

УДК 582.272.462 (265.5)

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

**ВНУТРИВИДОВЫЕ ФОРМЫ *ALARIA ESCULENTA* (LAMINARIALES, OCHROPHYTA)
ВО ФЛОРЕ МОРСКИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ:
ПЕРВАЯ РЕВИЗИЯ**

До последнего времени на основании ревизии дальневосточных ламинариевых водорослей Ю.Е. Петрова считалось, что у побережья восточной Камчатки встречаются *Alaria angusta* и *A. marginata*. Несмотря на очевидные морфологические различия между ними, результаты выполненного нами молекулярно-филогенетического анализа по трем локусам ДНК – из хлоропластов (Rubisco), ядра (rDNA) и митохондрий (цитохромоксидаза субъединица 1, COI), показали, что генетическое сходство между ними достигает 99,8–100% и что в генетическом отношении они идентичны *A. esculenta*. Полученные нами новые сиквенсы камчатских аларий зарегистрированы в базе данных NCBI с присвоением следующих порядковых номеров: MG993131–MG993134, MG993136–MG993137. *A. esculenta* у побережья восточной Камчатки впервые была указана А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом в 1840 г. Они описали для нее три «разности»: α *angustifolia*, β *latifolia* и γ *pinnatifida*. Сравнительный анализ их описаний и изучение морфологии хранящихся в гербарии БИН РАН образцов, отнесенных упомянутыми авторами к этим «разностям», показал следующее: *A. angusta* и *A. marginata* в альгофлоре восточной Камчатки указывались ошибочно. На самом деле здесь распространен широкоареальный полиморфный вид *A. esculenta*. Она образует здесь две устойчивые формы. На этом основании нами предложены новые номенклатурные комбинации, которые переводят «разности» α *angustifolia* и β *latifolia* в ранг форм вида. Они соответствуют приведенным Ю.Е. Петровым описаниям видов *A. angusta* и *A. marginata*. Третья «разность» *A. esculenta* γ *pinnatifida* признана *nomen illegitimum* и отнесена к синонимам *A. esculenta*.

Ключевые слова: Alariaceae, *Alaria esculenta* f. *angustifolia*, *A. esculenta* f. *latifolia*, *A. esculenta* f. *pinnatifida*, типовой образец, типовое местообитание, Авачинская губа, Камчатка, Северная Пацифика.

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

**INFRASPECIES FORMS OF *ALARIA ESCULENTA* (LAMINARIALES, OCHROPHYTA)
IN THE MARINE FLORA OF EASTERN KAMCHATKA: FIRST REVISION**

Until recently, it was believed that *Alaria angusta* and *A. marginata* are distributed on the coast of eastern Kamchatka based on the revision of the Far Eastern laminariacean algae by Yu.E. Petrov. Despite obvious morphological differences between these species from Kamchatka, our molecular-phylogenetic analysis based on the chloroplast Rubisco, nuclear rDNA and mitochondrial cytochrome oxidase subunit 1 (COI) genes showed 99,8–100% identity between them; also, they are genetically identical to *A. esculenta*. Our new sequences of *Alaria* from Kamchatka were registered in the NCBI under the following accession numbers: MG993131–MG993134, MG993136–MG993137. Species *A. esculenta* was first recorded from the eastern Kamchatka in 1840 by A. Postels and F.I. Ruprecht, who described its three «differences»: α *angustifolia*, β *latifolia* and γ *pinnatifida*. We performed comparative analysis of their descriptions and studied morphology of specimens collected during expedition held by M.N. Stanyukovich and F.P. Litke, which are currently stored in the herbarium of Komarov's Botanical Institute (LE). From our observations, we concluded the following: *A. angusta* and *A. marginata* were erroneously reported for the algal flora of eastern Kamchatka. In fact, these misidentified taxa belong to a widespread polymorphic species *A. esculenta*, which is represented by two stable forms on the coast of eastern Kamchatka. Thus, we proposed new nomenclatural combinations to raise the «differences» α *angustifolia* and β *latifolia* to the rank of species forms. They correspond to the descriptions of *A. angusta* and *A. marginata*, respectively, provided by Yu.E. Petrov. The third «difference» *A. esculenta* γ *pinnatifida* was recognized as *nomen illegitimum* and synonymised with *A. esculenta*.

Key words: Alariaceae, *Alaria esculenta* f. *angustifolia*, *A. esculenta* f. *latifolia*, *A. esculenta* f. *pinnatifida*, type specimen, type locality, Avacha Bay, Kamchatka, Northern Pacific area.

DOI: 10.17217/2079-0333-2018-43-74-86

Введение

Alaria esculenta (Linnaeus) Greville является типовым видом рода *Alaria* Greville, 1830, выделенным еще в 1767 г. К. Линнеем как *Fucus esculentus* Linnaeus [1–2]. Представители этого рода широко распространены в северных районах Атлантического и Тихого океанов, а также в Арктике [3–4]. Однако указание *A. esculenta* во флоре морских водорослей Российского Дальнего Востока считается спорным, и единого мнения об объеме этого вида среди альгологов нет. Монографы рода *Alaria*, японский альголог К. Йендо (K. Yendo) и отечественный альголог Ю.Е. Петров, считали, что ареал распространения *A. esculenta* ограничен исключительно Северной Атлантикой [5–6]. В противоположность им канадский альголог Т.Б. Виддоусон, проводя ревизию рода *Alaria* в 60–70-х гг. прошлого века, определил некоторые гербарные образцы собранных аларий в дальневосточных морях как *A. esculenta* [3]. В современных флористических списках российских и японских альгологов данный вид в Западной Пацифике до сих пор не указывался [7–11].

В настоящее время для *A. esculenta* известно 28 гетеротипных синонимов [4]. Среди них указывается вид *A. macroptera* (Ruprecht) Yendo, впервые описанный из Охотского моря и позднее указанный для флоры восточной Камчатки, Курильских островов и Хоккайдо. В разное время для *A. esculenta* было описано 13 внутривидовых таксонов, из которых три формы – *f. angustifolia*, *f. latifolia*, *f. pinnatifida*, – из Авачинской губы. Из них первая и последняя формы в международной базе данных AlgaeBase показаны как валидные, а форма *f. latifolia* без каких-либо пояснений как невалидная [4]. Несмотря на это, сама *A. esculenta* в дальневосточной морской альгофлоре не указывается.

Исследования по скрещиванию атлантической *A. esculenta* с алариевыми водорослями о. Хоккайдо показали, что их гибриды развиваются в обычные спорофиты со спорофиллами [12]. Скрещивание же женских гаметофитов *A. esculenta* из Атлантики с мужскими гаметофитами аларий из Ванкувера (Канада) приводит к образованию недифференцированных в морфологическом отношении проростков без органов прикрепления. Кроме того, молекулярно-филогенетические исследования, проведенные канадскими альгологами К. Лэйном и др. [13], показали, что известные ранее алариевые водоросли северо-тихоокеанского побережья Америки – *A. marginata* Postels et Ruprecht, *A. nana* Schrader, *A. taeniata* Kjellman и *A. tenuifolia* Setchell – на самом деле являются одним полиморфным видом. На этом основании, исходя из правил приоритета, они были сведены в синонимы к *A. marginata*. В 2017 г. мы опубликовали предварительные данные, свидетельствующие о высокой степени генетического сходства алариевых водорослей Авачинской губы – *A. angusta* Kjellman и *A. marginata* – между собой и с атлантическими представителями *A. esculenta* [14–15].

Целью настоящей статьи является ревизия рода *Alaria* восточной Камчатки. В ней впервые представляется информация о типовых образцах малоизвестных форм *A. esculenta* из Авачинской губы – *f. angustifolia*, *f. latifolia* и *f. pinnatifida* – и дается краткий обзор флористических исследований рода *Alaria* у берегов восточной Камчатки с момента его первого здесь указания в 1768 г. до наших дней.

История флористических исследований рода *Alaria* Greville у берегов восточной Камчатки

История изучения алариевых водорослей дальневосточных морей берет начало с эпохи освоения прибрежных восточных окраин Российской империи во время Второй Камчатской экспедиции В. Беринга (1740–1741 гг.). Первое упоминание об их нахождении у берегов Камчатки встречается в работе С.Г. Гмелина [16]. В ней по материалам, собранным Г.В. Стеллером в ходе упомянутой выше экспедиции, наряду с другими ламинариевыми он описал *Fucus fimbriatus* Gmelin и *Fucus polyphyllus* Gmelin. Позднее А. Постельс и Ф.И. Рупрехт [17] отнесли их к синонимам *Alaria esculenta* (Linnaeus) Greville в качестве ее форм *f. latifolia* Postels et Ruprecht и *f. pinnatifida* Postels et Ruprecht. Активное изучение морской флоры Мирового океана, начатое в конце XVIII в. и сопровождавшееся описанием новых родов и видов ламинариевых, привело к тому, что алариевые водоросли в публикациях XVIII–XIX вв. упоминались под разными родовыми названиями – *Fucus* Linnaeus [1], *Ceramium* Gaertner ex Stackhouse [18], *Laminaria* J.V. Lamouroux [19], *Agarum* Bory [20], *Orgyia* Stackhouse [21], *Musaefolia* Stackhouse [22], *Podopteris* de la Pylaie [23] и *Phasganon* Ruprecht [24]. Принятое в настоящее время приоритетное родовое название *Alaria* было введено английским ботаником Р.К. Гревиллем только в 1830 г. [25].

При этом оба вида аларий, описанных С.Г. Гмелиным по образцам, собранным Г.В. Стеллером, относят к *A. esculenta*, несмотря на то, что они утеряны.

Спустя почти 90 лет, в начале XIX в. участниками кругосветной экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича (1826–1829 гг.) были собраны образцы аларий в Авачинской губе. В этой экспедиции участвовали два шлюпа – «Сенявин» и «Моллер». На первом под командованием Ф.П. Литке находились натуралисты К.Х. Мертенс (ботаник), А. Постельс (геолог) и Ф.К. Китлиц (орнитолог). Во главе шлюпа «Моллер» был М.Н. Станюкович, и единственным естествоиспытателем на нем был Г. Кастальский [26]. Участники экспедиции собрали обширный альгофлористический материал в северной части Тихого океана, при этом основными районами его сбора были о-ва Баранова и Уналашка на Аляске и, главным образом, Авачинская губа у восточной Камчатки [17]. Документально известно, что в течение 1827–1828 гг. каждое судно экспедиции Ф.П. Литке побывало здесь трижды.

В настоящее время водоросли, собранные в кругосветной экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича, хранятся в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова (код коллекции: LE) и Уппсальском университете (код коллекции: UPS). Гербарные образцы представителей рода *Alaria* из этой коллекции являются, вероятно, самыми ранними из сохранившихся к настоящему времени сборов у берегов Камчатки. В результате научной обработки материалов, собранных участниками указанной выше экспедиции, А. Постельс и Ф.И. Рупрехт [17] опубликовали цветной иллюстрированный атлас морских растений северной части Тихого океана. В нем они указали три вида рода *Alaria sensu lato*: *A. fistulosa* Postels et Ruprecht (алария дудчатая), *A. esculenta* (алария съедобная) и *A. marginata* (алария отороченная). Кроме того, А. Постельс и Ф.И. Рупрехт [17] выделили для Тихоокеанского региона три «разности» *A. esculenta*: α *angustifolia* (узколистная), β *latifolia* (широколистная) и γ *pinnatifida* (перистораздельная).

В 40-х гг. XIX в. по специальному заданию Академии наук изучением флоры и фауны северной части Тихого океана, Аляски и западного побережья Северной Америки занимался И.Г. Вознесенский. В настоящее время собранные им образцы ламинариевых водорослей хранятся в гербарных коллекциях БИНа (LE), Тринити-Колледжа Дублина (TCD), Шведского музея естественной истории (S) и Британского музея естествознания (BM). Ф.И. Рупрехт проанализировал гербарные коллекции водорослей-макрофитов, собранные в Северной Пацифике в первой половине XIX в. И.Г. Вознесенским, повторно изучил сборы К.Г. Мертенса и Г. Кастальского [24] и вновь указал для флоры западной и восточной Камчатки *A. esculenta*, но без «разностей» (в современном понимании форм вида). Остальной гербарный материал, идентифицированный Ф.И. Рупрехтом как *A. fistulosa* и *A. marginata*, был собран И.Г. Вознесенским у берегов Алеутских островов и Калифорнии.

Следующая значимая в альгофлористическом отношении экспедиция в северной части Тихого океана была предпринята шведским исследователем Арктики, геологом и географом А.Э. Норденшельдом в 1878–1880 гг. на пароходе «Вега». В этой арктической экспедиции принял участие профессор ботаники Уппсальского университета Ф.Р. Чельман. Он собрал обширный водорослевый материал у берегов Аляски (порт Кларенс), о-вов Св. Лаврентия, Беринга и Хоккайдо [27]. После завершения экспедиции он обработал собранную им коллекцию водорослей и описал девять новых для науки видов рода *Alaria*. Некоторые из них к настоящему времени утратили самостоятельный таксономический статус и сведены в синонимы *A. esculenta* и *A. marginata* [4, 13]. В прикамчатских водах у о. Беринга (Командорские острова) он выделил и описал пять видов аларий: *A. angusta*, *A. lanceolata*, *A. laticosta*, *A. praelonga* и *A. taeniata* [28]. Отметим, что образцы алариевых водорослей, собранные в экспедиции А.Э. Норденшельда, хранятся в гербарных коллекциях Шведского музея естественной истории (S) и Уппсальского университета (UPS).

В начале XX в. обширная коллекция водорослей была собрана в ходе комплексной камчатской экспедиции Русского географического общества (1908–1909 гг.), спонсируемой российским промышленником Ф.П. Рябушинским. Руководил экспедицией ботаник В.Л. Комаров, который также возглавлял ее ботаническое отделение. В ходе этой экспедиции В.П. Савичем и Л.Г. Раменским был собран ценный гербарий лишайников, грибов, мхов и водорослей в Авачинском и Кроноцком заливах. По результатам альгологического изучения Авачинской губы в мае 1909 г. В.П. Савич опубликовал детальную информацию по составу и структуре водорослевых сообществ большинства ее бухт, указав 30 видов, в том числе *A. fistulosa* и *A. tenuifolia* [29]. Позже водорослевые коллекции этой экспедиции обработал ботаник Н.Н. Воронихин. Он для восточ-

ной Камчатки указал виды *A. fistulosa*, *A. praelonga* и *A. pylaii* (Bory de Saint-Vincent) Greville [30]. Весь гербарий, собранный в комплексной камчатской экспедиции Ф.П. Рябушинского в 1908–1909 гг., в настоящее время хранится в гербарных коллекциях БИН РАН (LE).

К началу XX в. разными авторами было описано уже более 32 видов *Alaria*, что вызывало определенные трудности в их идентификации. Первую ревизию данного рода предпринял К. Йендо (K. Yendo) в 1919 г., при этом из всех известных на тот момент видов он признал валидными только 15 [5]. Для альгофлоры Камчатки он указал семь видов – *A. angusta*, *A. dolichorachis*, *A. fistulosa*,

A. lanceolata, *A. macroptera*, *A. praelonga* и *A. taeniata*. В ходе ревизии К. Йендо основывался на оригинальных публикациях авторов видов, альгологических сводках и сотрудничал с кураторами ведущих гербарных фондов, в том числе и с Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова.

В последующие годы сбор водорослей-макрофитов в прикамчатских водах проводили достаточно регулярно, что нашло отражение в многочисленных таксономических работах отечественных и зарубежных альгологов [31–39]. В них впервые для берегов Камчатки были указаны виды *A. crassifolia* Kjellman [38] и *A. marginata* [36]. К началу 70-х гг. XX в. разные авторы указывали здесь 14 видов рода, включая *A. fistulosa*. В настоящее время гербарные коллекции, собранные в экспедициях отраслевых и академических научно-исследовательских институтов, хранятся в гербарном фонде БИН РАН (LE), ВНИРО, ТИНРО-центре, Институте океанологии РАН, Камчатском филиале ТИГ ДВО РАН и Камчатском государственном техническом университете (КамчатГТУ).

В 1971 г. канадским альгологом Т.Б. Виддоусоном была выполнена вторая ревизия рода *Alaria* на основе изучения обширного материала из Тихого и Атлантического океанов, в том числе типовых образцов практически всех видов [3]. К этому времени было известно 108 видовых и внутривидовых названий алариевых водорослей, которые Т.Б. Виддоусон условно разделил на три группы. Первая из них включала 66 таксонов, для которых он обнаружил правомерный и отвечающий требованиям описания и обнародования Международного кодекса ботанической номенклатуры (МКБН) типовой гербарий. Во вторую группу он отнес 22 названия и пометил их как «nomina inquirenda» (т. е. сомнительные названия, с недостаточным описанием, несоответствующим требованиям МКБН). Третья группа объединила остальные таксоны, являющиеся незаконными или изъятыми из рода *Alaria* в соответствии с правилами МКБН. В ходе ревизии Т.Б. Виддоусон детально изучил только виды первой группы, а остальные 42 таксона из-за отсутствия соответствующего типового материала он не рассматривал [3]. Важно отметить, что при этом он не принял во внимание наличие автентичных образцов алариевых в гербарии БИН РАН (LE) и не работал с ними, что видно из текста его работы. Именно поэтому он отнес ко второй сомнительной группе все виды и внутривидовые таксоны, собранные и описанные в XIX в. для альгофлоры Авачинской губы и, соответственно, не учел их в своем таксономическом анализе. Для прикамчатских вод он указал шесть видов – *A. angusta*, *A. esculenta*, *A. fistulosa*, *A. ochotensis* Yendo, *A. praelonga* и *A. taeniata*. Вид *A. ochotensis* он указал для Авачинской губы впервые по сборам Б. Юмено (B. Umeno) в 1930 г., которые хранятся в Музее естественной истории Университета Хоккайдо (SAP).

Практически одновременно с Т.Б. Виддоусоном ревизию рода *Alaria* для видов, распространенных в территориальных водах СССР, проводил отечественный альголог Ю.Е. Петров [6]. Материалом для его ревизии послужили полевые наблюдения и сборы, проводившиеся им с 1965 г. по 1970 г. на Дальнем Востоке, в Белом и Баренцевом морях. Кроме того, он изучал гербарные образцы и формалинные пробы, хранящиеся в БИН РАН и других научных институтах.

Проводя анализ имеющихся гербарных образцов и литературных источников, Ю.Е. Петров отметил, что в морях России в разное время указывалось 19 видов *Alaria*, из которых 14 встречались на Камчатке. Он подчеркнул, что из всех представителей рода только *A. fistulosa* и *A. ochotensis* обладали четкими диагностическими признаками, в то время как идентификация остальных видов была затруднительной, поскольку они отличались «признаками, подверженными различного рода изменчивости» [6, с. 50] и имели перекрывающиеся характеристики. Ю.Е. Петров провел детальное анатомо-морфологическое изучение алариевых водорослей, результаты которого в совокупности с полевыми наблюдениями позволили ему выделить в морях России следующие виды: *A. angusta*, *A. esculenta*, *A. fistulosa*, *A. ochotensis* и *A. marginata*. Широкий ареал, включающий Атлантический и Северный Ледовитый океаны, он указал только для *A. esculenta*, а все остальные виды произрастали, по его мнению, исключительно в северной ча-

сти Тихого океана [6]. Он также свел в синонимы к *A. angusta* и *A. marginata* следующие виды: *A. dolichorachis*, *A. lanceolata*, *A. laticosta*, *A. taeniata* и *A. crispa* Kjellman, *A. macroptera*, *A. praelonga*, *A. tenuifolia*, соответственно. К неясным видам он отнес *A. crassifolia*, *A. elliptica* Kjellman, *A. membranacea* J. Agardh, *A. pylaii* и *A. oblonga* Kjellman. Важно отметить, что все предыдущие монографы рода *Alaria* не указывали американский вид *A. marginata* для флоры дальневосточных морей России. Ю.Е. Петров [6] в своей работе никак не обосновал включение этого вида в приазиатскую флору и сказал следующее: «В синонимике мы не рассматриваем виды, известные для северо-западного берега Америки, так как для их ревизии необходим популяционный подход и полевые исследования» [6, с. 58], что с очевидностью говорит о том, что аларии восточной Пацифики им не изучались. Однако после ревизии ламинариевых Ю.Е. Петрова в публикациях по альгофлоре Камчатки стали указывать *A. angusta*, *A. marginata* и *A. fistulosa* [7, 40–44]. Отметим, что не так давно последний вид на основе молекулярно-филогенетического анализа, выполненного канадскими альгологами, был отнесен к самостоятельному монотипному роду *Eualaria* [13, 27]. Таким образом, до настоящего времени для рода *Alaria* у юго-восточной Камчатки указывали два вида – *A. angusta* и *A. marginata* [8, 42].

В своей ранее опубликованной статье [45] мы привели историю изучения этих видов и впервые дали фотографии их типовых образцов. Там же мы отметили, что морфология североамериканских растений, относимых к *A. marginata* на основании сиквенсов, в большом количестве представленных в базе данных NCBI [46], значительно отличается от таковой у камчатских образцов. Это позволяет усомниться в правильности их определения. Североамериканские альгологи, судя по всему, не имеют четкого представления о морфологии описанного А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом вида *A. marginata*, типовые образцы которого хранятся в гербарии БИН РАН [45]. В своих работах, посвященных роду алария, мы привели данные по морфолого-анатомическому строению и биологии развития *A. angusta* и *A. marginata*, произрастающих в Авачинской губе и показали, что между ними существует определенная разница [47–48]. Вместе с тем результаты выполненного нами секвенирования локусов их ДНК из хлоропластов (*Rubisco*), ядер (*ITS*) и митохондрий (*COI*) [14–15] показывают, что их генетическое сходство между собой достигает 99,8–100%. При этом они очень близки к атлантическим представителям *A. esculenta*, в связи с чем их следует рассматривать как ее восточно-камчатскую популяцию. Полученные нами сиквенсы камчатских аларий

A. angusta и *A. marginata* зарегистрированы в базе данных NCBI [46] с присвоением следующих порядковых номеров: MG993131–MG993134, MG993136–MG993137.

Отнесение Ю.Е. Петровым камчатских аларий из Авачинской губы к двум разным видам имело под собой основание. Их представители действительно распадаются на две морфогруппы, отчетливо различающиеся морфологией спорофитов и формой антерозоидов [47–48]. В свете полученных нами молекулярно-генетических данных, свидетельствующих об их принадлежности к *A. esculenta*, мы полагаем, что их следует считать формами этого вида. Знакомство с формами *f. angustifolia* и *f. latifolia*, выделенными А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом при изучении аларий Авачинской губы 178 лет назад [17], показывает, что их деление было основано на тех же различиях морфологии, которые использовал Ю.Е. Петров при описании видов *A. angusta* и *A. marginata* [6].

В работе А. Постельса и Ф.И. Рупрехта изображение типовых образцов выделенных ими форм не приведено, поскольку публикации ботанических материалов тех лет того не требовали. Мы восполняем этот пробел и ниже приводим изображения автентичных гербарных образцов из экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича, хранящихся в коллекции БИН РАН (LE), по которым были описаны выделенные указанными выше авторами «разности» α , β , γ *A. esculenta*. Поскольку примененный А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом термин «разности» с обозначениями α , β , γ в современной альгологии не используется, мы переводим их в формы вида *A. esculenta*. Отметим, что в электронной базе данных AlgaeBase [4] они уже указываются как формы и варианты этого вида, хотя номенклатурные комбинации, то есть перевод «разностей α , β , γ » в формы и варианты, до сих пор официально опубликованы не были.

Формы *Alaria esculenta*, встречающиеся в Авачинской губе

Alaria esculenta **f. angustifolia** Postels et Ruprecht comb. nov.

Non *Alaria esculenta* α *angustifolia* Postels et Ruprecht [17, p. 11]

Этимология: *angustifolia* – узколистная.

Типовое местообитание: Авачинская губа, юго-восточная Камчатка («Kamtschatka ad por-

tum St. Petri et Pauli») [17, p. 11].

Дата сбора типа / сборщик: 1827–1828 гг. / Г. Кастальский (рис. 1).

Место хранения типа: Ботанический институт им. В.К. Комарова РАН (LE).

Автор формы: А. Постельс и Ф.И. Рупрехт [17, p. 11].

Акроним типа: Отсутствует (рис. 1).

Типовые сиквенсы таксона в NCBI: MG993131 (COI), MG993133 (Rubisco), MG993136 (rDNA). Ваучерный образец (KAV_AvB01) для выделения ДНК был собран 29 октября 2014 г. у мыса Маячный (Авачинская губа) А.В. Климовой [48].

Оригинальное описание: «Пластинка шириною от 1 до 2 дюймов (1 дюйм = 2,54 см), у края плоская» [17, p.11].

A. esculenta *a angustifolia* была описана А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом по сборам участников кругосветной экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича на шлюпах «Сенявин» и «Моллер». В предисловии к их работе сказано следующее: «Основанием нашего сочинения служили: значительное собрание морских растений с островов Ситхи и Уналашки, особенно же из гавани св. Петра и Павла (Авачинская губа. – *Авт.*), составленное преимущественно покойным Доктором Мертенсом, большое число изображений, снятых с природы на самых местах непосредственно со свежих образцов А.Ф. Постельсом и несколько кратких замечаний о морских растениях (составленных К.Г. Мертенсом. – *Авт.*)», и «к этим материалам присоединилось еще, хотя не большое, но любопытное собрание морерослей (водорослей. – *Авт.*) с берегов Ситхи, Уналашки, Аляски и Камчатки, привезенное покойным Профессором Кастальским, находившимся в качестве естествоиспытателя на шлюпе Моллер» [17, p. I].



Рис. 1. Образец *Alaria esculenta* f. *angustifolia*, хранящийся в гербарной коллекции БИН РАН (LE). На этикетке к этому образцу указано его внутривидовое название, место сбора (Камчатка) и сборщик (Кастальский). Отметим, что, хотя все записи на этикетке сделаны разной рукой, наиболее старые из них принадлежат Ф.И. Рупрехту (черные чернила) (указано стрелкой на рис. а; увеличенная этикетка на рис. б). Позднее образец был определен Е.С. Зиновой как *A. angusta*, о чем свидетельствует дополнительная этикетка (в)

Fig. 1. Specimen of *Alaria esculenta* f. *angustifolia*, which is stored in herbarium collection of Komarov's Botanical Institute (LE). In the label (arrow 1, enlarged fig. б), the intraspecific name, collection site (i.e. Kamchatka) and collector (i.e. Kastalsky) are written. It is noteworthy that although all writings

on the label are made with different hands (fig. б), the oldest ones belong to F.I. Ruprecht (in black ink).

Later, this specimen was identified as *A. angusta* by E.S. Zinova, as evidenced by an additional label (arrow 2, enlarged fig. в)

В фонде типовых образцов БИНа (ЛЕ) сохранились два гербарных листа *A. esculenta* *α angustifolia*. Один из них, состоящий из двух фрагментов, был собран Г. Кастальским у берегов Камчатки (рис. 1). На оригинальной этикетке Ф.И. Рупрехтом указано внутривидовое название, место сбора – Kamtsch. (от лат. Kamtschatka, т. е. Камчатка) и сборщик – Kastals (лат. Kastalsky, т. е. Кастальский) (рис. 1, б). Точную дату сбора определить невозможно, поскольку на этикетке она не указана. Документально известно, что шлюп «Моллер» трижды посещал Авачинскую губу в 1827 г.: 18 июня – 13 августа 1827 г., 11–27 апреля и 26 августа – 30 октября 1828 г. [49]. Таким образом, этот образец был собран в летнее или осеннее время.

Другой образец *A. esculenta* *α angustifolia* из коллекции БИНа (ЛЕ) был собран ботаником экспедиции К.Х. Мертенсом. Гербарный лист включает четыре фрагмента, два из них содержат стволик, рахис со спорофиллами и пластину, остальные представляют собой только часть пластины (рис. 2). На этикетке Ф.И. Рупрехтом также указано видовое название, экспедиция и сборщик. Определить место сбора образцов затруднительно. Так, исходя из сведений о местах сбора водорослей в работе А. Постельса и Ф.И. Рупрехта [17], ими могут быть острова Ситха, Уналашка или Авачинская губа. Дату сбора также невозможно определить достоверно, поскольку в путевых таблицах экспедиции все даты были привязаны к географическим координатам [49]. Можно лишь упомянуть, что экспедиция в северной части Тихого океана проходила в 1827–1828 гг.



Рис. 2. Образец *Alaria esculenta* f. *angustifolia* (а), собранный К.Х. Мертенсом (б) в ходе экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича (1826–1829 гг.). Гербарный образец хранится в Ботаническом институте им. К.В. Комарова РАН (ЛЕ)

Fig. 2. Specimen of *Alaria esculenta* f. *angustifolia* (fig. a) collected by K. Mertens (fig. б) during the expedition held by M.N. Stanyukovich and F.P. Litke (1826–1829). Stored in herbarium collection of Komarov's Botanical Institute (LE)

Необходимо отметить, что в начале XX в. пересмотр коллекции водорослей, собранных

в ходе кругосветной экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича, проводила альголог БИНа Е.С. Зинова. Она определила все образцы *A. esculenta* α *angustifolia* как *A. angusta*, о чем свидетельствует вложенная в образец дополнительная этикетка с таксономическими замечаниями (рис. 1, в). Поскольку авторами таксона не был выделен типовой образец *A. esculenta* f. *angustifolia*, мы предлагаем выделить из сохранившихся образцов в качестве лектотипа образец Г. Кастальского (рис. 1), основываясь на статьях 9.11–9.12 МКБН [50].

Наши многолетние полевые наблюдения и анатомо-морфологическое изучение алариевых водорослей у берегов юго-восточной Камчатки позволяют заключить, что определяемый в Авачинском заливе вид *A. angusta* на самом деле является *A. esculenta* f. *angustifolia*. Об этом можно судить по сходству морфологии их пластины и спорофиллов и по данным секвенирования ДНК у образцов, собранных в Авачинской губе и имеющих идентичную морфологию. При этом особо отметим, что мы не сводим вид *A. angusta* в синонимы к описываемому выше таксону. Его таксономический статус может быть определен только после изучения алариевых о. Беринга (Командорские острова) – типового местообитания *A. angusta* [45].

Alaria esculenta f. *latifolia* Postels et Ruprecht comb. nov.

Non *Alaria esculenta* β *latifolia* Postels et Ruprecht [17, p.11]

Базионим: *Fucus fimbriatus* Gmelin.

Этимология: *latifolia* – широколистная.

Типовое местообитание: Авачинская губа, юго-восточная Камчатка («Kamtschatka ad portum St. Petri et Pauli») [17, p. 11].

Дата сбора типа / сборщик: 1827–1828 гг. / К.Г. Мертенс, Г. Кастальский (рис. 3).

Место хранения типа: Ботанический институт им. К.В. Комарова РАН (LE).

Автор формы: А. Постельс и Ф.И. Рупрехт [17, p. 11].

Акроним типа: Отсутствует (рис. 3).

Типовые сиквенсы таксона в NCBI: MG993132 (COI), MG993134 (Rubisco), MG993137 (rDNA). Ваучерный образец (KAV_AvB02) для выделения ДНК был собран 20 апреля 2014 г. в бух. Завойко (Авачинская губа) А.В. Климовой [47].

Оригинальное описание: «Пластинка шириною от 0,5 до 1 фута (1 фут = 30,48 см), поперек волнисто-складчатая» [17, p. 11].

В своей работе авторы внутривидового таксона *A. esculenta* β *latifolia* привели цветную иллюстрацию водоросли [17, tab. XVII], однако соотнести ее с хранящимися в БИНе (LE) гербарными образцами (рис. 3; 4, в, з) не представляется возможным. Из краткого описания в протологе и внешнего вида гербарных образцов следует, что β *latifolia* отличается от α *angustifolia* более широкой складчатой пластиной и наличием у спорофиллов стерильной апикальной части. С учетом этимологии названия и морфологии образцов β *latifolia* отличается от α *angustifolia* более широкими пластиной и спорофиллами.

В гербарном фонде типовых образцов БИН (LE) сохранились три листа гербария *A. esculenta* β *latifolia*. Все они были собраны в Авачинской губе, и только у одного из них на этикетке отмечен сборщик – К.Г. Мертенс. Из сохранившегося гербарного материала наиболее полно морфологическое строение вида отражает образец, представленный на рис. 3. Он представлен двумя фрагментами: нижней частью слоевища, состоящей из органов прикрепления, стволика, рахиса с расставленными спорофиллами и основанием пластины (фрагмент 1) и ее зрелой частью (фрагмент 2). На этикетке образца указано, что он был собран в кругосветной экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича в порту Св. Петра и Павла в Авачинской губе, а рукой Ф.И. Рупрехта на ней написано *A. esculenta* β *latifolia*. Хотя дата сбора и сборщик не указаны, образцы могли быть собраны К.Г. Мертенсом или Г. Кастальским. Из путевых таблиц экспедиции известны точные даты нахождения шлюпов в порту Петропавловска-Камчатского, но, поскольку они проводили работы не одновременно, а сборщик материала точно не известен, определить время сбора невозможно. Остальные образцы *A. esculenta* β *latifolia* из Авачинской губы, хранящиеся в LE, непоказательны, поскольку не имеют пластины.

Авторами таксона *A. esculenta* β *latifolia* А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом типовой образец формы вида, как было сказано выше, выделен не был. Из сохранившихся гербарных образцов мы предлагаем считать лектотипом *A. esculenta* f. *latifolia* образец, представленный на рис. 3. Исходя из морфологии водорослей и результатов секвенирования аналогичных растений, со-

бренных в типовом местообитании – Авачинской губе, мы полагаем, что камчатские алариевые водоросли, ранее определявшиеся как *A. marginata* [7–8, 47], следует относить к *A. esculenta*

f. *latifolia*. Что касается вида *A. marginata*, то он должен быть исключен из списка видов водорослей макрофитов восточной Камчатки [45].



Рис. 3. Образец *Alaria esculenta* f. *latifolia*, собранный в ходе экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича (1826–1829 гг.) в Авачинской губе. Гербарный образец хранится в Ботаническом институте им. К.В. Комарова РАН (LE)

Fig. 3. Specimen of *Alaria esculenta* f. *latifolia* collected from the Avacha Bay during the expedition held by M.N. Stanyukovich and F.P. Litke (1826–1829). Stored in herbarium collection of Komarov's Botanical Institute (LE)

***Alaria esculenta* γ *pinnatifida* Postels et Ruprecht [17, p. 11]**

Базионим: *Fucus pinnatus* Gmelin.

Этимология: *pinnatifida* – перистораздельная.

Типовое местообитание: Авачинская губа, юго-восточная Камчатка («Kamtschatka ad portum St. Petri et Pauli») [17, p. 11].

Дата сбора типа / сборщик: 1827–1828 гг. / К.Г. Мертенс, Г. Кастальский.

Место хранения типа: Ботанический институт им. К.В. Комарова РАН (LE).

Автор формы: А. Постельс и Ф.И. Рупрехт [17, p. 11].

Акроним типа: Отсутствует.

Оригинальное описание: «Пластинка перистораздельная, плоская. В совершенном (взрослом. – *Авт.*) возрасте, когда перистые листья уже отпали, стебель является в месте прикрепления их сплюснутый и на обоих краях зубчатый или пиловый. Иногда одни только верхние перистые листья остаются, между тем, как нижние вместе с вершиною пластинки пропадают. О таком не совершенном образце из Камчатки упоминает Гмелин под названием Фукуса

многолистного» [17, p. 11].

В гербарном фонде БИНа сохранилось несколько образцов этой формы (рис. 4). Все они были собраны в Авачинской губе в ходе экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича. В гербарии БИНа также имеются определенные Ф.И. Рупрехтом образцы *A. esculenta* γ *pinnatifida*, собранные И.Г. Вознесенским в 40-х гг. XIX в. Мы их в своем таксономическом анализе не учитываем, поскольку на момент опубликования первоописания γ *pinnatifida* [17] они еще не были собраны.

Большая часть образцов данной «разности» представлена фрагментами слоевищ (рис. 4), и ни на одном гербарном листе не указаны дата сбора и сборщик. Единственный образец со всеми свойственными алариям частями слоевища представлен на рис. 4, в. На его этикетке рукой Ф.И. Рупрехта написано « γ *pinnatifida*», при этом сверху им же сделана дополнительная запись – β *latifolia* (рис. 4, з), из чего не совсем понятно, к какой именно «разности» *A. esculenta* относил этот образец сам автор таксона.



Рис. 4. Образцы *Alaria esculenta* γ *pinnatifida*, собранные в Авачинской губе во время кругосветной экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича (1826–1829 гг.) и хранящиеся в Ботаническом институте им. К.В. Комарова РАН (ЛЕ)

Fig. 4. Specimen of *Alaria esculenta* γ *pinnatifida* collected from the Avacha Bay during the expedition held by M.N. Stanyukovich and F.P. Lütke (1826–1829). Stored in herbarium collection of Komarov's Botanical Institute (LE)

Изучение гербарных образцов камчатских аларий, собранных в прошлом и позапрошлом веках, и значительного по объему современного материала дает основание полагать, что такой выделенный А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом признак «разности» *A. esculenta* γ *pinnatifida*, как поперечное рассечение пластины, является отражением ее возрастной изменчивости. Оно появляется в конце вегетации растений обеих описанных выше форм вида, особенно в прибойных местообитаниях. Исходя из этого, мы считаем, что для выделения «разности» γ *pinnatifida* в особую форму вида *A. esculenta* нет никаких оснований. В связи с этим мы предлагаем рассматривать этот таксон как *pomen illegitimum* (т. е. являющийся незаконным) и свести его в си-

нонимы вида *A. esculenta*:

Alaria esculenta γ *pinnatifida* Postels et Ruprecht nom. illeg. [17, p. 11], синоним *Alaria esculenta* (Linnaeus) Greville.

Заключение

Проведенное нами исследование меняет представление о систематике камчатских представителей рода *Alaria*. Оно показывает, что указывавшиеся здесь виды *A. angusta* и *A. marginata* на самом деле здесь не встречаются. К ним относили *A. esculenta*. Ареал последней, таким образом, наряду с северной Атлантикой и Арктикой охватывает северо-западное побережье Тихого океана. В последнем районе *A. esculenta* представлена двумя формами вида. В свое время они были описаны А. Постельсом и Ф.И. Рупрехтом как «разности» α *angustifolia* и β *latifolia*. Нами они переведены в ранг форм вида. Третий из описанных ими таксонов *A. esculenta* γ *pinnatifida* на самом деле отражает сезонную и возрастную изменчивость вида и является незаконным (nomen illegitimum). Он сведен нами в синонимы *A. esculenta*. Указанные выше валидные формы различаются строением зрелых спорофиллов. У первого они узкие, часто скрученные, без или с очень узкой стерильной каймой, у второго они достаточно широкие с хорошо развитой стерильной каймой, развивающейся на вершине спорофиллов.

Для уточнения таксономического статуса вида *A. angusta* и границ распространения *A. marginata* во флоре морских водорослей восточной Камчатки необходимо проведение дополнительного гено-таксономического изучения алариевых, собранных в других районах Пацифики, в том числе в типовом местообитании *A. angusta*, о. Беринга, и типовом местообитании *A. marginata*, о. Уналашка.

Благодарности

Авторы выражают благодарность куратору альгологической коллекции (LE) БИН РАН к.б.н. Т.А. Михайловой за любезно предоставленную ею возможность познакомиться с гербарными образцами рода *Alaria*, собранными во время кругосветной экспедиции Ф.П. Литке и М.Н. Станюковича. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ, научный проект № 16-34-00874 мол_а).

Литература

1. Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus & differentiis. Tomus II. – Editio duodecima, reformata. – 1767. – P. 533–1327.
2. Spencer M.A., Irvine L.M., Jarvis C.E. Typification of Linnaean names relevant to algal nomenclature // Taxon. – 2009. – Vol. 58. – P. 237–260.
3. Widdowson T.B. A taxonomic revision of the genus *Alaria* Greville // Syesis. – 1971. – Vol. 4. – P. 11–49.
4. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. – URL: <http://www.algaebase.org> (Accessed on: 31.01.2018).
5. Yendo K. A monograph of the genus *Alaria* // Journal of the College of Science, Imperial University. – 1919. – Vol. 43, № 1. – P. 1–145.
6. Петров Ю.Е. Род *Alaria* Grev. в морях СССР // Новости сист. низш. раст. – 1973. – Т. 10. – С. 49–59.
7. Klochkova N.G. An annotated bibliography of marine macroalgae of the northwest coast of the Bering Sea and Southeast Kamchatka. First Revision of Flora // Algae. – 1998. – Vol. 13, № 4. – P. 375–418.
8. Клочкова Н.Г., Королева Т.А., Кусиди А.Э. Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод: в 2-х тт. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009. – Т. 1. – 216 с.
9. Klochkova T.A., Belij M.N., Klochkova N.G. Chapter 3 – Seaweeds of the Sea of Okhotsk // Seaweeds of the northern part of the Sea of Okhotsk and their role as a substrate for the herring spawning / Belij M.N.; Federal Agency of Fishery of Russian Federation, Magadan Scientific-Research Institute of Fishery and Oceanography (MagadanNIRO). – 2013. – P. 21–140.
10. Kawashima S. Laminariacean algae of Japan // Muroran. – 1993. – 230 p.
11. Yoshida T., Suzuki M., Yoshinaga K. Checklist of Marine Algae of Japan (Revised in 2015) // The Japanese Journal of Phycology. – 2015. – Vol. 63(3). – P. 129–189.
12. Kraan S., Guiry M.D. Sexual hybridization experiments and phylogenetic relationships as inferred from rubisco spacer sequences in the genus *Alaria* (Phaeophyceae) // Journal of Phycology. – 2000. – Vol. 36. – P. 190–198.
13. Lane C.E., Lindstrom S.C., Saunders G.W. A molecular assessment of northeast Pacific *Alaria*

species (Laminariales, Phaeophyceae) with reference to the utility of DNA barcoding // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2007. – Vol. 44. – P. 634–648.

14. Klimova A.V., Klochkova N.G., Klochkova T.A. Molecular-phylogenetic and cytochemical study of *Alaria* species (Phaeophyceae, Laminariales) from the southeastern Kamchatka // *International Conference on Sustainable Seaweed Industry for Blue Carbon* (April 14–17, 2017). – Wando, Korea. – 2017. – P. 126.

15. Klimova A.V., Klochkova N.G., Klochkova T.A. Intraspecific differentiation of *Alaria esculenta* (Phaeophyceae, Laminariales) from southeastern Kamchatka based on molecular-phylogenetic and cytochemical study // *PICES-2017 (Environmental changes in the North Pacific and impacts on biological resources and ecosystem services)* (September 22 – October 1, 2017). – Vladivostok, Russia. – 2017. – P. 171.

16. Gmelin S.G. *Historia fucorum*. – Petropoli [St. Petersburg]: Ex typographia Academiae scientiarum, 1768. – 239 p.

17. Postels A., Ruprecht F. *Illustrationes algarum in itinere circum orbem jussu imperatoris Nicolai I. Atque auspiciis navarchi Friderici Lütke annis 1826, 1827, 1828 et 1829 celoce Seniavin exsecuto in Oceano pacifico, inprimis septemtrionale ad littora rossica asiatico-americana collectarum*. – Petropoli [St. Petersburg]: Typis Eduardi Pratz, 1840. – P. [i–vi], [i]–iv, 1–28 [1–2, index], [Latin:] [–iv], [1]–22, [1–2, index]. – 40 plates.

18. Stackhouse J. *Nereis britannica; continens species omnes fucorum in insulis britannicis crescentium: descriptione latine et anglico, necnon iconibus ad vivum depictis* // *Bathoniae [Bath] & Londini [London]: S. Hazard; J. White*. – 1797. – P. 31–70.

19. Lamouroux J.V.F. *Essai sur les genres de la famille des thalassiophytes non articulées* // *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*. – 1813. – Vol. 20. – P. 21–47, 115–139, 267–293.

20. Bory de Saint-Vincent J.B.G.M. *Laminaire, Laminaria* // *Dictionnaire Classique d'Histoire Naturelle*. (Eds.: Audouin I. et al.). – 1826. – Vol. 9. – P. 187–194.

21. Stackhouse J. *Tentamen marino-cryptogamicum, ordinem novum; in genera et species distributum, in Classe XXIVta Linnaei sistens* // *Mémoires de la Société Imperiale des Naturalistes de Moscou*. – 1809. – Vol. 2. – P. 50–97.

22. Stackhouse J. *Nereis Britannica Editio altera. Nova addita classificatione cryptogamiarum [sic] respectu generis Fuci*. – Oxonii [Oxford]: excudebat S. Collingwood, 1816. – P. [i]–xii, [i]–68. 20 pls.

23. Bachelot de la Pylaie A.J.M. *Flora de l'île Terre-Neuve et des îles Saint Pierre et Miquelon*. Li-vraison [Algae]. – Paris: Typographie de A. Firmin Didot, rue Jacob, 1830. – № 24. – P. 1–128.

24. Ruprecht F.J. *Algae ochotenses. Die ersten sicheren Nachrichten über die Tange des Ochotskischen Meeres*. – St. Petersburg: Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 1850. – P. 1–243. – 10 plates.

25. Greville R.K. *Algae britannicae, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British islands, belonging to the order Algae; with plates illustrative of the genera*. – Edinburgh & London: McLachlan & Stewart; Baldwin & Cradock. – 1830. – pp. [i*–iii*], [i]–lxxxviii, [1]–218. – 19 plates.

26. Ширинина Д.А. Академия наук и экспедиция М.Н. Станюковича – Ф.П. Литке // *История, филология и философия*. – 1991. – Вып. 2. – С. 22–28.

27. Wynne M.J. *Marine algae and early explorations in the upper North Pacific and Bering Sea* // *Algae*. – 2009. – Vol. 24. – P. 1–29.

28. Kjellman F.R. *Om Beringhafvets algflora [About the Bering Sea algae]* // *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlinga*. – 1889. – Vol. 23(8). – P. 1–58.

29. Савич В.П. Альгологический объезд Авачинской губы в мае 1909 г. // *Труды Камчатской экспедиции Ф.П. Рябушинского. Ботаническое отделение*. – 1914. – Вып. 2. – С. 451–472.

30. Воронихин Н.Н. Морские водоросли Камчатки // *Труды Камчатской экспедиции Ф.П. Рябушинского. Ботаническое отделение*. – 1914. – Вып. 2. – С. 475–524.

31. Arwidsson T. *The higher marine algae hitherto known from Kamchatka* // *Rev. Alg.* – 1932. – Vol. 6. – P. 147–158.

32. Okamura K. *Algae from Kamtschatka* // *Rec. of Ocean. Wks. Jap.* – 1928. – Vol. 1, № 1. – P. 52–55.

33. Nagai M. *Marine algae of the Kurile Islands, I* // *Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido Imperial University*, 1940. – Vol. 46. – P. 1–137.

34. Зинова Е.С. Водоросли Камчатки // *Исследования морей СССР*. – 1933. – Вып. 17. – С. 7–42.

35. Зинова Е.С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // *Труды Ботанического института АН СССР. Сер. II*. – 1954. – Вып. 9. – С. 365–400.

36. Щапова Т.Ф. Географическое распространение представителей порядка Laminariales в северной части Тихого океана // *Труды института океанологии. АН СССР*. – 1948. – Т. 2. – С. 89–138.

37. Зинова А.Д. *Определитель бурых водорослей северных морей СССР*. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 224 с.

38. Возжинская В.Б. Морские водоросли западного побережья Камчатки // *Новости систематики низших растений*. – 1965. – С. 73–77.

39. Блинова Е.И., Гусарова И.С. Водоросли сублиторали юго-восточного побережья Камчатки // Известия ТИНРО. – 1971. – Т. 76. – С. 139–155.
40. Виноградова К.Л., Клочкова Н.Г., Перестенко Л.П. Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части Берингова моря // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. – М: Наука, 1978. – С. 150–155.
41. Видовой состав и распределение сообществ бентоса в Авачинской губе / В.В. Ощурков, А.Г. Бажин, А.И. Буяновский, Е.А. Иванюшина, В.И. Стрелков, А.В. Ржавский // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – С. 4–14.
42. Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. – Владивосток, Петропавловск: Дальнаука, 1997. – 155 с.
43. Суховеева М.В., Подкорытова А.В. Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки. – Владивосток, 2006. – 243 с.
44. Климова А.В., Клочкова Н.Г. Ламинариевые водоросли восточной Камчатки и западной части Берингова моря. История и направления проведенных исследований, новые задачи // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of the Kamchatka State Technical University]. – 2014. – Вып. 28. – С. 55–67.
45. Климова А.В., Клочкова Т.А., Клочкова Н.Г. О типовых образцах видов рода *Alaria* Greville камчатской альгофлоры // Вестник Камчатского государственного технического университета [Bulletin of the Kamchatka State Technical University]. – 2016. – Вып. 38. – С. 51–62.
46. National Center for Biotechnology Information (NCBI). GenBank. – URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov> (Assessed on: 01.02.2018).
47. Климова А.В., Клочкова Т.А. Особенности развития гаметофитной стадии ламинариевой водоросли *Alaria marginata* из Авачинской губы (юго-восточная Камчатка) в искусственных условиях // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2014. – Вып. 35. – С. 6–12.
48. Klimova A.V., Klochkova T.A. Peculiarities of development in the marine brown alga *Alaria angusta* Kjellman, 1889 (Alariaceae: Ochrophyta) under laboratory-controlled conditions // Russian Journal of Marine Biology. – 2017. – Vol. 43. – P. 42–48. DOI: 10.1134/S1063074017010059.
49. Litke F.P. Journey around the world, committed at the behest of the Emperor Nicholas I, on board ship «Senyavin» in 1826, 1827, 1828 and 1829, by the fleet captain Fedor Litke: Marine division with atlas. – Saint-Petersburg: H. Gitzel press, 1835. – 356 p.
50. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code). – URL: <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php> (Accessed on: 28.01.2018).

Информация об авторах Information about the authors

Климова Анна Валерьевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; научный сотрудник отдела науки и инноваций; annaklimovae@mail.ru

Klimova Anna Valerevna – Kamchatka State Technical University; Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, 683003; Researcher of Science and Innovation Department; annaklimovae@mail.ru

Клочкова Татьяна Андреевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; доктор биологических наук, доктор философии биологии (Ph.D.); доцент кафедры экологии и природопользования; tatyana_algae@mail.ru

Klochkova Tatyana Andreevna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Doctor of Biological Sciences; Doctor of Philosophy in Biology (Ph.D.), Associate Professor of Ecology and Nature Management Chair; tatyana_algae@mail.ru

Клочкова Нина Григорьевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; доктор биологических наук; директор центра научного образования, научных и инновационных проектов; ninakl@mail.ru

Klochkova Nina Grigorevna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Doctor of Biological Sciences; Director of Centre for Scientific Education, Research and Innovation Projects; ninakl@mail.ru