

РАЗДЕЛ II. БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 528.272.46(265.53)

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

РАСПРОСТРАНЕНИЕ *ALARIA ESCULENTA* (PHAEOPHYCEAE, LAMINARIALES)
В ОХОТСКОМ МОРЕ

Работа продолжает публикации авторов по филогении ламинариевых водорослей российского Дальнего Востока. Представлены молекулярно-филогенетические данные по представителям рода *Alaria*, собранным на севере Охотского моря, у восточного и западного побережий. Анализ охотоморских образцов показал их высокое генетическое сходство с алариями юго-восточной Камчатки, а также с широко распространенным в Северном полушарии видом *Alaria esculenta*, особенно с его популяцией, распространенной у о. Шпицберген. На филогенетическом дереве, построенном на основе молекулярных данных, между кладами приазиатской и атлантической популяций этого вида помещается *Alaria crispa*, однако его таксономический статус окончательно не определен. До его выяснения североохотоморских представителей рода *Alaria* следует рассматривать как принадлежащих к *A. esculenta sensu lato* (s.l.). Наши молекулярно-филогенетические данные показывают, что *Alaria marginata* отсутствует на севере Охотского моря, и этот вид следует считать представителем американской морской флоры. Ревизия рода *Alaria* в дальневосточных морях может быть завершена только после получения молекулярно-филогенетических данных для всех описанных в этом районе видов, при этом они должны быть собраны из типовых местообитаний, которыми являются Командорские острова (*Alaria praelonga*, *Alaria angusta*, *Alaria taeniata*), юго-восточный Сахалин (*Alaria ochotensis*) и о. Святого Лаврентия (*A. crispa*). Без этого невозможно понимание внутривидовой дифференциации рода *Alaria*¹.

Ключевые слова: *Alaria esculenta* s.l., Laminariales, западная Камчатка, молекулярная филогения, северо-восточное побережье Охотского моря.

Т.А. Klochkova, A.V. Klimova, N.G. Klochkova

DISTRIBUTION OF *ALARIA ESCULENTA* (PHAEOPHYCEAE, LAMINARIALES)
IN THE SEA OF OKHOTSK

This paper continues a series of our publications on the phylogeny of kelp species from the Russian Far East and discusses the molecular-phylogenetic data on *Alaria* species collected from the northern Sea of Okhotsk on its eastern and western coasts. Analysis of specimens from the Sea of Okhotsk showed their high genetic similarity with *Alaria* from the southeastern Kamchatka and with *Alaria esculenta*, which is widely distributed in the northern hemisphere, especially with its population from Spitsbergen. In our molecular-phylogenetic tree, species *Alaria crispa* positioned between the clades of Asian and Atlantic populations of *A. esculenta*; however its taxonomic status has not been precisely determined. In this regard, until being clarified, *Alaria* representatives from the northern Sea of Okhotsk should be considered as *A. esculenta* s.l. Based on our molecular-phylogenetic data, species *Alaria marginata* seems to be absent from the northern Sea of Okhotsk and should be considered as a representative of the American marine flora. In Russian Far East, revision of the genus *Alaria* can be complete only after molecular survey of all species described in this region. Moreover, specimens collected from the type localities should be analysed, which are the Commander Islands for *Alaria praelonga*, *Alaria angusta* and *Alaria taeniata*, southeastern Sakhalin for *A. okhotensis*, and St. Lawrence Island for *A. crispa*. Without analyses of specimens from the type localities, it is not possible to understand the intraspecific differentiation of the genus *Alaria*¹.

Key words: *Alaria esculenta* s.l., Laminariales, western Kamchatka, molecular phylogeny, northeast coast of the Sea of Okhotsk.

DOI: 10.17217/2079-0333-2019-50-46-56

Введение

Первые упоминания о ламинариевых водорослях северных районов материкового побережья Охотского моря встречаются еще в работах С. Гмелина [1] и Ф.И. Рупрехта [2]. Последний автор указал здесь два вида рода *Alaria*: *A. (Phasganon) macroptera* в бух. Аян у материкового

¹ Исследование выполнено при поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-04-00285 А (This study was supported by the grant from Russian Foundation for Basic Research (RFBR) (project № 19-04-00285 А)).

побережья моря и *A. (Phasganon) alatum* у юго-западной Камчатки. Монограф рода *Alaria* К. Йендо [3] считал, что на севере Охотского моря встречается только один вид – *A. macroptera*. Для изучения аларий этого района он использовал материалы Петроградского гербария Академии наук, собранные Г.И. Вознесенским в первой половине XIX в. Позднее только этот вид указывали у материкового побережья Охотского моря японские авторы М. Нагаи и Ю. Токида [4–5] в своих альгофлористических сводках по Курильским островам и о. Сахалин. В работах русских исследователей П.В. Ушакова [6] и Е.С. Зиновой [7], представивших результаты ревизии альгофлоры материкового побережья Охотского моря, наряду с *A. macroptera* приводятся *A. marginata* и *A. ochotensis*. Отметим, что автором альгофлористического списка в работе П.В. Ушакова была А.Д. Зинова. Она отрицала наличие в Охотском море *A. macroptera*, считая, что здесь распространены только *A. marginata* и *A. ochotensis*.

В 1962–1966 гг. у западной Камчатки и восточного берега Охотского моря работали совместные экспедиции Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) и Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО). В состав экспедиций входили альгологи В.Б. Возжинская и Е.И. Блинова. Итоги изучения альгофлоры северных районов Охотского моря они привели в ряде своих публикаций [8–10]. В них в общей сложности указано 10 видов ламинариевых водорослей, в том числе три представителя рода *Alaria* – *A. crassifolia*, *A. praelonga* и *A. dolichorhachis*.

Материалы, собранные этими и другими специалистами, позже были использованы Ю.Е. Петровым для проведения ревизии ламинариевых водорослей морей России. Изучая представителей рода *Alaria* [11], он пришел к заключению, что в дальневосточных морях России таковой представлен четырьмя видами – *A. marginata*, *A. angusta*, *A. ochotensis* и *A. fistulosa*. Последний в настоящее время принадлежит роду *Eualaria*, и о нем мы далее не упоминаем. Для материкового берега Охотского моря Ю.Е. Петров указал только *A. marginata*. Виды, указывавшиеся здесь другими авторами, он считал неправильно определенными и мнения по поводу присутствия или отсутствия в альгофлоре этого района *A. ochotensis* не высказал.

Практически одновременно с Ю.Е. Петровым ревизию рода *Alaria* в альгофлоре Мирового океана завершил канадский ученый Т. Виддоусон [12]. Он для альгофлоры северной части Охотского моря указал три вида – *A. esculenta*, *A. dolichorachis* (ныне считается синонимом *A. esculenta*) и *A. tenuifolia*. Последний, по мнению К. Лэйна с соавторами [13], является синонимом *A. marginata*. Сравнение результатов ревизии рода Алария, представленных Ю.Е. Петровым и Т. Виддоусоном, показывает, что его объем в Охотском море и в целом в северо-западной Пацифике они понимали по-разному. После ревизии Ю.Е. Петрова в представлениях о составе рода Алария в североохотоморской альгофлоре продолжало царить полное разномыслие. Некоторые авторы настаивали на присутствии здесь кроме *A. marginata* еще и *A. ochotensis* [14–17]. Н.В. Евсеева [18] после повторного изучения гербарных образцов аларий, собранных Е.И. Блиновой во время совместных экспедиций ВНИРО и ТИНРО в период 1965–1966 гг., ввела в альгофлору северных районов Охотского еще один вид – *A. angusta*.

Таким образом, анализ научной литературы показывает, что за прошедшие два века у материкового побережья Охотского моря и западной Камчатки разные исследователи указывали шесть видов рода *Alaria*: *A. ochotensis*, *A. crassifolia*, *A. angusta*, *A. esculenta*, *A. marginata* и *A. praelonga*. Изучение их первоописаний свидетельствует о том, что два первых вида близки между собой и имеют очень толстые почти черные спорофиллы. Остальным перечисленным видам свойственна высокая перекрываемость морфолого-анатомических признаков, связанная с их чрезвычайно высокой экологической пластичностью и широким размахом морфологической изменчивости. Проведенное нами молекулярно-филогенетическое изучение алариевых водорослей Авачинского залива, расположенного у юго-восточного побережья Камчатки, показало, что два ранее указывавшихся здесь вида – *A. angusta* и *A. marginata* – на самом деле являются одним видом, генетически близким к *A. esculenta*, широко распространенным в аркто-атлантических водах Северного полушария. При этом он отличается от *A. esculenta* вдвое меньшим числом хромосом [19]. Задачей настоящего исследования являлось уточнение с помощью методов молекулярной филогении видового состава алариевых водорослей в северных районах материкового побережья Охотского моря.

Материалы и методы

Объектом исследований являлись ламинариевых водоросли юго-западной Камчатки и северо-восточного побережья Охотского моря. В первом районе образцы для секвенирования были собраны 29 июня 2019 г. у мыса Озерный, во втором – в июле 2008 г. в Тауйской губе у мыса Веселый (рис. 1).

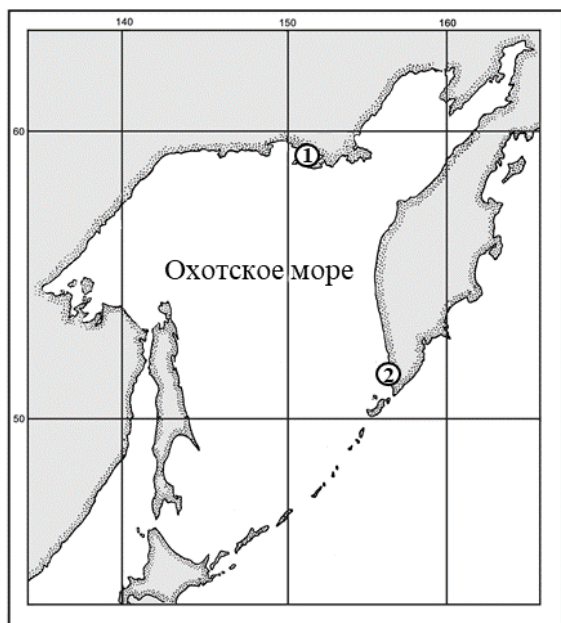


Рис. 1. Карта-схема мест сбора изученных образцов аларий:
1 – Тауйская губа, 2 – мыс Озерной, западная Камчатка

Fig. 1. Map of the collection sites of sequenced *Alaria* samples:
1 – Taiui Bay, 2 – Cape Ozernij, western Kamchatka

В обоих указанных районах проводили обследование сообществ ламинариевых водорослей и отбирали наиболее типичные образцы аларий. Из них для молекулярно-филогенетического анализа были взяты растения второго года жизни с фертильными спорофиллами и наиболее характерной для изученных выборок морфологией слоевищ. У образцов, взятых на секвенирование, длина пластин не превышала 2 м, ширина – 22 см, длина стволика составляла 15–40 см. Спорофиллы у изученных образцов либо формировали плотный пучок, либо были расставлены вдоль черешка. У всех изученных растений они имели небольшие пятилоби, длина которых колебалась от 3 до 6 мм. Примечательной особенностью охотоморских представителей рода *Alaria* была чрезмерная складчатость пластин и их неровная гофрированная поверхность (рис. 2).



Рис. 2. Нижняя часть наиболее типичных образцов *Alaria* из Охотского моря, имеющих расставленные (а) и собранные в пучок (б) спорофиллы

Fig. 2. The basal part of *Alaria* specimens from the Sea of Okhotsk with most typical morphology, with spaced (a) and clustered (б) sporophylls

Для выделения ДНК использовали набор реактивов Invisorb Spin Plant Mini Kit (Invitek, Berlin-Buch, Германия). В качестве ДНК-маркеров были выбраны rDNA (включая ITS1 и ITS2) и цитохромоксидаза субъединица 1 (COI). Для ПЦР-анализа использовали универсальные для ламинариевых водорослей праймеры, приведенные в табл. 1. В качестве основы для подготовки образцов для ПЦР-анализа использовали полимеразу TaKaRa Ex Taq™ (Takara Biomedicals, Otsu). В ходе амплификации были заданы следующие параметры программы: первичная денатурация при 95°C в течение 4 мин → 35 циклов амплификации (денатурация при 94°C в течение 30 с, отжиг праймера при 55°C в течение 30 с и элонгация при 72°C в течение 1,5 мин → достройка цепей при 72°C в течение 10 мин. Секвенирование осуществляли в коммерческой компании Cosmogenetech (г. Тэджон, Республика Корея).

Поиск гомологичных сиквентов осуществляли с помощью программы Geneious (ver. 10.2.3, Biomatters, Auckland), имеющей автоматическое подключение к Генбанку NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Полученные нами новые нуклеотидные последовательности и сиквенсы из NCBI автоматически выравнивали в программе Geneious, используя алгоритм MUSCLE Alignment. Автоматическое выравнивание после этого проверяли вручную. Молекулярно-филогенетические деревья выстраивали методом байесовского вывода (Bayesian analysis; MrBayes 3.2.6) [20] с использованием следующих параметров: модель замещения GTR, 3 000 000 поколений, количество генераций (burn-in) – 300 000 поколений. Анализ максимального правдоподобия (Maximum likelihood) проводили в программе RAxML 8 [21] с использованием модели замещения GTR+gamma. Статистический бутстрэп (bootstrap support values, %) вычисляли на основании 500 повторов. Новые сиквенсы были зарегистрированы в базе данных NCBI под номерами MN813644, MN816897–MN816901.

Результаты и обсуждение

Результаты молекулярно-филогенетического анализа изученных образцов представлены на рис. 3 и 4. Ранее нами было установлено, что таксоны, традиционно определяемые в Авачинской губе как *A. angusta* и *A. marginata*, на 99,8–100% идентичны в генетическом отношении (по COI – 100%, rDNA – 99,8%, Rubisco – 100%), т. е. являются одним биологическим видом [22]. При этом они также имеют высокий процент генетического сходства с атлантическими растениями *A. esculenta* (по COI – 96,5–96,9%, rDNA – 94,5–98,8%, Rubisco – 98,7–99,3%). Совпадение наших камчатских образцов с *A. esculenta* из Конгс-фьорда (о. Свалбард) по rDNA составляет 99,8%.

Мы полагаем, что в настоящее время наиболее целесообразно относить наши камчатские образцы к разным формам *A. esculenta* – *f. angustifolia* и *f. latifolia*, поскольку, несмотря на генетическое совпадение, они отличаются в морфологическом отношении. Однако мы не исключаем, что в будущем *A. esculenta* может быть разделена на несколько видов и подгруппе, включающей камчатские образцы, будет дано другое видовое название.

Таблица 1

Праймеры, используемые для проведения ПЦР

Primers used for PCR analysis

Локус/ген	Название праймера	Последовательность (5'→3')	Источник
ITS1	LB1	CGCGAGTCATCAGCTCGCATT	[23]
	BC2	CGAGTGGTGTCAACAGACACTCC	[24]
ITS2	YB1	TTGCAGAATCCAGTGAATCATC	[23]
	LB2	AGCTTCACTCGCCGTACTCG	
	KR4	CTTGTTAACTCTCATCACTA	
COI	GazF2	ССААССАУАААГАТАТВВГГТАС	[13]

Изученные нами новые образцы аларий из Охотского моря имеют высокий процент генетического сходства с образцами аларий из Авачинского залива (по COI – 99,7–100%, rDNA – 99,9%), т. е. являются одним биологическим видом. Таким образом, вид, определяемый нами как *A. esculenta sensu lato* (s.l.), распространен не только на побережье восточной, но и на западной Камчатке и материковом побережье Охотского моря.

Следует отметить, что в кладе, обозначенную нами как *A. esculenta* s.l., также попадают образцы *A. praelonga* и *A. crispera*, однако использованные в анализе зарегистрированные в NCBI сиквенсы *A. praelonga* (EF218902) не могут считаться «типовыми сиквенсами» для этого вида, поскольку эти образцы были собраны в Японии. Типовое местообитание *A. praelonga* – о. Беринга (Командорские острова). В отношении сиквенсов *A. crispera* тоже возникает вопрос, целесообразно ли считать их «типовым» для этого вида. Т. Виддоусон [12] указал два типовых местообитания для *A. crispera* – о. Святого Лаврентия (Аляска) и зал. Лаврентия (Чукотка), расстояние между ними 80 км. Образец *A. crispera* для секвенирования (EF218901, EF218904) был собран у о. Святого Лаврентия, а его морфология ничем не отличалась от растений, традиционно определяемых канадскими альгологами как *A. esculenta* [Trevor Bringle, личное сообщение]. Очевидно, что все образцы в этой кладе являются одним видом, однако вопрос о том, какое имя должно быть ему присвоено, остается пока открытым.

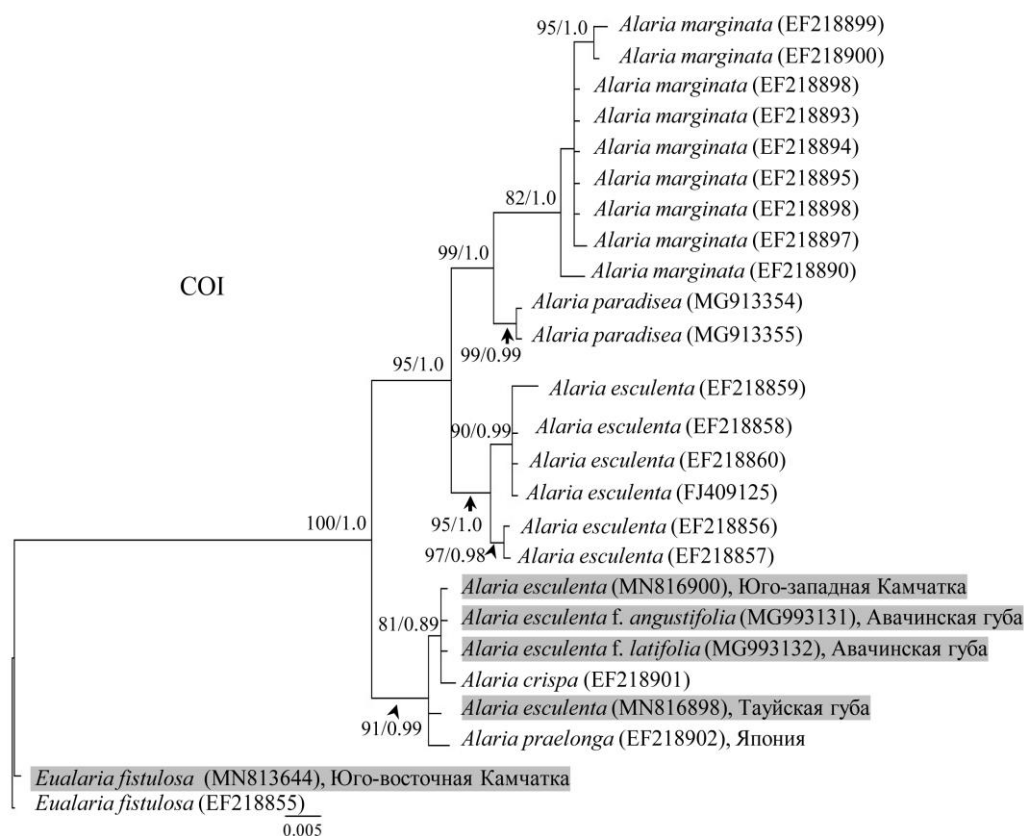


Рис. 3. Филогенетическое дерево представителей родов *Alaria* и *Eualaria* по COI.

Значения напротив ветвей дерева – статистический бутстрэп/апостериорная вероятность сходства (Учитывались только значения выше 75. В случаях, когда статистический бутстрэп был ниже 75, ставился прочерк «-»). Исследованные нами образцы отмечены заливкой фона

Fig. 3. Phylogenetic tree of representatives from the genera *Alaria* and *Eualaria* based on COI analysis. Consensus support (%) and posterior probabilities are shown (only the values above 75 were included. Dashes “-” present consensus support values below 75). Our studied specimens are highlighted

Согласно данным К. Лэйна с соавторами [13], в семействе Alariaceae генетические различия между родами по гену COI составляют 6,9–12%, а между группой видов *A. esculenta* s.l., включающей *A. esculenta*, *A. praelonga*, *A. crispera* и *A. marginata*, достигают 2,2–4,7%, внутривидовая разница не превышает 2,3%. Недавно проведенное нами молекулярно-филогенетическое изучение эндемичного для Курильских островов вида *A. paradisea* показало, что его отличие по COI от других представителей рода *Alaria* составляет 1,6–3,4% [22].

Проведенный К. Лэйном с соавторами [13] молекулярно-филогенетический анализ аларий Атлантического и Тихого океанов внес определенную ясность в понимание внутривидовой дифференциации рода *Alaria*. Он позволил выделить из этого рода новый монотипический род *Eualaria* и разделить изученные виды аларий на две большие группы (клады) – *A. esculenta* s.l.

и *A. marginata*. В связи с отсутствием данных по алариям российского Дальнего Востока и недостаточностью генетической информации по европейским и японским алариям (у американских образцов были секвенированы *gbcSp*, ITS и COI, а у японских и европейских – только ITS и/или *gbcSp*), канадским коллегам не удалось завершить ревизию рода *Alaria*. Вместе с тем отметим, что их вклад был значительным, поскольку они уточнили видовой состав аларий в северо-восточной Пацифике, синонимировали ряд описанных для этой акватории видов и высказали предположение о том, что *A. marginata* встречается только у американского побережья Тихого океана [13].

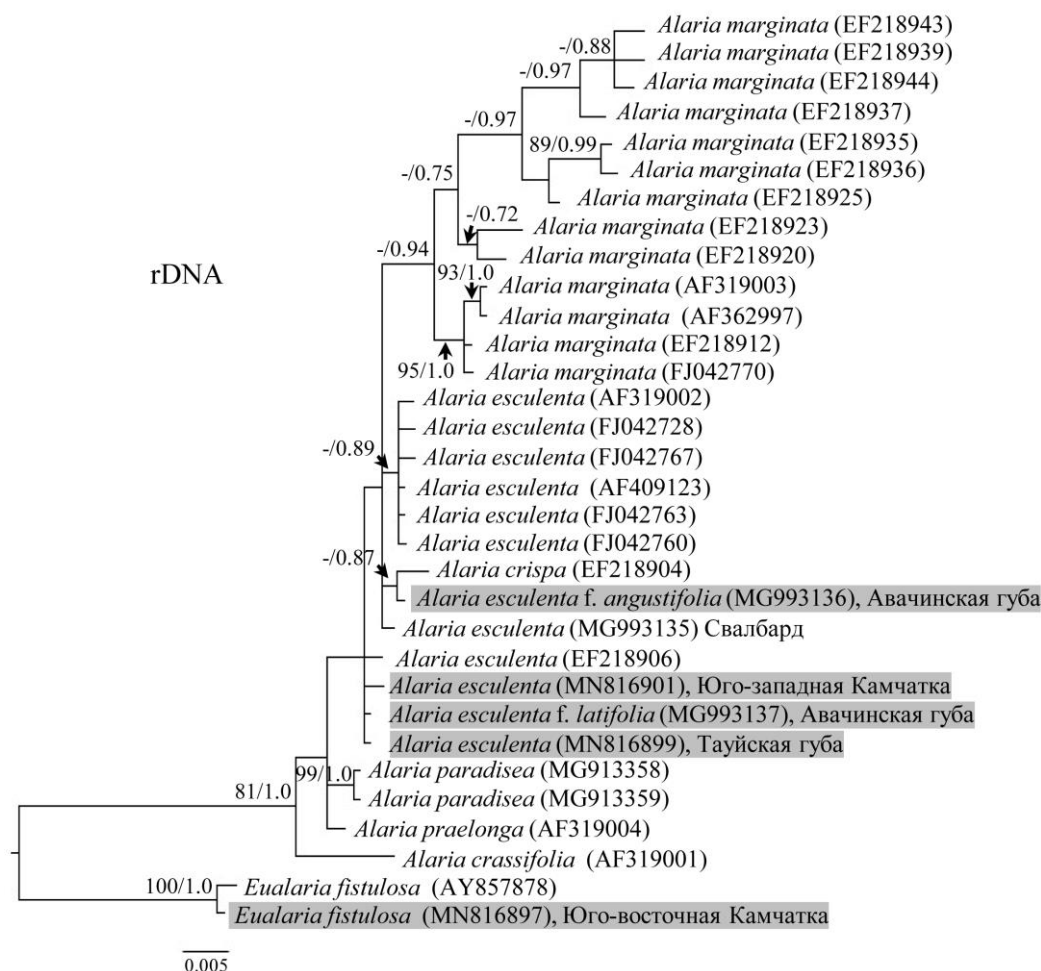


Рис. 4. Филогенетическое дерево представителей родов *Alaria* и *Eualaria* по rDNA.

Значения напротив ветвей дерева – статистический бутстрэп/апостериорная вероятность сходства (Учитывались только значения выше 75. В случаях, когда статистический бутстрэп был ниже 75, ставился прочерк «-»). Исследованные нами образцы отмечены заливкой фона

Fig. 4. Phylogenetic tree of representatives from the genera *Alaria* and *Eualaria* based on rDNA analysis. Consensus support (%) and posterior probabilities are shown (only the values above 75 were included. Dashes “-” present consensus support values below 75). Our studied specimens are highlighted

Проведенное нами молекулярно-филогенетическое исследование представителей этого рода, произрастающих в Авачинском заливе [22], подтвердило предположение канадских исследователей [13] о том, что *A. marginata* распространена только у американского побережья Пацифики. Об этом можно говорить с большой долей уверенности, несмотря на то, что молекулярная идентификация камчатских аларий была сделана только по образцам, собранным у юго-восточной Камчатки.

В пользу этого утверждения свидетельствуют следующие аргументы. Первый и наиболее важный из них – единообразие ламинариевой флоры вдоль всего побережья восточной Камчатки. Согласно современным данным здесь встречаются 14 представителей этого порядка. Единственный из них – *Sympterna triplicata* – имеет у восточной Камчатки ограниченное распространение и севернее Авачинского залива не встречается. Остальные относятся к широкоареальным и повсеместно распространенным видам. Ожидать нахождения где-либо у восточного побережья

Камчатки вида, который бы не встречался в Авачинском заливе, не приходится еще и потому, что сама юго-восточная Камчатка, по мнению многих исследователей, является своеобразной транзитной зоной на пути миграции морских водорослей вдоль западного побережья Пацифики и от азиатского материка к американскому, и наоборот. Направление этого потока в настоящее время, как и в прошлые геологические эпохи, определялось наличием температурной антимерии, выражающейся в заметной разнице температуры водной массы в одноширотных районах северной и восточной Пацифики. Поток миграции при этом шел в большей степени от более холодного азиатского континента к американскому.

Основной причиной, определяющей сложность выделения устойчивых таксономических признаков для видов рода *Alaria*, является чрезвычайная вариабельность и перекрываемость их анатомо-морфологических признаков, что в свое время отмечали монографы рода [3, 11–12]. Подробно это рассмотрено в нашей работе, посвященной роду *Alaria* [19]. О высокой перекрываемости морфометрических признаков можно судить при сравнении морфометрических характеристик, указанных разными авторами (табл. 2).

Таблица 2

Морфологические и морфометрические характеристики и географическое распространение видов рода *Alaria*, указывавшихся на севере Охотского моря у восточного и западного побережий

Morphological and morphometric characteristics and geographical distribution of *Alaria* species reported from the north of the Sea of Okhotsk off the east and west coasts

Характеристика	<i>A. esculenta</i> ^{1, 2}	<i>A. angusta</i> ^{1, 2}	<i>A. praelonga</i> ¹	<i>A. crassifolia</i> ¹	<i>A. ochotensis</i> ^{1, 2}	<i>A. marginata</i> ^{1, 2}
Длина слоевища (м)	3	1–2	2–3	0,5–1,5	до 2,5	2–4,5
Ширина слоевища (м)	0,3	0,05–0,12	0,1–0,13	0,05–0,2	0,2–0,3	0,1–0,3
Длина стволика (м)	<0,5	0,04–0,4	0,03–0,12	0,04–0,15	до 0,1	0,1–0,5
Форма спорофиллов	Клиновидная, линейно-ланцетовидная	Линейная, ланцетовидная	Линейная, линейно-продолговатая	Линейная, ланцетовидная	Линейная, ланцетовидная	Клиновидная, овальная, линейная, ланцетовидная
Соотношение длины к ширине спорофиллов	<10 : 1	>10 : 1	2 : 1	–	–	–
Петиоль	Хорошо или плохо выражен	Плохо выражен	Хорошо выражен	Хорошо выражен	Хорошо выражен	Хорошо или плохо выражен
Форма glandулярных клеток	Овальная, продолговатая	Овальная, продолговатая	Овальная, продолговатая	Овальная, продолговатая	Звездчатая	Овальная, продолговатая
Типовое место обитание	Европа, Атлантический океан	о. Беринга (Командорские острова)	о. Беринга (Командорские острова)	Хакодате (Хоккайдо)	Зал. Анива (Сахалин)	о. Уналашка (Алеутские острова)
Современное распространение	Атлантический океан ³ , Камчатка ⁴ , Япония ⁵	Командорские острова ⁶ , Камчатка ⁶ , Сахалин ⁷ , Курильские острова ⁸ , Япония ⁵	Хоккайдо (Япония) ⁵	Хоккайдо (Япония) ⁵	Сахалин ⁷ , южные Курилы ⁸ , западная Камчатка ⁶ , север Охотского моря ⁹	Алеутские острова ¹⁰ , западное побережье Северной Америки ¹⁰

Примечание. Цифры в надстрочных знаках соответствуют работам, из которых были взяты приведенные в таблице данные: 1 – Т. Виддоусон [12], 2 – Ю.Е. Петров [11], 3 – С. Кран и М. Гири [26], 4 – А.В. Климова и др. [22], 5 – Т. Ешида и др. [27], 6 – Н.Г. Клочкова и др. [16], 7 – Н.Г. Клочкова и Т.А. Клочкова [28], 8 – Н.В. Евсева [18], 9 – М.Н. Белый [17], 10 – К. Лэйн и др. [13].

Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что большинство выделенных для аларий морфолого-анатомических признаков свойственны всем или нескольким видам. Анализ ключей, предложенных Т. Виддоусоном [12] и Ю.Е. Петровым [11] для дифференциации видов рода *Alaria*, показывает, что они совершенно не пригодны, поскольку изученные нами аларии из Охотского моря демонстрируют практически весь диапазон изменчивости признаков, предложенных в качестве таксономических.

Наряду с высокой морфологической изменчивостью представители рода *Alaria* демонстрируют высокую способность к формообразованию. Именно благодаря этому у побережья Северной Америки разные формы *A. marginata* были описаны в качестве самостоятельных видов: *A. marginata*, *A. nana*, *A. taeniata* и *A. tenuifolia*. Их генетическую идентичность показал К. Лэйн с соавторами [13]. Аналогичной оказалась ситуация и с камчатскими видами аларий. Прежде здесь указывались два вида – *A. angusta* и *A. marginata* [16]. Каждый из них помимо характерных морфологических признаков демонстрировал строгую приуроченность к определенным экологическим условиям произрастания и разной гидродинамической нагрузке. Как было сказано выше, молекулярно-филогенетическое изучение этих видов показало, что в генетическом отношении они идентичны [22, 25].

Сравнивая морфологические признаки всех известных в настоящее время дальневосточных представителей рода *Alaria*, можно говорить о том, что среди них только два вида могут быть идентифицированы без особого труда благодаря особенностям их морфологического строения. Один из них – эндемик Курильских островов *A. paradisea*. Он единственный среди всех представителей рода имеет спорофиллы с выпуклой, хорошо выраженной центральной жилкой [25]. Второй, *A. ochotensis*, отличается от остальных видов рода очень коротким стволиком, характерной формой рахиса и основания спорофиллов, а также их значительной толщиной и темно-бурым цветом [3, 12].

В настоящее время накапливается все больше аргументов в пользу использования в систематике ламинариевых водорослей генотипических признаков, особенно там, где практически невозможно использование признаков фенотипической систематики. С помощью молекулярной идентификации возможно очерчивание родов и видов в слабо дифференцированных в морфологическом отношении таксономических группах водорослей. В порядке Laminariales одной из таких молодых в эволюционном отношении и слабо дифференцированных групп является, например, род *Saccharina*. Совсем недавно одна из форм входящего в него вида *S. bongardiana* была переведена в род *Hedophyllum* и разделена по данным молекулярного анализа на два идентичных в морфологическом отношении вида – *H. druehlii* и *H. subsessilis* [29–30]. Это еще один яркий пример игнорирования принципов классической систематики. Во избежание излишнего дробления полиморфных видов многие современные исследователи предлагают использовать в систематике ламинариевых наряду с методами молекулярно-филогенетического анализа, кареологических и биохимических исследований учет данных по палеогеологии и фитогеографии морских водорослей [28, 30–31].

Одним из важных требований фенотипической систематики является использование в таксономических исследованиях типовых образцов, а тогда, когда это невозможно, образцов, собранных в типовых местообитаниях. В практике генотипических исследований это требование все больше игнорируется. В связи с этим нередко возникают ситуации, когда для секвенирования и построения молекулярных деревьев используются образцы, собранные на большом отдалении от типовых мест обитания анализируемых видов. Так, из представленных в табл. 2 видов аларий только для видов *A. esculenta*, *A. crassifolia* и *A. marginata* получены генетические данные при изучении образцов из типовых или близких к ним мест обитания [13, 32–33]. Этого нельзя сказать об *A. praelonga*. Как сказано выше, типовым местообитанием является о. Беринга (Командорские острова). Там со времени К. Чельмана, автора данного вида, его никто не указывал. Тем не менее до настоящего времени этот вид фигурирует в списке альгофлоры о. Хоккайдо [27] и в филогенетических исследованиях алариевых водорослей [13, 32] используются нуклеотидные последовательности, полученные при секвенировании образцов, собранных у о. Хоккайдо и определенных как *A. praelonga*. Стоит отметить, что в начале 2000-х годов были проведены эксперименты по скрещиванию атлантической *A. esculenta* и японской *A. praelonga*. Их гибридизация дала положительный результат, полученные проростки аларий имели сопоставимую с проростками из родительских монокультур скорость роста и морфологию [32]. Это дает основание считать, что растения, определяемые в Японии как *A. praelonga*, на самом деле принадлежат к *A. esculenta*.

Другим примером некорректного выбора образцов для секвенирования – не в типовом местообитании – может послужить *A. taeniata*, которая, как и *A. praelonga*, была описана Чельманом [34] по образцам, собранным им у Командорских островов. К. Лэйн и соавторы [13] включили в свой молекулярно-филогенетический анализ ламинариевых образцы, собранные у берегов Америки и определенные ими как *A. taeniata*. Неудивительно, что с их исследования этот вид, наряду с *A. nana* и *A. tenuifolia*, оказался синонимом *A. marginata*.

Заключение

Проведенное исследование показало, что видовой состав рода *Alaria* в альгофлоре северных районов Охотского моря не столь разнообразный, как это представлялось ранее. Здесь широко распространен вид, в генетическом отношении идентичный аларии, встречающейся у восточной Камчатки и весьма близкий к *A. esculenta*, обитающей в аркто-атлантических водах. Присутствие на севере Охотского моря *A. ochotensis* требует отдельного исследования: посещения в Охотском море места ее произрастания, о. Птичий, и ее типового местообитания, которым является юго-восточный Сахалин, молекулярно-филогенетического изучения собранных там образцов и сравнительного анализа полученных результатов.

Для завершения ревизии рода *Alaria* в дальневосточных морях необходимо провести молекулярно-филогенетическое изучение всех описанных для этого района видов. При этом образцы для анализа должны быть собраны в их типовых местообитаниях, которыми являются Командорские острова (*A. praelonga*, *A. angusta*, *A. taeniata*), юго-восточный Сахалин (*A. ochotensis*) и зал. Лаврентия на Чукотке (*A. crispa*). Без этого невозможно понимание внутривидовой дифференциации этого рода. Без изучения алариевых водорослей Командорских островов считать *A. taeniata* синонимом *A. marginata* преждевременно.

До завершения исследований по данному роду мы предлагаем виды, соответствующие описаниям *A. angusta* и *A. marginata* в работах Ю.Е. Петрова, относить к *A. esculenta* s.l. Также приведенную в работе М.Н. Белого [17; с. 74] иллюстрацию *A. ochotensis*, учитывая полученные нами новые данные, необходимо относить к *A. esculenta* s.l.

Литература

1. *Gmelin S.G.* Historia fucorum. – Petropoli [St. Petersburg]: Ex typographia Academiae scientiarum. – 1768. – 239 p.
2. *Ruprecht F.J.* Algae ochotenses. – Die ersten sicheren Nachrichten über die Tange des Ochotskischen Meeres. St. Petersburg: Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. – 1850. – 243 p.
3. *Yendo K.* A monograph of the genus *Alaria* // J. Col. Sci., Tokyo Imp. Univ. – 1919. – Vol. 43. – P. 1–145.
4. *Nagai M.* Marine algae of the Kurile islands. I // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. – 1940. – Vol. 46. – 137 p.
5. *Tokida J.* The marine algae of Southern Saghalien // Rep. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Imp. Univ. – 1954. – Vol. 2, № 1. – 264 p.
6. *Ушаков П.В.* Фауна Охотского моря и условия ее существования. – М.: Изд-во акад. наук СССР, 1953. – 462 с.
7. *Зинова Е.С.* Водоросли Охотского моря // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. – 1954. – Сер. II. – Вып. 9. – С. 259–307.
8. *Возжинская В.Б.* Морские водоросли западного побережья Камчатки // Новости сист. низш. раст. – 1965. – Вып. 2. – С. 73–78.
9. *Блинова Е.И.* Морские водоросли северо-восточной части Охотского моря // Новости сист. низш. раст. – 1968. – Вып. 5. – С. 33–38.
10. *Возжинская В.Б., Блинова Е.И.* Материалы по распределению и составу водорослей Камчатки (Охотское море) // Труды ин-та океанологии. – 1970. – Вып. 88. – С. 298–307.
11. *Петров Ю.Е.* Род *Alaria* Grev. в морях СССР // Новости сист. низш. раст. – 1973. – Т. 10. – С. 49–59.
12. *Widdowson T.B.* A taxonomic revision of the genus *Alaria* Greville // Syesis. – 1971. – Vol. 4. – P. 11–49.
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 // Mol. Phyl. Evol. – 2007. – Vol. 44. – P. 634–648.
14. *Гусарова И.С., Семкин Б.И.* Сравнительный анализ флор макрофитов некоторых районов северной части Тихого океана с использованием теоретико-графовых методов // Бот. жур. – 1986. – Т. 71, № 6. – С. 781–789.

15. Емельянова А.А. Флора водорослей-макрофитов северных районов Охотского моря, юга восточной Камчатки и северных Курильских островов: дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2005. – 166 с.
16. Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. Атлас водорослей макрофитов прикамчатских вод. Т. 2. – Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. – 2009. – 302 с.
17. Белый М.Н. Водоросли-макрофиты северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата сельди. – Магадан: Новая полиграфия, 2013. – 194 с.
18. Евсеева Н.В. К флоре морских водорослей прибрежной зоны северо-востока Охотского моря // Новости сист. низш. раст. – 2018. – Т. 52, вып. 1. – С. 63–73.
19. Климова А.В. Род *Alaria* Greville (Phaeophyceae, Laminariales) в прикамчатских водах: видовой состав, экология и биология развития: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2018. – 24 с.
20. Huelsenbeck J.P., Ronquist F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. – 2001. – Vol. 17. – P. 754–755.
21. Stamatakis A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies // Bioinformatics. – 2014. – Vol. 30. – P. 1312–1313.
22. Климова А.В., Клочкова Т.А., Клочкова Н.Г. Внутривидовые формы *Alaria esculenta* (Laminariales, Ochrophyta) во флоре морских водорослей восточной Камчатки: первая ревизия // Вестник КамчатГТУ. – 2018. – № 43. – С. 74–86.
23. Yoon H.S., Lee J.Y., Boo S.M. et al. Phylogeny of Alariaceae, Laminariaceae, and Lessoniaceae (Phaeophyceae) based on plastid-encoded Rubisco spacer and nuclear-encoded ITS sequence comparisons // Mol. Phyl. Evol. – 2001. – Vol. 21. – P. 231–243.
24. Saunders G.W., Druehl L.D. Revision of the kelp family Alariaceae and the taxonomic affinities of *Lessoniopsis* Reinke (Laminariales, Phaeophyta) // Proc. Int. Seaweed Symp. – 1993. – Vol. 14. – P. 689–697.
25. Morphological and molecular identification of *Alaria paradisea* (Phaeophyceae, Laminariales) from the Kurile Islands / A.V. Klimova, T.A. Klochkova, N.G. Klochkova, G.H. Kim // Algae. – 2018. – Vol. 33, iss. 1. – P. 1–12.
26. Kraan S., Guiry M.D. Phase II: Strain hybridization field experiments and genetic fingerprinting of the edible brown seaweed *Alaria esculenta* // Mar. Res. Ser. – 2001. – Vol. 18. – P. 1–33.
27. Yoshida T., Suzuki M., Yoshinaga K. Checklist of marine algae of Japan (Revised in 2015) // Jap. J. Phycol. – 2015. – Vol. 63, iss. 3. – P. 129–189.
28. Клочкова Н.Г., Клочкова Т.А. Проблемы геносистематики и изменение родовой принадлежности и авторства у видов бурых ламинариевых водорослей *Saccharina bongardiana* и *Saccharina gurjanovae* // Вестник КамчатГТУ. – 2018. – Вып. 43. – С. 87–95.
29. Saunders G.W., McDevit D.C. A DNA barcode survey of Haida Gwaii kelp (Laminariales, Phaeophyceae) reveals novel ecological and distributional observations and *Saccharina druehlii* sp. nov // Botany. – 2014. – Vol. 92, № 11. – P. 821–826.
30. A comprehensive kelp phylogeny sheds light on the evolution of an ecosystem / S. Starko, M. Soto, Gomez, H. Darby, K.W. Demes, H. Kawai, N. Yotsukura, S.C. Lindstrom, P.J. Keeling, S.W. Graham, P.T. Martone // Mol. Phyl. Evol. – 2019. – Vol. 136. – P. 138–150.
31. Bolton J.J. The biogeography of kelps (Laminariales, Phaeophyceae): A global analysis with new insights from recent advances in molecular phylogenetics // Helg. Mar. Res. – 2010. – Vol. 64, № 4. – P. 263–279.
32. Kraan S., Rueness J., Guiry M.D. Are North Atlantic *Alaria esculenta* and *A. grandifolia* (Alariaceae, Phaeophyceae) conspecific? // European Journ. of Phycology. – 2001. – Vol. 39. – P. 35–42.
33. Ancestral reproductive structure in basal kelp *Aureophycus aleuticus* / H. Kawai, T. Hanyuda, L.M. Ridgeway, K. Holser // Scientific Reports. – 2013. – Vol. 3, iss. 2491. – P. 1–7.
34. Kjellman F.R. Om Beringhafvets algflora // Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. – 1889. – Vol. 23. – P. 1–58.

Информация об авторах
Information about the authors

Клочкова Татьяна Андреевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; доктор биологических наук, проректор по научной работе и международной деятельности, профессор кафедры экологии и природопользования; tatyana_algae@mail.ru

Klochkova Tatyana Andreevna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Doctor of Biological Sciences; Vice-rector for Scientific Work and International Communications, Professor of Ecology and Nature Management Chair; tatyana_algae@mail.ru

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

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

Клочкова Нина Григорьевна – Камчатский государственный технический университет; 683003, Россия, Петропавловск-Камчатский; доктор биологических наук; советник ректора по научно-исследовательской работе и инновациям; ninakl@mail.ru

Klochkova Nina Grigorevna – Kamchatka State Technical University; 683003, Russia, Petropavlovsk-Kamchatsky; Doctor of Biological Sciences; Councilor for Research and Innovations; ninakl@mail.ru