

УДК 581.524

СИСТЕМАТИКА И СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ ГИГАРТИНОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (RHODOPHYTA: GIGARTINALES) ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

© 2021 г. А. В. Скриптова*

*Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия*

**e-mail: askriptsova@mail.ru*

Поступила в редакцию 26.05.2020 г.

После доработки 20.07.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Дан краткий обзор истории систематики порядка Gigartinales; анализируются изменения, произведенные в таксономии гигартиновых водорослей дальневосточных морей России, основанные на молекулярно-филогенетических данных. Обсуждаются таксономические проблемы, решить которые можно только с использованием современных методов.

Ключевые слова: Gigartinales, таксономия, дальневосточные моря России

DOI: 10.31857/S0134347521020108

Порядок Gigartinales второй по величине среди красных водорослей в дальневосточной флоре и третий в мире. Его представители распространены от супралиторали до горизонта сциафильной растительности, от тропиков до Антарктики и Арктики. В морях Дальнего Востока (ДВ) России гигартиновые водоросли часто занимают доминирующее положение в фитоценозах, формируя практически монодоминантные сообщества. Многие из этих водорослей представляют промысловый интерес, будучи источниками ценных фикоколлоидов, различных биологически активных веществ и пищевых красителей.

В течение полувека порядок Gigartinales является предметом многочисленных исследований, приведших к значительным изменениям таксонов всех рангов: описаны новые таксоны, сведены в синонимы или разделены уже существующие, изменился объем самого порядка и семейств, его составляющих. Наиболее значительные преобразования были проведены в конце XX — начале XXI веков; они были связаны с развитием и внедрением в фикологические исследования молекулярных методов, нашедших широкое применение у зарубежных фикоологов. При этом гигартиновые водоросли дальневосточной флоры зачастую не попадали в поле зрения исследователей. Данные о последовательностях маркерных участков ДНК получены лишь для 10% видов флоры дальневосточных морей. Практически полностью не исследованы эндемичные роды и виды, которые составляют более четверти от всех известных для флоры региона гигартиновых водорослей. В настоящей работе рассмотрены пре-

образования, проведенные в таксономии порядка на протяжении полутора столетий, и выявлены основные таксономические проблемы, которые могут быть решены с участием российских исследователей. Обзор посвящен гигартиновым водорослям морей ДВ России, поэтому основное внимание уделено семействам и родам порядка Gigartinales, представители которых встречаются в российском регионе.

Краткая история систематики гигартиновых водорослей

Традиционно систематика красных водорослей базировалась на строении женской репродуктивной системы и развитии зиготы после оплодотворения. Первую классификацию Rhodophyta предложил Ф. Шмитц в конце XIX века (Schmitz, 1883, цит. по: Saunders et al., 2004), выделивший четыре порядка: Nemaliales, Gigartinales, Rhodomeniales и Cryptonemiales. В порядок Gigartinales были объединены водоросли, для которых характерен прокамп; ядро карпогона после оплодотворения перемещается в обычную вегетативную клетку, выступающую в роли ауксиллярной и располагающуюся в непосредственной близости от карпогона; после оплодотворения гонимобласт развивается во внутренних тканях гаметофита. Сходное строение и развитие карпогонной системы характерно для порядка Cryptonemiales, однако у его представителей имеется специализированная ауксиллярная клетка, закладывающаяся до оплодотворения на особых дополнительных (ауксиллярных) ветвях в отдалении от карпогон-

ной ветви (прокарп не формируется). После оплодотворения из карпогона вырастают особые соединительные (ообластемные) нити, с помощью которых оплодотворенное ядро переносится в ауксиллярную клетку. Нити гонимобласта развиваются из ауксиллярной клетки после перенесения в нее оплодотворенного ядра карпогона; карпоспорофит развивается либо внутрь, либо наружу.

В 1925 г. Г. Килин из порядка *Cryptonemiales* выделил порядок *Nemastomales* (*Nemastomatales*) на основании интеркалярного развития ауксиллярной клетки в неизменных коровых нитях, в отличие от криптонемиевых водорослей, у которых ауксиллярная клетка развивается в модифицированных (ауксиллярных) ветвях (Kylin, 1925). Позднее исследователь объединил порядки *Nemastomatales* и *Gigartinales*, отказавшись от прокарпа в качестве основного признака гигартиновых водорослей (Kylin, 1932). Такую классификацию в течение десятилетий использовали практически без изменений. Однако предложенная Г. Килиным трактовка *Gigartinales* и *Cryptonemiales* вызвала множество споров. Ф. Фрич поставил под сомнение значимость предложенных Г. Килиным признаков для разграничения порядков *Gigartinales* и *Cryptonemiales* (см.: Fritsch, 1945). В 1985 г. Г. Крафт и П. Робинс формально обосновали объединение криптонемиевых и гигартиновых водорослей в порядок *Gigartinales* (см.: Kraft, Robins, 1985). Исключение составили семейства *Hildenbrandiaceae* и *Corallinaceae*, выведенные из состава *Cryptonemiales* и повышенные до ранга порядков (Pueschel, Cole, 1982; Silva, Johansen, 1986). Объединенный порядок *Gigartinales* исследователи характеризовали следующими признаками: ауксиллярные клетки присутствуют в разных местах до или после оплодотворения; после оплодотворения ядро карпогона переносится в них через внешнее соединение (соединительные клетки, трубки или нити), а не просто через поровое соединение; поровые пробки между соматическими клетками голые (Kraft, Robins, 1985). Необходимо заметить, что Г. Крафт и П. Робинс, вероятно, ошибочно охарактеризовали поровые пробки как “голые”: у гигартиновых водорослей, а также у всех представителей *Rhodomeniophycidae* поровые пробки с мембраной, без покрывающего слоя или (редко) с одним покрывающим слоем (Saunders, Hommersand, 2004).

Предложение объединить порядки *Gigartinales* и *Cryptonemiales* некоторыми фикологами было признано промежуточным, указывалось на необходимость пересмотра обоих порядков. В предложенной трактовке порядок *Gigartinales* получился слишком громоздким, он включал около 40 семейств и был полифилетичным. Анализируя расширенный порядок *Gigartinales*, С. Линдстром и Р. Скагел подчеркивали, что он объединяет водоросли с очень разными морфологией и анатомией, типами смены поколений, строением жен-

ской половой системы и постфертилизационным развитием (Lindstrom, Scagel, 1987). В дальнейшем из состава *Gigartinales* были выведены и повышены до ранга порядков семейства *Gracilariaceae* и *Ahnfeltiaceae*, у видов которых отсутствует ауксиллярная клетка, а также семейства *Plocamiaceae* и *Halymeniaceae* (см.: Fredericq, Hommersand, 1989; Maggs, Pueschel, 1989; Saunders, Kraft, 1994, 1996); был восстановлен порядок *Nemastomatales* (см.: Saunders, Kraft, 2002). Выделение порядков *Plocamiales* и *Halymeniales* было проведено с привлечением молекулярных данных (Saunders, Kraft, 1994, 1996). К порядку *Halymeniales* отошло значительное число видов, ранее входивших в порядок *Cryptonemiales*. В связи с этим в фикологической литературе развернулась дискуссия о приоритете названия порядка (Masuda et al., 1999; Kraft, Saunders, 2000; Silva, 2002) и некоторые фикологи предпочли прежнее название *Cryptonemiales* (см.: Silva, 2002; Селиванова, 2008). Однако в международной базе данных по водорослям *AlgaeBase* принято название *Halymeniales* (см.: Guiry, Guiry, 2020).

Изменения коснулись и семейства *Solieriaceae*, которое, как считали, представлено в водах российского ДВ двумя родами: *Opuntiella* и *Turnerella* (см.: Перестенко, 1994). В 1982 г. П. Габриэльсон и М. Хоммерсанд объединили семейства *Rhabdoniaceae* и *Solieriaceae* на основании сходства развития апикальной клетки, постфертилизационных стадий развития карпогонной системы и формирования клетки слияния. Объединенное семейство *Solieriaceae* одновременно было разделено на три трибы (Gabrielson, Hommersand, 1982a, 1982b). Через год было отмечено, что трибы слабо дифференцированы (Kraft, Gabrielson, 1983), позднее было показано, что они не поддерживаются молекулярными данными (Fredericq et al., 1999), а само семейство не является монофилетичным (Faye et al., 2005). А. Чиовитти с соавторами (Chiovitti et al., 1998) предложили восстановить семейство *Rhabdoniaceae* под названием *Areschougia* на основании присутствия уникального высокометилированного каррагинана у его представителей. Это предложение было поддержано молекулярными данными (Saunders et al., 2004). Роды *Turnerella* и *Opuntiella* были выведены из состава семейства *Solieriaceae* и на основании данных молекулярного анализа (гена *rbcL*), развития ауксиллярной клетки из вегетативной и синтеза гибридного κ/β -каррагинана были отнесены к семейству *Furcellariaceae* (см.: Fredericq et al., 1996).

Следует отметить, что в конце XX века появились сомнения в том, что признаки, характеризующие строение женской репродуктивной системы и развитие карпоспорофита после оплодотворения, являются достаточными для разделения багрянков на классы и порядки. Это было связано с результатами электронной микроскопии, а также культуральных и биохимических исследований, показавших гетерогенность жизненных циклов, типов роста, строения поровых пробок и полиса-

харидов клеточных стенок у представителей одного класса, а иногда и одного порядка. Большое количество молекулярных данных, полученных для разных видов, вызвало необходимость переосмысления всей системы красных водорослей — от порядков и семейств до высших таксонов. Эта работа была выполнена Г. Сондерсом и М. Хоммерсандом, которые составили новую иерархическую систему Rhodophyta, учитывающую строение пластид, наличие полового размножения, особенности жизненного цикла, наличие и строение поровых пробок, строение женской половой системы и развитие карпоспорофита (Saunders, Hommersand, 2004). В данной системе порядок Gigartinales относится к подклассу Rhodymeniophycidae класса Florideophyceae.

С конца XX века в систематике водорослей преобладает молекулярно-филогенетический подход. К 2004 г. порядок Gigartinales объединял около 30 семейств. Однако Г. Сондерс отмечал его неоднородность: на основании анализа SSU гДНК была показана слабая связь семейства Peyssonneliaceae с другими семействами порядка Gigartinales (см.: Saunders et al., 2004). В 2009 г. это семейство было выведено из состава Gigartinales и повышено до ранга порядка Peyssonneliales (см.: Kragesky et al., 2009). Семейство Hupneaceae было слито с семейством Cystocloniaceae (см.: Saunders et al., 2004).

В 2010-х годах по данным молекулярных исследований было описано четыре новых семейства гигартиновых водорослей на основе родов, ранее включавшихся в другие семейства порядка Gigartinales (см.: Rodríguez-Prieto et al., 2013, 2014; Dixon et al., 2015; Dumilag et al., 2019). Представители этих семейств в российских водах не встречаются. Изменения произошли и в семействе Phyllophoraceae. На основании сходства последовательностей *rbcL* из семейства Petroceldiaceae в него был перенесен род *Mastocarpus* (со стадией развития *Petrocelis*), а само семейство было упразднено (Fredericq, Ramirez, 1996). Следует подчеркнуть, что развитие молекулярных методов исследования заставило отказаться от особенностей жизненного цикла в качестве основного критерия для разграничения родов в семействе Phyllophoraceae (см.: Maggs et al., 2013; Calderon, Boo, 2016a; Calderon et al., 2016; Shibneva et al., 2021). В основу новой систематики были положены особенности тонкого строения цистокарпов, в частности, наличие разноядерных и измененных (вторичных) клеток сердцевин, окружающих цистокарп; расположение карпоспор, связанных с клетками сердцевин; тип связи нитей гонимобласта, пересекающих границу цистокарпа, с вегетативными клетками (Calderon, Boo, 2016a, 2017; Calderon et al., 2016). Наиболее значительные изменения произошли в родах *Ahnfeltiopsis*, *Gymnogongrus* и *Phyllophora*, которые, как было показано, не являются монофилетичными (Calderon, Boo, 2016a, 2016b, 2017; Calderon et al., 2016;

Shibneva et al., 2021). На основе изучения представителей этих родов были описаны четыре новых рода (Maggs et al., 2013; Calderon, Boo, 2016a, 2016b, 2017), пять видов рода *Ahnfeltiopsis* перенесены в род *Besa* (см.: Calderon et al., 2016; Shibneva et al., 2021), а некоторые виды оставлены в родах *Ahnfeltiopsis* и *Gymnogongrus* до детального исследования строения цистокарпов (Shibneva et al., 2021). Таксономия данной группы водорослей остается неразрешенной, и необходимы дальнейшие исследования.

Несмотря на значительный прогресс в систематике семейств гигартиновых водорослей, в настоящее время полного понимания филогенетических связей между ними в порядке Gigartinales не достигнуто (Dumilag et al., 2019). Сам порядок остается гетерогенным, предполагается, что некоторые семейства могут быть повышены до ранга порядка (Maggs et al., 2007). Такими семействами являются Dumontiaceae, Caulacanthaceae, Calosiphoniaceae, Sphaerococcaceae (см.: Maggs et al., 2007) и, по-видимому, семейство Kallymeniaceae, на филогенетических деревьях образующее сестринскую кладу с Dumontiaceae (см.: Saunders et al., 2004; Withal, Saunders, 2006).

Проведенные со времен Г. Килина (Kylin, 1956) преобразования в систематике порядка Gigartinales отразились и на трактовке его диагностических признаков. В настоящее время этот порядок объединяет водоросли с разной морфологией, с различным анатомическим одно- и многоосевым строением, с прокарпом и без, с разными способами переноса зиготы в ауксиллярную клетку. Общим для всех гигартиновых водорослей является наличие ауксиллярной клетки, которая формируется до оплодотворения. Сходные признаки характерны и для выделенных из Gigartinales порядков Halymeniales, Plocamiales, Nemastomatales и Peyssonneliales (табл. 1). Эти порядки различаются по наличию или отсутствию прокарпа и вторичных поровых связей, по расположению ауксиллярной клетки и положению инициальных нитей гонимобласта. У представителей Gigartinales встречается весь спектр признаков, присущих данным порядкам. Таким образом, особенности строения и развития женской репродуктивной системы — основного диагностического признака при выделении порядков красных водорослей до внедрения методов молекулярных исследований, частично потеряли свою таксономическую значимость. В табл. 1 дана сравнительная характеристика порядка Gigartinales в современной трактовке и порядков, выделенных из него.

В настоящее время порядок Gigartinales объединяет 36 семейств и около 1000 видов (Guiry, Guiry, 2020). Разграничение семейств базируется на особенностях развития женской генеративной системы, таких как строение карпогонной системы, положение ауксиллярных клеток, формирование клетки слияния и инициальных нитей гонимобласта. В табл. 2 приведены характерные

признаки семейств, представленных в дальневосточной флоре.

За последние 20 лет дальневосточная флора гигартиновых водорослей пополнилась рядом видов. Были описаны новый вид *Neodilsea orientalis* Kloczova (см.: Клочкова, 1996) и два новых вида рода *Neoabbottiella* (см.: Писарева, Клочкова, 2013); найдены два вида рода *Constantinea* (см.: Клочкова, Писарева, 2009), не приведенные в сводке по красным водорослям дальневосточных морей (Перестенко, 1994), но отмечавшиеся в более ранних работах. В то же время в результате повышения семейства Halymeniaceae до ранга порядка Halymeniales (см.: Saunders, Kraft, 1996) объём порядка Gigartinales в дальневосточных морях сократился на три рода и четыре вида.

Таким образом, в современной концепции порядок Gigartinales в дальневосточных морях России представлен 11 семействами, 32 родами и более чем 60 видами. Ниже рассмотрены семейства дальневосточной флоры, подвергшиеся наибольшему таксономическим изменениям за последние 30 лет, с акцентом на роды и виды, которые требуют пристального внимания.

Современные проблемы таксономии в некоторых семействах порядка Gigartinales

Семейство Dumontiaceae

Семейство Dumontiaceae объединяет виды, у которых карпогонная и ауксиллярная системы пространственно разобщены, а карпогон сливается с другими клетками карпогонной ветви перед формированием соединительных нитей (Mitchell, 1966). В морях ДВ обитают представители восьми родов этого семейства. Основываясь на особенностях анатомии и жизненного цикла разных родов, некоторые исследователи полагают, что семейство Dumontiaceae не является однородным. Так, Л.П. Перестенко (1975) считала, что среди дальневосточных представителей этого семейства род *Farlowia* близок к водорослям семейства Gloiosiphoniaceae и должен быть переведен в него или выделен в новое семейство, включающее также роды *Pikea*, *Acrosymphyton* и *Thuretloopsis*, в то время принадлежавшие семейству Dumontiaceae. В итоге род *Acrosymphyton* был выделен в одноименное семейство (Lindstrom, 1987), а остальные роды оставлены в составе семейства Dumontiaceae. Более поздние молекулярные исследования подтвердили полифилию семейства в целом и монофилию родов, распространенных в холодно-умеренных водах Северного полушария (Tai et al., 2001). Здесь выделяют две группы родов: первая группа объединяет роды *Dilsea*, *Neodilsea* и *Masudaphycus*, несколько особняком от них стоит род *Dumontia*; вторая группа включает роды *Farlowia* и *Pikea*; род *Constantinea* наиболее отдален от других представителей данного семейства. Однако принадлежность рода *Farlowia* к дюмонтиевым водо-

рослям несомненна, что опровергает предположение Л.П. Перестенко (1975).

Нерешенным остался вопрос о границах и объеме родов *Dilsea* и *Neodilsea*. Эти два морфологически и анатомически сходных рода различаются лишь расположением тетраспорангиев: у видов рода *Dilsea* тетраспорангии интеркалярные, тогда как у видов *Neodilsea* они развиваются латерально на нитях коры (Lindstrom, 1985). Исключением является *Dilsea socialis* (Postels et Ruprecht) Perestenko с латеральным расположением спорангиев (Перестенко, 1994). Было предложено разграничивать эти два рода на основании расположения тетраспорангиев полосами (*Dilsea*) или рассеянно по пластине (*Neodilsea*), а не на способе их прикрепления к коровым нитям (Tai et al., 2001). Позднее на основании анализа COI-5' было показано, что *Neodilsea natashae* S.C. Lindstrom ближе к роду *Dilsea*, чем к роду *Neodilsea* (см.: Saunders, 2008). Проведя мультилокусный анализ, Г. Сондерс и С. Линдстром перевели *N. natashae* в род *Dilsea* (см.: Saunders, Lindstrom, 2011). В настоящее время в дальневосточных морях отмечено шесть видов рода *Neodilsea* и два вида рода *Dilsea* — *D. socialis* и *D. natashae* (S.C. Lindstrom) G.W. Saunders et S.C. Lindstrom. Сведения о расположении тетраспорангиев на пластине у *Neodilsea orientalis* отсутствуют. Генетические данные имеются лишь для трех видов. Заметим, что окончательного ответа на вопросы о самостоятельности видов *Neodilsea longissima* (Masuda) S.C. Lindstrom и *N. integra* (Kjellman) A.D. Zinova, а также о встречаемости вида *N. tenuipes* Yamada et Mikami в российских водах не получено (Клочкова, 1996). Последний вид был описан с побережья Хоккайдо (Mikami, 1954), отмечен для островов Итуруп и Уруп А.Д. Зиновой и Л.П. Перестенко (1974); в дальнейшем его встречаемость здесь не была подтверждена.

Дискуссионным остается таксономическое положение еще одного рода — *Neoabbottiella*, в настоящее время помещенного в порядок Halymeniales. История систематики этого рода подробно описана Н.А. Писаревой и Н.Г. Клочковой (2013). В монографии Л.П. Перестенко (1994) род *Neoabbottiella* помещен в семейство Dumontiaceae, как было предложено И. Эбботт (Abbott, 1982). Однако С. Линдстром (Lindstrom, 1985) на основании строения карпогонной и ауксиллярной систем отнесла типовой вид рода *Neoabbottiella araneosa* (Perestenko) S.C. Lindstrom к семейству Cryptonemiaceae одноименного порядка, который в дальнейшем претерпел ряд таксономических преобразований и в настоящее время не является валидным. Как упоминалось выше, некоторые таксоны, ранее относившиеся к порядку Cryptonemiales, были выделены в новый порядок Halymeniales, в который попал и род *Neoabbottiella* (см.: Guiry, Guiry, 2020). Учитывая сходство строения карпогонной и ауксиллярной систем у *Neoabbottiella* и дюмонтиевых водорослей, таксоно-

Таблица 1. Сравнительная характеристика порядка Gigartinales и порядков, выделенных из него (п/класс Rhodumenophycidae)

Порядок	Структура таллома	Прокарп	Карпальная ветвь	Ауклилярная клетка (АК)	Развитие карпоспорофита	Смена поколений	Вторичные поровые связи	Поровые пробки	Сульфированные полисахариды клеточной стенки
Gigartinales	Одно- и многоосевая	Есть или отсутствует	3-клеточная и более	В модифицированной ветви коры, несущая клетка или вегетативная клетка коры	От АК, соединительных нитей, клетки слияния; многочисленные или одиночные инициали гонимобласта, внутрь или наружу	Изо- и гетероморфная	Есть или отсутствуют (Dimorphia-seae)	С мембраной, без покрывающего слоя	Каррагинаны и агары
Graciliales	Одноосевая	Отсутствует	2-клеточная и более, с двумя и более стерильными ветвями	Отсутствует	От клетки слияния; многочисленные инициали – латеральные или направленные наружу	Изоморфная	Есть	С мембраной, без покрывающего слоя	Агар
Rosales	Одно- и многоосевая	Есть	3-клеточная	Несущая клетка	От АК; одиночная инициаль, направленная наружу	Изоморфная	Нет данных	Нет данных	1,3-связанные остатки D-галактозы; нет чередующихся 1,3 и 1,4 связей, характерных для каррагинана
Halymeniales	Многоосевая	Отсутствует	2–4-клеточная	В модифицированной или немодифицированной ветви коры	От АК; одиночная инициаль, направленная наружу	Изоморфная	Есть или отсутствуют	С мембраной, без покрывающего слоя	Преимущественно λ -каррагинан с низким содержанием 3,6-ангидрогалактозы и L-галактозы (как у агара)
Nemastomatales	Многоосевая	Отсутствует	3-клеточная	Интеркалярная в немодифицированной коревой или ризоидообразной нити	От АК или соединительных нитей, многочисленные латеральные или направленные наружу инициали	Гетероморфная	Отсутствуют	–	Глюкуронгалактаны
Peysosmellales		Отсутствует	3–6-клеточная	В 3–6-клеточной ауклилярной ветви	От АК или соединительных нитей; многочисленные инициали	Изоморфная	Есть	С двухлоейным покрывающим слоем	Каррагинанополобные; преимущественно из D-галактозы, с низким содержанием L-галактозы и ксиллозы

Таблица 2. Сравнительная характеристика семейств порядка Gigartinales, распространенных в морях Дальнего Востока России

Семейство	Структура таллома	Прокарп	Карпогонная система	Ауксиллярная система	Развитие гонимобласта	Тетраспорангии	Смена поколений
Dumontiaceae	Одно-, реже многоосевая, нитчатая	–	Монокарпогонная, КВ 6–12-клеточная (до 18 клеток)	АК интеркалярная в 7–30-клеточной ауксиллярной ветви	Множественные инициали от соединительных нитей и дочерних клеток АК	Зональные	Изоморфная
Gloiosiphoniaceae	Одноосевая, нитчатая	+	Монокарпогонная, КВ 3–7-клеточная	АК терминальная в 4–7-клеточной ауксиллярной ветви	От АК, одна инициаль	Крестообразные, в нематетях	Гетероморфная
Tichosagraceae	Многоосевая, нитчатая	+	Монокарпогонная, КВ 2–3-клеточная	АК с двумя стерильными клетками	Внутри от клетки слияния	Зональные	Изоморфная
Endocladaceae	Одноосевая, нитчатая	+	Поликарпогонная, ампульная, КВ 2-клеточная	АК – одна из клетки ампулы	От клетки слияния, одиночная инициаль	Крестообразные	Изоморфная
Kallumeniaceae, Crossocarpaceae	Многоосевая, псевдопаренхимная или нитчатая	–	Поликарпогонная, КВ 3-клеточная, крупные вспомогательные клетки	АК, окруженная 5–6 вспомогательными клетками	Множественные инициали от места соединения АК и соединительных нитей	Крестообразные	Изоморфная
Stuopaceae	Многоосевая	–	Монокарпогонная, КВ 2–3-клеточная	АК неотличима от вегетативной клетки	От места соединения АК и соединительных нитей	Зональные	Изоморфная
Fuaceae	Многоосевая, нитчатая	–	Моно- и поликарпогонная, КВ 3–5-клеточная	АК – вегетативная клетка	От места соединения АК и соединительных нитей, одиночная инициаль, внутри	Зональные	Гетероморфная
Cystoclopiaceae	Одноосевая, псевдопаренхимная	+	Монокарпогонная, КВ 2–3-клеточная	АК дистально на несущей клетке	От АК, одна инициаль, внутри	Зональные	Изоморфная
Gigartineae	Многоосевая, нитчатая	+	Монокарпогонная, КВ 3-клеточная	АК – несущая клетка	Множественные инициали от клетки слияния, латерально и внутри	Крестообразные	Изоморфная
Rhulphoragaceae	Многоосевая, псевдопаренхимная	+	Монокарпогонная, КВ 3-клеточная, с 1–2-клеточными стерильными веточками	АК – несущая клетка	Множественные инициали от АК, внутри	Крестообразные	Изо-, гетероморфная или тетраспоробласт

Примечание. АК – ауксиллярная клетка, КВ – карпогонная ветвь.

мическое положение *Neoabbottiella* spp. нуждается в уточнении с привлечением молекулярных данных.

Семейство Gloiosiphoniaceae

На Дальнем Востоке России это семейство представлено лишь видом *Gloiosiphonia capillaris* (Hudson) Carmichael. Однако в сводке по красным водорослям дальневосточных морей Л.П. Перестенко (1994) приводит *Gloiosiphonia californica* (Farlow) J. Agardh с синонимом *G. capillaris*. На основании особенностей развития ветвей на ранних стадиях гаметофита в культуре Т. ДеКью с соавторами (DeCew et al., 1981) заключили, что водоросли с тихоокеанского побережья Америки – штаты Нижняя Калифорния (Мексика) и Калифорния (США) – отличаются от водорослей с Атлантики, и пришли к выводу, что вид *G. californica*, ранее сведенный в синоним *G. capillaris* (см.: Edelshtein, 1972), является самостоятельным. *G. capillaris* распространен вдоль западного и восточного побережья в Атлантике, обнаружен у западного побережья Америки от штата Вашингтон до Аляски. Однако водоросли из северных популяций американского побережья и из российских вод не были исследованы в культуре, не проводилось и сравнительное молекулярное исследование растений из Атлантики и Тихого океана, поэтому вопрос о видовой принадлежности *Gloiosiphonia* из северо-западной Пацифики остается открытым.

Семейства Kallymeniaceae и Crossocarpaceae

Семейство Crossocarpaceae было выделено Л.П. Перестенко (1975). Анализируя строение и развитие женской репродуктивной системы после оплодотворения у вновь описанного рода *Kallymeniopsis*, автор отметила, что женская репродуктивная система видов рода имеет явные черты специализации, отличающие этот род от других представителей семейства Kallymeniaceae. Первая клетка слияния у *Kallymeniopsis* образуется в результате соединения в одно лопастное образование несущей клетки и вспомогательных клеток, но не клеток карпогонной ветви, тогда как у других представителей данного семейства в формировании клетки слияния кроме несущей и вспомогательной вегетативной клеток участвуют одна или две клетки карпогонной ветви. Л.П. Перестенко также отметила, что, как и у *Kallymeniopsis*, виды родов *Cirrulicarpus*, *Erythrophyllum* и *Crossocarpus* характеризуются сходным образованием клетки слияния. На этом основании она выделила новое семейство Crossocarpaceae (в то время в составе порядка Cryptonemiales) и назвала его по роду *Crossocarpus*, который был описан первым. К новому семейству также был отнесен вид *Beringia castanea* Perestenko, для которого образование клетки слияния проследить не удалось (Перестенко, 1975).

В 1984 г. Г. Хансен и С. Линдстром посчитали особенности развития кроссокарповых водорослей недостаточными для выделения самостоя-

тельного семейства и предложили считать роды *Kallymeniopsis*, *Crossocarpus*, *Beringia* и *Hommersandia* принадлежащими семейству Kallymeniaceae (см.: Hansen, Lindstrom, 1984). В 1986 г. Л.П. Перестенко перевела *Pugetia palmatifolia* Tokida в род *Hommersandia*, который был описан ранее (Hansen, Lindstrom, 1984), и выделила новый род *Velatocarpus*, отнеся оба рода к семейству Crossocarpaceae (см.: Перестенко, 1986). Таким образом, взгляды на объём этих двух семейств различались и в дальнейшем в систематике сосуществовали две позиции. Отечественные фикоологи (Перестенко, 1994; Селиванова, 2008), а также К. Шнейдер и М. Винн (Schneider, Wynne, 2007) признавали семейство Crossocarpaceae с семью родами, а большинство зарубежных ученых ограничивали это семейство родами *Crossocarpus* и *Velatocarpus*. Молекулярные исследования (Saunders et al., 2017) подтвердили правоту Г. Хансен и С. Линдстром (Hansen, Lindstrom, 1984), поэтому в настоящее время роды *Kallymeniopsis*, *Cirrulicarpus*, *Beringia*, *Erythrophyllum* и *Hommersandia* рассматриваются в составе семейства Kallymeniaceae (см.: Guiry, Guiry, 2020).

Семейство Kallymeniaceae является наиболее изученным с помощью молекулярных методов исследования в последнее десятилетие (Clarkston, Saunders, 2010, 2012; D'Archino et al., 2011; Saunders et al., 2017; Selivanova et al., 2020). Отмечено, что большинство родов этого семейства остаются поли- и парафилетичными и требуют дальнейшего изучения (D'Archino et al., 2011; Saunders et al., 2017). Недавние молекулярные исследования позволили пересмотреть таксономическое положение некоторых родов и видов семейства Kallymeniaceae, а также сократить объем семейства Crossocarpaceae, ограничив его, по-видимому, типовым родом (Selivanova et al., 2020). Показано, что эндемичный для дальневосточных морей *Velatocarpus pustulosus* (Postels et Ruprecht) Perestenko близок к роду *Erythrophyllum* и образует с ним сестринскую кладу на консенсусном филогенетическом дереве, построенном на основании объединенных последовательностей LSU, *rbcL* и COI-5' участков ДНК, поэтому, очевидно, должен быть переведен в семейство Kallymeniaceae. Второй вид рода *Velatocarpus kurilensis* Perestenko проанализирован не был, однако в настоящее время он также рассматривается в семействе Kallymeniaceae (Guiry, Guiry, 2020). Вид *Cirrulicarpus ruprechtianus* (E.S. Sinova) Perestenko был переведен в новый род *Commanderella*, а вид *Cirrulicarpus gmelinii* (J.V. Lamouroux) Tokida et Masaki – в род *Erythrophyllum* как *E. gmelinii* (J.V. Lamouroux) Yendo (см.: Selivanova et al., 2020). Для видов *Kallymeniopsis lacera* (Postels et Ruprecht) Perestenko и *Kallymeniopsis oblongifruca* (Setchell) G.I. Hansen (см.: Clarkston, Saunders, 2010) также были предложены новые номенклатурные комбинации: *Erythrophyllum lacerum* (Postels et Ruprecht) Selivanova, Zhigadlova et G.W. Saunders и *E. oblongifruca*

(Setchell) G.W. Saunders (см.: Clarkston, Saunders, 2010; Selivanova et al., 2020). В то же время родовая принадлежность *Kallymeniopsis verrucosa* A.D. Zinova et I.S. Gussarova осталась невыясненной, возможно, этот вид также будет переведен в род *Erythrophyllum*.

В 2012 г. у побережья Канады был описан новый вид семейства — *Beringia wynnei* Clarkston et G.W. Saunders (см.: Clarkston, Saunders, 2012). При его описании исследователи опирались на результаты сравнения морфологии и анатомии этой водоросли с признаками типового вида рода *B. castanea*, собранного у Северных Курильских островов. Последовательности маркерных участков ДНК *B. castanea* получены не были (Clarkston, Saunders, 2012). В 2017 г. на основании молекулярных данных *B. wynnei* был переведен в род *Erythrophyllum* как *E. wynnei* (Clarkston et G.W. Saunders) G.W. Saunders (см.: Saunders et al., 2017). Родовая принадлежность типового вида рода *Beringia* пока не выяснена.

Был упразднен род *Ionia* — эндемик ДВ, представленный единственным видом *Ionia cornu-cervi* Perestenko. Проведенные в 2013 г. морфологический и молекулярный анализы показали принадлежность этого вида к роду *Callophyllis*, и была предложена номенклатурная комбинация *Callophyllis cornu-cervi* (Perestenko) T.A. Klochkova, N.G. Klochkova et S.M. Boo (см.: Klochkova et al., 2013). Таким образом, в настоящее время род *Callophyllis* в дальневосточных морях насчитывает семь видов. За пределами молекулярных исследований из эндемичных для дальневосточных морей видов семейства Kallymeniaceae остались три вида (*B. castanea*, *V. kurilensis*, *K. verrucosa*) и единственный вид семейства Crossocarpaceae *Crossocarpus lamuticus* Ruprecht.

Следует отметить, что положение самого семейства Kallymeniaceae в порядке Gigartinales не является однозначным. На филогенетических деревьях, построенных на основе последовательностей SSU и ITS участков ДНК, представители семейства кластеризуются внутри порядка Gigartinales, но образуют хорошо обособленную монофилетическую кладу, близкую к семейству Dumontiaceae и отдаленную от других семейств Gigartinales (см.: Tai et al., 2001; Saunders et al., 2004). Однако принадлежность семейств Kallymeniaceae и Dumontiaceae к порядку Gigartinales не ставится под сомнение (Saunders et al., 2004; Saunders et al., 2017). Самостоятельность семейства Crossocarpaceae нуждается в подтверждении молекулярными данными.

Семейство Cruoriaceae

Вопрос о том, считать ли круориевые водоросли самостоятельными видами, возник с развитием культуральных исследований. Было показано, что *Cruoria rosea* (P. Crouan et H. Crouan) P. Crouan et H. Crouan и *C. arctica* F. Schmitz являются тетраспоридной стадией вида *Turnerella pennyi*

(Harvey) F. Schmitz (см.: South, Tittley, 1986), а *Cruoria profunda* E.Y. Dawson — стадией развития *Opuntia californica* (Farlow) Kylin (см.: DeCew et al., 1992). Для большинства видов семейства *Cruoria* неизвестен карпоспорофит. Исключение составляют *C. pellita* (Lyngbye) Fries и *C. cruorii-formis* (P. Crouan et H. Crouan) Denizot. По мнению К. Магг и М. Гайри, только этими двумя видами должно быть ограничено семейство Cтуогіа-сеае (см.: Maggs, Guiry, 1989). Это семейство характеризуется отсутствием дифференцированной ауксиллярной клетки, в роли которой выступает интеркалярная клетка ближайшей к карпону вегетативной нити; соединительные нити развигаются от карпогона, а нити гонимобласта, направленные как внутрь, так и наружу таллома, развиваются от соединительных нитей. В дальневосточных морях отмечены три вида: *Cruoria profunda* (в настоящее время синоним *O. californica*), *C. pacifica* Kjellman и *C. sachalinensis* Perestenko (см.: Перестенко, 1994; Klochkova, 1998). Для двух последних видов известен только тетраспорид. Возможно, они также являются стадией жизненного цикла других водорослей, поэтому их самостоятельность нуждается в подтверждении данными молекулярных и культуральных исследований.

Семейство Phylloporaceae

Считалось, что семейство Phylloporaceae в морях ДВ представлено пятью видами из трех родов (по два вида *Coccolytus* и *Mastocarpus*, один вид *Ahnfeltiopsis*) (Перестенко, 1994). Однако, как показали недавние исследования, род *Ahnfeltiopsis* не встречается в водах российского Дальнего Востока. Водоросли, ранее принимаемые за *Ahnfeltiopsis flabelliformis* (Harvey) Masuda, должны относиться к двум морфологически близким видам: *Besa japonica* (Suringar) A.V. Skriptsova et S.Y. Shibneva и *B. divaricata* (Holmes) M.S. Calderon et S.M. Boo. Последний вид включает внутривидовую морфолого-экологическую форму *B. divaricata* f. *ahnfeltioides* (Makijenko) A.V. Skriptsova et S.Y. Shibneva (см.: Shibneva et al., 2021). Оба вида произрастают только на юге дальневосточного региона, у о-ва Хонсю и побережья Кореи, часто образуя смешанные заросли. В настоящее время таксономическое положение дальневосточных филлофоровых водорослей разрешено, но этого нельзя сказать о видах родов *Gymnogongrus* и *Ahnfeltiopsis*, произрастающих в сопредельных водах. Большинство из них с побережья Японии, Кореи и Китая нуждается в таксономической ревизии.

Семейство Gigartinaceae

В дальневосточных морях это семейство представлено двумя близкородственными родами *Chondrus* и *Mazzaella* (см.: Перестенко, 1994). Показано, что род *Mazzaella* является парафилетическим, а виды *Mazzaella cornucopiae* (Postels et Ruprecht) Hommersand, в синонимы которого было сведено название *Iridaea cornucopiae* Postels et

Ruprecht (Перестенко, 1994), и *Mazzaella japonica* (Mikami) Hommersand имеют большее генетическое сходство с *Chondrus*, чем с другими представителями рода *Mazzaella* (см.: Hommersand et al., 1999). Анализируя последовательности ITS1 рибосомной ДНК типовых образцов *M. cornucopiae*, *Mazzaella parksii* (Setchell et N.L. Gardner) Hughey, P.C. Silva et Hommersand и *I. cornucopiae* с Курильских островов, Дж. Хьюи с соавторами пришли к выводу, что "...водоросли с Курильских островов, ранее отнесенные к *Iridaea cornucopiae*, представляют собой самостоятельный вид *Mazzaella*" (см.: Hughey et al., 2001, с. 1104). Этот вывод подкрепляется сведениями о расположении сорусов тетраспорангиев. Однако исследователи не решились отнести дальневосточную "*M. cornucopiae*" к какому-либо виду рода *Mazzaella*.

Не до конца понятной остается самостоятельность видов *Chondrus yendoi* Yamada et Mikami и *M. cornucopiae* subsp. *yendoi* (Yamada et Mikami) Perestenko. По мнению Л.П. Перестенко (1994, с. 215), *C. yendoi* – это географическая раса *M. cornucopiae* subsp. *yendoi*. "У южной границы ареала *M. cornucopiae* приобретает черты *Chondrus* (обвертка из нитей вокруг гонимобласта не развивается), и поэтому япономорская раса *M. cornucopiae* была описана как *Chondrus yendoi*". В то же время принадлежность *C. yendoi* к роду *Chondrus* подтверждается молекулярными данными (Hughey et al., 2001). Для *M. cornucopiae* subsp. *yendoi* такие сведения отсутствуют. В международной базе данных AlgaeBase этот подвид приводится как синоним *C. yendoi* (см.: Guiry, Guiry, 2020).

К порядку Gigartinales принято относить и вид *Lukinia dissecta* Perestenko, хотя его принадлежность к определенному семейству порядка до сих пор не выяснена. Описывая новый вид и род, Л.П. Перестенко отметила, что "...по строению карпогонной системы после оплодотворения и особенностям образования тетраспорангиев он не может быть отнесен ни к одному из известных родов и семейств" (Перестенко, 1994, с. 130). Наличие крупной лопастной клетки сближает этот вид с некоторыми представителями семейства Solieriaceae, а по особенностям развития тетраспорангиев он может быть отнесен к семейству Gigartiniaceae (см.: Перестенко, 1994). Для выяснения таксономического положения вида и рода требуются дополнительные исследования женской половой системы до оплодотворения, а также молекулярные данные.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зинова А.Д., Перестенко Л.П. Список водорослей литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск. 1974. С. 332–338.
- Клочкова Н.Г. Водоросли новые и редкие для острова Сахалин // Новости системат. низш. раст. 1996. Т. 31. С. 21–34.
- Клочкова Н.Г., Писарева Н.А. Род *Constantinea* (Rhodophyta: Gigartinales) в морях российского Дальнего Востока // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 3. С. 182–190.
- Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (пор. Cryptonemiales, Rhodophyta) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1676–1689.
- Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Новые представители сем. Crosso-sagraceae // Новости системат. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 88–97.
- Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга. 1994. 331 с.
- Писарева Н.А., Клочкова Н.Г. Два новых вида рода *Neo-abbottiella* (Rhodophyta: Halymeniales) из морей российского Дальнего Востока // Биол. моря. 2013. Т. 39. № 6. С. 411–421.
- Селиванова О.Н. Ревизия систематики морских водорослей-макрофитов на основании молекулярно-генетических исследований // Чтения памяти академика Олега Григорьевича Кусакина. Владивосток: Дальнаука. 2008. Вып. 1. С. 161–201.
- Abbott I.A. On *Abbottia* Perestenko, 1975 (Rhodophyta) // Taxon. 1982. V. 31. P. 300–302.
- Calderon M.S., Boo S.M. Phylogeny of Phylloporaceae (Rhodophyta, Gigartinales) reveals *Asterfilopsis* gen. nov. from the Southern Hemisphere // Phycologia. 2016a. V. 55. P. 543–554.
- Calderon M.S., Boo S.M. A new genus *Phyllophorella* gen. nov. (Phylloporaceae, Rhodophyta) from central Peru, including *Phyllophorella peruviana* comb. nov., *Phyllophorella humboldtiana* sp. nov., and *Phyllophorella limaensis* sp. nov. // Bot. Mar. 2016b. V. 59. P. 339–352.
- Calderon M.S., Boo S.M. The Phylloporaceae (Gigartinales, Rhodophyta) from Peru with descriptions of *Acletoa tarazonae* gen. & sp. nov. and *Gymnogongrus caespitosus* sp. nov. // Phycologia. 2017. V. 56. P. 686–696.
- Calderon M.S., Miller K.A., Seo T.H., Boo S.M. Transfer of selected *Ahnfeltiopsis* (Phylloporaceae, Rhodophyta) species to the genus *Besa* and description of *Schottera koreana* sp. nov. // Eur. J. Phycol. 2016. V. 51. P. 431–443.
- Chiovitti A., Kraft G.T., Bacic A. et al. Carrageenans from Australian representatives of the family Cystocloniaceae (Gigartinales, Rhodophyta), with description of *Calliblepharis celatospora* sp. nov., and transfer of *Austroclonium* to the family Areschougaceae // J. Phycol. 1998. V. 34. P. 515–535.
- Clarkston B.E., Saunders G.W. A comparison of two DNA barcode markers for species discrimination in the red algal family Kallymeniaceae (Gigartinales, Floridophyceae), with a description of *Euthora timburtonii* sp. nov. // Botany. 2010. V. 88. P. 119–131.
- Clarkston B.E., Saunders G.W. An examination of the red algal genus *Pugetia* (Kallymeniaceae, Gigartinales), with descriptions of *Salishia firma* gen. & comb. nov., *Pugetia cryptica* sp. nov. and *Beringia wynnei* sp. nov. // Phycologia. 2012. V. 51. P. 33–61.
- D'Archino R., Nelson W.A., Zuccarello G.C. Diversity and complexity in New Zealand Kallymeniaceae (Rhodo-

- phyta): recognition of the genus *Ectophora* and description of *E. marginata* sp. nov. // *Phycologia*. 2011. V. 50. P. 241–255.
- DeCew T.C., West J.A., Ganesan E.K. The life histories and developmental morphology of two species of *Gloiosiphonia* (Rhodophyta: Cryptonemiales, Gloiosiphoniaceae) from the Pacific coast of North America // *Phycologia*. 1981. V. 20. P. 415–423.
- DeCew T.C., West J.A., Silva P.C. The life history and anatomy of *Opuntia californica* (Gigartinales, Rhodophyceae) // *Phycologia*. 1992. V. 31. P. 462–469.
- Dixon K.R., Saunders G.W., Schneider C.W., Lane C.E. Etheliaceae fam. nov. (Gigartinales, Rhodophyta), with a clarification of the generic type of *Ethelia* and the addition of six novel species from warm waters // *J. Phycol.* 2015. V. 51. P. 1158–1171.
- Dumilag R.V., Nelson W.A., Kraft G.T. Validation and phylogenetic placement of the Placentophoraceae fam. nov. (Gigartinales, Rhodophyta) // *Phycologia*. 2019. V. 58. P. 269–275.
- Edelstein T. On the taxonomic status of *Gloiosiphonia californica* (Farlow) J. Agardh (Cryptonemiales, Gloiosiphoniaceae) // *Syesis*. 1972. V. 5. P. 227–234.
- Faye E.J., Shimada S., Kogame K., Masuda M. Reassessment of the little-known western African red alga *Anatheca montagnei* (Gigartinales, Solieriaceae) on the basis of morphology and *rbcL* sequences // *Eur. J. Phycol.* 2005. V. 40. P. 195–206.
- Fredericq S., Freshwater D.W., Hommersand M. Observations on the phylogenetic systematics and biogeography of the Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) inferred from *rbcL* sequences and morphological evidence // *Hydrobiologia*. 1999. V. 398. P. 25–38.
- Fredericq S., Hommersand M.H. Proposal of the Gracilariiales ord. nov. (Rhodophyta) based on an analysis of the reproductive development of *Gracilaria verrucosa* // *J. Phycol.* 1989. V. 25. P. 213–227.
- Fredericq S., Hommersand M.H., Freshwater D.W. The molecular systematics of some agar- and carrageenan-containing red algae based on *rbcL* sequence analysis // *Hydrobiologia*. 1996. V. 326/327. P. 125–135.
- Fredericq S., Ramírez M.E. Systematic studies of the antarctic species of the Phyllophoraceae (Gigartinales, Rhodophyta) based on *rbcL* sequence analysis // *Hydrobiologia*. 1996. V. 326/327. P. 137–143.
- Fritsch F.E. The structure and reproduction of the algae. Vol. II. Foreword, Phaeophyceae, Rhodophyceae, Myxophyceae. Cambridge: University Press. 1945. 939 p.
- Gabrielson P.W., Hommersand M.H. The Atlantic species of *Solieria* (Gigartinales, Rhodophyta): their morphology, distribution and affinities // *J. Phycol.* 1982a. V. 18. P. 31–45.
- Gabrielson P.W., Hommersand M.H. The morphology of *Agardhiella subulata* representing the Agardhielleae, a new tribe in the Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) // *J. Phycol.* 1982b. V. 18. P. 46–58.
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 21 May 2020.
- Hansen G.I., Lindstrom S.C. A morphological study of *Hommersandia maximicarpa* gen. et sp. nov. (Kallymeniaceae, Rhodophyta) from the North Pacific // *J. Phycol.* 1984. V. 20. P. 476–488.
- Hommersand M.H., Fredericq S., Freshwater D.W., Hughey J. Recent developments in the systematics of the Gigartinales (Gigartinales, Rhodophyta) based on *rbcL* sequence analysis and morphological evidence // *Phycol. Res.* 1999. V. 47. P. 139–152.
- Hughey J.R., Silva P.C., Hommersand M.H. Solving taxonomic and nomenclatural problems in Pacific Gigartinales (Rhodophyta) using DNA from type material // *J. Phycol.* 2001. V. 37. P. 1091–1109.
- Klochkova N.G. An annotated bibliography of marine macroalgae of the northwest coast of the Bering Sea and the southeast Kamchatka: The first revision of flora // *Algae*. 1998. V. 13. № 4. P. 375–418.
- Klochkova T.A., Kim G.H., Klochkova N.G. et al. *Callophyllis cornu-cervi* (Perestenko) comb. nov. (Gigartinales, Rhodophyta): re-evaluation of the endemic monotypic genus *Ionia* from the Sea of Okhotsk based on morphology and molecular evidence // *Bot. Mar.* 2013. V. 56. P. 119–129.
- Kraft G.T., Gabrielson P.W. *Tikvahia candida* gen. et sp. nov. (Solieriaceae, Rhodophyta), a new adelphoparasite from southern Australia // *Phycologia*. 1983. V. 22. P. 47–57.
- Kraft G.T., Robins P.A. Is the order Cryptonemiales (Rhodophyta) defensible? // *Phycologia*. 1985. V. 24. P. 67–77.
- Kraft G.T., Saunders G.W. Bringing order to red algal families: taxonomists ask the jurists ‘Who’s in charge here?’ // *Phycologia*. 2000. V. 39. P. 358–361.
- Kravesky D.M., Norris J.N., Gabrielson P.W. et al. A new order of red algae based on the Peyssonneliaceae, with an evaluation of the ordinal classification of the Florideophyceae (Rhodophyta) // *Proc. Biol. Soc. Wash.* 2009. V. 122. P. 364–391.
- Kylin H. The marine red algae in the vicinity of the biological station at Friday Harbor, Wash. // *Lunds Univ. Arsskr.*, Avd. 2. 1925. V. 21. P. 1–87.
- Kylin H. Die Florideenordnung Gigartinales // *Lunds Univ. Arsskr.*, Avd. 2. 1932. V. 28. P. 1–88.
- Kylin H. Die Gattungen der Rhodophyceen. Lund: C.W.K. Gleerups. 1956. 673 p.
- Lindstrom S.C. Nomenclatural and taxonomic notes on *Dilsea* and *Neodilsea* (Dumontiaceae, Rhodophyta) // *Taxon*. 1985. V. 34. P. 260–266.
- Lindstrom S.C. Acrosymphytaceae, a new family in the order Gigartinales *sensu lato* (Rhodophyta) // *Taxon*. 1987. V. 36. P. 50–53.
- Lindstrom S.C., Scagel R.F. The marine algae of British Columbia, northern Washington, and southeast Alaska: division Rhodophyta (red algae), class Rhodophyceae, order Gigartinales, family Dumontiaceae, with an introduction to the order Gigartinales // *Can. J. Bot.* 1987. V. 65. P. 2202–2232.
- Maggs C.A., Guiry M.D. A re-evaluation of the crustose red algal genus *Cruoria* and the family Cruoriaceae // *Br. Phycol. J.* 1989. V. 24. P. 253–269.
- Maggs C.A., Le Gall L., Mineur F. et al. *Fredericquia deveaunniensis* gen. et sp. nov. (Phyllophoraceae, Rhodophyta), a new cryptogenic species // *Cryptogam., Algol.* 2013. V. 34. P. 273–296.
- Maggs C.A., Pueschel C.M. Morphology and development of *Ahnfeltia plicata* (Rhodophyta): proposal of Ahnfeltiales ord. nov. // *J. Phycol.* 1989. V. 25. P. 333–351.
- Maggs C.A., Verbruggen H., de Clerck O. Molecular systematics of red algae: building future structures on firm foundations. In: Unravelling the algae: the past, present, and future of algal systematics (eds. Brodie, J. & Lewis, J.). Boca Raton, Florida: CRC Press, Taylor & Francis Group. 2007. P. 103–123.
- Masuda M., Abe T., Kawaguchi S., Phang S.M. Taxonomic notes on marine algae from Malaysia I. Six species of Rhodophyceae // *Bot. Mar.* 1999. V. 42. P. 449–458.

- Mikami H. A new species of Neodilsea: *Neodilsea tenuipes* Yamada et Mikami // Sci. Pap. Inst. Algol. Res., Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ. 1954. V. 4. P. 83–85
- Mitchell E.A. The southern Australian genera of the Dumontiaceae (Rhodophyta) // Nova Hedwigia. 1966. V. 11. P. 209–220.
- Pueschel C.M., Cole K.M. Rhodophycean pit plugs: an ultrastructural survey with taxonomic implications // Am. J. Bot. 1982. V. 69. P. 703–720.
- Rodríguez-Prieto C., Sartoni G., Lin S.-M., Hommersand M.H. Comparative morphology and systematics of *Chondrymenia lobata* from the Mediterranean Sea and a phylogeny of the Chondrymeniaceae fam. nov. (Rhodophyta) based on *rbcL* sequence analyses // Eur. J. Phycol. 2013. V. 48. P. 188–199.
- Rodríguez-Prieto C., Freshwater D.W., Hommersand M.H. Morphology and phylogenetic systematics of *Ptilocladopsis horrida* and proposal of the Ptilocladopsidaceae fam. nov. (Gigartinales, Rhodophyta) // Phycologia. 2014. V. 53. P. 383–395.
- Saunders G.W. A DNA barcode examination of the red algal family Dumontiaceae in Canadian waters reveals substantial cryptic diversity. 1. The foliose *Dilsea-Neodilsea* complex and *Weeksia* // Botany. 2008. V. 86. P. 773–789.
- Saunders G.W., Chiovitti A., Kraft G.T. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 3. Recognizing the Gigartinales *sensu stricto* // Can. J. Bot. 2004. V. 82. P. 43–74.
- Saunders G.W., Hommersand M.H. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data // Am. J. Bot. 2004. V. 91. P. 1494–1507.
- Saunders G.W., Huisman J.M., Vergés A. et al. Phylogenetic analyses support recognition of ten new genera, ten new species and 16 new combinations in the family Kallymeniaceae (Gigartinales, Rhodophyta) // Cryptogam., Algol. 2017. V. 38. P. 79–132.
- Saunders G.W., Kraft G.T. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 1. Evidence for the Plocamiales ord. nov. // Can. J. Bot. 1994. V. 72. P. 1250–1263.
- Saunders G.W., Kraft G.T. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 2. Recognition of the Halymeniales ord. nov. // Can. J. Bot. 1996. V. 74. P. 694–707.
- Saunders G.W., Kraft G.T. Two new Australian species of *Predaea* (Nemastomataceae, Rhodophyta) with taxonomic recommendations for an emended Nemastomatales and expanded Halymeniales // J. Phycol. 2002. V. 38. P. 1245–1260.
- Saunders G.W., Lindstrom S.C. A multigene phylogenetic assessment of the *Dilsea/Neodilsea* species complex (Dumontiaceae, Gigartinales) supports transfer of *Neodilsea natashae* to the genus *Dilsea* // Bot. Mar. 2011. V. 54. P. 481–486.
- Selivanova O.N., Zhigadlova G.G., Saunders G.W. *Commanderella* gen. nov. and new insights into foliose Kallymeniaceae (Rhodophyta) from the Russian Pacific coast based on molecular studies // Phycologia. 2020. V. 59. P. 200–207.
- Shibneva S.Yu., Skriptsova A.V., Semenchenko A.A., Suzuki M. Morphological and molecular reassessment of three species of *Besa* (Phylloporaceae, Rhodophyta) from the Northwest Pacific // Eur. J. Phycol. 2021. V. 56(1). P. 72–84.
<https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1765025>
- Silva P.C. Comments on the commentary by Kraft & Saunders [Phycologia 39: 258–261 (2000)] // Phycologia. 2002. V. 41. P. 99–100.
- Silva P.C., Johansen H.W. A reappraisal of the order Corallinales (Rhodophyceae) // Br. Phycol. J. 1986. V. 21. P. 245–254.
- Schneider C.W., Wynne M.J. A synoptic review of the classification of red algal genera a half a century after Kylin's "Die Gattungen der Rhodophyceen" // Bot. Mar. 2007. V. 50. P. 197–249.
- Schmitz F. Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen // Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Berlin. 1883. V. 1. P. 215–258.
- South G.R., Tittley I. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean. St. Andrews, N.B., Canada: Huntsman Marine Laboratory. 1986. 76 p.
- Tai V., Lindstrom S.C., Saunders G.W. Phylogeny of the Dumontiaceae (Gigartinales, Rhodophyta) and associated families based on SSU rDNA and internal transcribed spacer sequence data // J. Phycol. 2001. V. 37. P. 184–196.
- Withall R.D., Saunders G.W. Combining small and large subunit ribosomal DNA genes to resolve relationships among orders of the Rhodymeniophycidae (Rhodophyta): recognition of the Acrosymphytales ord. nov. and Sebdeniales ord. nov. // Eur. J. Phycol. 2006. V. 41. P. 379–394.

Systematics and Current Problems in the Taxonomy of Algae of the Order Gigartinales (Rhodophyta) from the Far Eastern Seas of Russia

A. V. Skriptsova

A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

A brief overview on the history of systematics of the order Gigartinales (Rhodophyta) is provided. The changes in the taxonomy of algae of this order from the Far Eastern seas of Russia based on the molecular phylogenetic data are analyzed. The taxonomic problems that can only be resolved by modern methods are discussed.

Keywords: Gigartinales, taxonomy, Far Eastern seas of Russia