной из двух (наряду с диатомеями) наиболее многочисленных групп планктонных водорослей, показал, что их роль в структурно-функциональной организации планктонных сообществ, по-видимому, более сложна и в значительной степени недооценена в связи с трудностями методического порядка. Традиционные исследования фитопланктона, основанные на обработке фиксированного материала, как правило, приводят к снижению качественных и количественных показателей динофитовых водорослей даже в теплое время года, когда их преобладание наиболее заметно. Это касается, в особенности, прибрежных вод, где обыкновенно, с одной стороны, высок процент беспанцирных видов перидиней, с другой, — бентических (случайно-планктонных) диатомей. Исследования, проведенные с соблюдением правил методических особенностей изучения жгутиковых водорослей, показывают, что число видов динофлагеллят превышает или соизмеримо с таковым диатомей даже в прибрежной зоне морей. Однако, возможности динофитовых в создании первичной продукции обычно менее существенны, чем у диатомей — в целом автотрофных организмов. Роль динофлагеллят в продукционно-трофических процессах необходимо рассматривать отдельно в каждом конкретном случае, учитывая их возможности выступать как в качестве первичнопродуцентов, так и в качестве первичных консументов, в зависимости от господства автотрофных или гетеротрофных видов в составе сообщества. Экстраполяция данных здесь особенно рискованна, так как может привести к сильному искажению конечных результатов.

8. Наши исследования в дальневосточном регионе подтвердили возможность использования тропических океанических видов рода *Ceratium* в качестве надежных показателей интенсивности и мест распространения теплых вод Куросио и его ветвей в пределах Японского и Охотского морей, а также в прилегающих акваториях Тихого океана. Установлено, что доминирующие виды динофлагеллят и ряд видов из родов *Alexandrium*, *Gymnodinium*, *Dinophysis*, *Prorocentrum* и *Noctiluca* могут служить хорошими индикаторами эвтрофикации вод, уровня их антропогенного загрязнения и санитарного состояния, а также

достоверными показателями степени опасности незакономерных "красных цветений" воды, которые эпизодически появляются у берегов Приморья и Камчатки, свидетельствуя о нарушениях в функционировании прибрежных экосистем.

9. "Красные приливы" — показатели сильного "цветения" воды, вызываемого в основном динофитовыми водорослями, в последние десятилетия приобретают характер глобальной эпидемии, которая представляет серьезную экологическую проблему, затронувшую в значительной степени и дальневосточные моря. Многолетнее изучение случаев возникновения "красных приливов" в прибрежной зоне дальневосточных морей позволило установить около 20 видов динофлагеллят, вызывающих "цветение" воды и/или способных продуцировать токсины, и привело к заключению, что рост числа видов (в том числе токсичных) и случаев, порождаемых ими "цветений" воды — следствие растущей антропогенной деградации окружающей среды.

10. На основании детального исследования морфологии видов, вызывающих "цветение" воды в дальневосточных морях, а также изучения экологии и распространения наиболее опасных видов динофлагеллят из родов *Alexandrium*, *Dinophysis*, *Prorocentrum*, *Gymnodinium* и *Gyrodinium*, стало возможным установление возбудителей, степени угрозы и вероятных последствий практически любого "цветения" воды на данной акватории.

ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Сезонная характеристика фитопланктона в Амурском заливе Японского моря // Океанология. 1977. Т. 12, Вып. 1. С. 123-128.
2. Коновалова Г.В. Видовой состав и численность фитопланктона залива Посьета (Японское море) // Исслед. Пелагических и донных организмов дальневосточных морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1979а. С. 5-16.
3. Коновалова Г.В. Суточная динамика фитопланктона в заливе Посьета (Японское море) // Биол. моря. 1979б. № 2. С. 76-79.
4. Коновалова Г.В. Горизонтальное и вертикальное распределение фитопланктона в Амурском заливе // Прибрежный планктон и бентос северной части Японского моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1980. С. 3-5.
5. Жирмунский А.В., Коновалова Г.В. "Красные приливы" в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 1982. № 5. С. 3-6.
6. Коновалова Г.В. Новые для Японского моря виды пиропитовых водорослей // Новости системат. низших раст. 1982. Т. 19. С. 9-13.

7. Коновалова Г.В., Тяпкин В.С. Биомасса фитопланктона в заливе Посыета Японского моря // Биол. моря. 1982. № 2. С. 12-19.
8. Паутова Л.А., Г.В. Коновалова. Летне-осенний фитопланктон пролива Старка Японского моря // Биол. моря. 1982. № 5. С. 20-28.
9. Пропп Л.Н., Кузнецов Л.Л., Коновалова Г.В., Добряков Ю.И. Гидрохимические, гидробиологические и физиологические исследования "красного прилива" в заливе Петра Великого // Биол. моря. 1982. № 5. С. 9-14.
10. Коновалова Г.В. Видовой состав фитопланктона залива Восток // Гидробиол. исслед. заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1984б. С. 93-98.
11. Коновалова Г.В. Структура планктонного фитоцелоза залива Восток Японского моря // Биол. моря. 1984а. № 1. С. 13-23.
12. Коновалова Г.В., Паутова Л.А. Новые и редкие для Японского моря виды пиропитовых водорослей // Новости системат. низших раст. 1986. Т. 23. С. 42-45.
13. Kononova G.V. Phytoplankton blooms and red tides in the far east coast waters of the USSR // Red Tides. Proc. 1st. Int. Symp. Red Tides, Takamatsu. Nov. 1987, New York e.a., 1989. P. 97-100.
14. Коновалова Г.В. Организмы вызывающие "цветение" фитопланктона и "красные приливы" в прибрежных водах дальневосточных морей и сопредельных акваториях // Тез. Докл. 3-й Всесоюзной конф. По морской биологии. Севастополь. 1988. Ч. 2. С. 20.
15. Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю. Структура фитопланктона мелководий северо-западной части Японского моря // Биол. моря. 1988. № 5. С. 10-20.
16. Коновалова Г.В. "Красные приливы" - показатель эвтрофикации прибрежных вод восточной Камчатки: настоящее и будущее // Рациональное использование ресурсов Камчатки, прилегающих морей и развитие производительных сил до 2010 года. Материалы регион. науч.-практич. конф. Петропавловск-Камчатский. 1989а. Т. 1. 5-16. С. 49-51.
17. Коновалова Г.В. Морфология трех видов *Alexandrium* (Dinophyta) из прибрежных вод восточной Камчатки // Ботан. журн. 1989б. № 74. С. 1401-1409.
18. Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю., Паутова Л.А. Атлас фитопланктона Японского моря // Л.: Наука, 1989. 185 с.
19. Коновалова Г.В. Морфология *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyta) из прибрежных вод восточной Камчатки // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 1. С. 79-82.

20. Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю. Список видов фитопланктона бухты Мелководная (Японское море) // Экосист. исслед. прибрежн. сообщ. зал. Петра Великого. Владивосток. ДВО АН СССР, 1991. С. 146-152.
21. Коновалова Г.В. "Красные приливы" в морях (некоторые итоги изучения) // Альгология. 1992а. Т. 2, № 3. С. 18-25.
22. Коновалова Г.В. "Красные приливы" в дальневосточных морях России и прилегающих акваториях Тихого океана (обзор) // Альгология. 1992б. Т. 2, № 4. С. 87-93.
23. Konovalova G.V. Toxic and potentially toxic Dinoflagellates from the Far East coastal waters of Russia // Toxic phytoplankton blooms in the sea. Amsterdam: Elsevier, 1993а. P. 275-279.
24. Konovalova G.V. Toxic and potentially toxic Alexandrium Halim species (Dinophyta) from the coastal waters of eastern Kamchatka // (Algologia) Альгология. 1993б. V. 3, N 3. P. 49-52.
25. Konovalova G.V. Harmful algae news // Suppl. IMS Newsletter IOC. UNESCO. 1993с. N 4. P. 2.
26. Селина М.С., Коновалова Г.В. Новые и редкие виды Dinophyta из Японского моря // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 6. С. 117-121.
27. Коновалова Г.В. Виды динофитовых водорослей новые для Авачинской губы (Камчатка) // Ботан. журн. 1994а. Т. 79, № 5. С. 129-133.
28. Коновалова Г.В. Новая разновидность Gymnodinium japonica (Dinophyta) из Авачинской губы (тихоокеанское побережье Камчатки) // Ботан. журн. 1994б. Т. 79, № 7. С. 99-100.
29. Konovalova G.V. The dominant and potentially dangerous species of phytoflagellates in the coastal waters of east Kamchatka // Harmful marine algal blooms Paris Lavoisier, 1995. P. 169-174.
30. Konovalova G.V., T.Y. Orlova, M.S. Selina, I.V. Stonik, N.K. Simakova. Events of "blooms" of dangerous phytoplankton species in coastal waters of the Far-Eastern Seas in Russia // Abstracts VII Intern. Conf. On Toxic Phytoplankton, July 12-16, 1995. Sendai, Japan. P. 31.
31. Коновалова Г.В. "Красные приливы" у восточной Камчатки (Атлас-справочник). П.-Камчатский: Изд-во "Камшат", 1995. 56 с.
32. Селина М.С., Коновалова Г.В. Морфология Alexandrium insuetum (Dinophyta) из залива Петра Великого (Японское море) // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 12. С. 86-90.
33. Симакова Н.К., Коновалова Г.В. Новые и редкие виды из Dinophyta Авачинского залива (Камчатка) // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 5. С. 94-97.
34. Karpov G.A., E.G. Lupikina, G.V. Konovalova. Some aspect of ecological condition of the nearshore waters of eastern Kamchatka (Russia) // Abstracts Posters "With rivers to the Sea".

- Joint Conf. 7th Stockholm Waters Sympos. and 3rd Intern. Conf. on the Envir. Manag. of enclos. Coast. Seas (EMECS). August 10-15 1997. Stockholm, Sweden. P. 111-112.
35. Konovalova G.V. Phytoplankton as an indicator of pollution in the Avachinskaya inlet (Kamchatka) // Abstracts PAKON'97. August 6-8. The Chinese University of Hong Kong. 1997. P. 113.
36. Коновалова Г.В. Динофлагелляты (Dinophyta) дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана // Владивосток: "Дальнаука". 1998. 300 с.
37. Коновалова Г.В. "Красные приливы" и "цветение" воды в дальневосточных морях России и прилегающих акваториях Тихого океана // Биол. моря. 1999а. Т. 25, № 4. С. 263-273.
38. Коновалова Г.В. Дополнение к флоре жгутиковых водорослей планктона Кроноцкого залива (Камчатка) // Ботан. журн. 1999б. Т. 84, № 6. С. 136-140.