

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СОСТАВЕ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ВОДОРОСЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ВОДОТОКОВ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

Л.А. Медведева¹, Т.В. Никулина¹, А.А. Семенченко^{1,2}, Н.А. Селивёрстов²

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, пр. 100-летия Владивостока, 159, г. Владивосток, 690022, Россия. E-mail: medvedeva@biosoil.ru, nikulinatv@mail.ru

²Институт Мирового Океана, Дальневосточный федеральный университет, о. Русский, п. Аякс, 10, г. Владивосток, 690922, Россия. E-mail: semenchenko_alexander@mail.ru

Представлены результаты изучения биологического разнообразия флоры пресноводных водорослей некоторых водотоков полуострова Камчатка, выявлена структура водорослевых перифитонных сообществ, дана экологическая характеристика изученной альгофлоры. Обследованы реки: Камчатка, Андриановка, Плотникова, Авача, Паратунка, Гаванка, Кирпичная, Карымшина, Мутнушка и ключ Первый. В результате обработки проб обнаружено 193 вида, разновидности и формы цианобактерий и водорослей из пяти отделов: Cyanobacteria – 5 видов, Bacillariophyta – 167 таксонов (с учетом разновидностей и форм – 177), Ochrophyta – 2, Charophyta – 4, Chlorophyta – 5.

В сообществах водорослей обследованных водотоков как по обилию в обрастаниях, так и по видовому разнообразию преобладали диатомовые водоросли. Наиболее обычными видами, в массе развивающимися на камнях и доминирующими в обрастаниях были *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Hannaea arcus*, *Gomphonema ventricosum*, *Ulnaria inaequalis*, *Cocconeis placentula*, *Fragilaria capucina*, *Nitzschia palea*. В качестве субдоминантов чаще всего присутствовали *Melosira varians*, *Meridion circulare*, *Planothidium lanceolatum*, *Gomphonella olivacea*, виды родов *Staurosira*, *Diatoma*, *Cymbella*, *Fragilaria* и некоторые другие. В отдельных случаях на первые места по обилию выходили виды *Rhoicosphenia abbreviata*, *Didymosphenia geminata*, *Tabularia fasciculata*. Из Зеленых водорослей обнаружены *Ulothrix zonata* и *Cladophora glomerata*. В ряде водотоков в массе встречался *Hydrurus foetidus*. Отдел Харовых водорослей представлен нитями *Spirogyra* и единичными экземплярами родов *Closterium* и *Cosmarium*. Цианобактерии массовых обрастаний практически не образовывали, за исключением рода *Tapinothrix*. Для каждого обследованного участка рек определен видовой состав водорослей и охарактеризованы комплексы доминирующих видов.

В общей экологической характеристике изученной альгофлоры отмечено, что в перифитонных сообществах преобладают бентосные и планктонно-бентосные организмы, индифферентные по отношению к солености воды и предпочитающие слабощелочную среду обитания.

NEW DATA ON THE COMPOSITION OF CYANOBACTERIA AND ALGAE OF SOME WATERCOURSES OF THE KAMCHATKA PENINSULA

L.A. Medvedeva¹, T.V. Nikulina¹, A.A. Semenchenko^{1,2}, N.A. Seliverstov²

¹Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS, 159 Stoletiya Vladivostoka Avenue, Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: medvedeva@biosoil.ru, nikulinatv@mail.ru

²Institute of the World Ocean, Far Eastern Federal University, Russky Island, 10 Ajax Bay, Vladivostok, 690922, Russia. E-mail: semenchenko_alexander@mail.ru

The results of studying the biological diversity of the flora of freshwater algae in some streams of the Kamchatka Peninsula are presented, the structure of algal periphyton communities is revealed and the ecological characteristics of the studied algaeflora are given. The following rivers were surveyed: Kamchatka, Andrianovka, Plotnikova, Avacha, Paratunka, Gavanka, Kirpichnaya, Karymshina, Mutnushka and the Perviy stream. As a result of sample processing, 193 species, varieties and forms of cyanobacteria and algae from five divisions were found: Cyanobacteria – 5 species, Bacillariophyta – 167 taxa (taking into account varieties and forms – 177), Ochrophyta – 2, Charophyta – 4, Chlorophyta – 5.

In the algae communities of the surveyed water bodies, both in terms of abundance in fouling and species diversity, diatoms prevailed. The most common species, often growing on stones and dominating in fouling, were *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Hannaea arcus*, *Gomphonema ventricosum*, *Ulnaria inaequalis*, *Cocconeis placentula*, *Fragilaria capucina*, *Nitzschia palea*, *Melosira varians*, *Meridion circulare*, *Planothidium lanceolatum*, *Gomphonella olivacea*, species of the genera *Staurosira*, *Diatoma*, *Cymbella*, *Fragilaria* and some others were most often present as subdominants. In some cases, *Rhoicosphenia abbreviata*, *Didymosphenia geminata*, and *Tabularia fasciculata* took the first places in terms of abundance. Of the Chlorophyta *Ulothrix zonata* and *Cladophora glomerata* were found. In a number of streams *Hydrurus foetidus* was encountered in mass. The division of Charophyta is represented by filaments of *Spirogyra* and single specimens of the genera *Closterium* and *Cosmarium*. Cyanobacteria practically did not form mass fouling, except for the *Tapinothrix* genus. For each surveyed area, the species composition of algae was determined and complexes of dominant species were characterized.

Giving a general ecological characteristic of the studied algaeflora, it should be noted that benthic and planktonic-benthic organisms predominate in periphyton communities, which are indifferent to water salinity and prefer a slightly alkaline habitat.

Введение

Изучение флоры водорослей и цианобактерий различного типа водотоков и водоемов полуострова Камчатка имеет длительную историю. Первые публикации основаны на случайных сборах и включают краткие видовые списки, описание редких и новых для науки таксонов (Agardh, 1824; Ehrenberg, 1842; Миддендорф, 1867; Schmidt, 1875; Gutwinski, 1891; Cleve, 1894). Согласно этим литературным данным для п-ва Камчатка была получена информация о 25 видах цианобактерий, красных и диатомовых водорослей пресных вод, минеральных и горячих источников.

Следующий этап исследований флоры полуострова связан с проведением двух масштабных экспедиций. Во время Камчатской комплексной экспедиции Русского географического общества в 1908–1910 гг., известной как «экспедиция Ф.П. Рябушинского», был собран обширный альгологический материал участниками этой кампании Л.Г. Раменским, В.П. Савичем, В.Н. Лебедевым, В.Л. Комаровым, альгофлористические сборы этих исследователей были дополнены материалом из коллекции Б.В. Перфильева и легли в основу аннотированной сводки водорослей Камчатки. За годы проведения экспедиции были обследованы следующие водотоки и водоемы полуострова: озера Ближнее, Микижинское, Дальнее, Большое, Начинское, Калахтырское, Кроноцкое, Нерпичье, Култучное, Столбовое, Азабачье, Сергучихина, Машура, Налочевского, «Гречишное», озеро вулкана «Шапочка», озеро в промоине у Светлого ключа, озеро в Тарьинской бухте, кратерные озера влк. Узон (с холодной и горячей водой 45–60 °С); болота в Большой, Малой Кирганинской и Паратунской тундрах, в долине р. Халыгера; реки Тихая, Тополовая, Коряцкая, Озерная, Камчатка, бассейн р. Авача, горячие источники горы Узон,

Начикинские, Паратунские, Малкинские, Пущинские, Щапинские (названия приведены согласно пояснениям Еленкина (1914)). Водоросли планктона и обрастаний были обработаны, описаны и их видовой состав был идентифицирован А.А. Еленкиным, согласно его сводке, всего выявлено 345 видов пресноводных водорослей и цианобактерий (согласно первоисточнику: Schizophyceae (синезеленые) – 90; Chrysomonadineae – 6; Heterocontae – 1; Dinoflagellata – 4; Acontae: Conjugatae (десмидиевые) – 76, Bacillariales (диатомовые) – 115; Chlorophyceae – 47; Charales – 2; Rhodophyceae – 4). Новых для науки описано 9 видов и 27 разновидностей и форм синезеленых, десмидиевых, зеленых, хризомонадовых и диатомовых водорослей (Еленкин, 1914).

В работе Дж. Петерсена описана альгофлора в основном горячих источников, материалом его исследования послужили сборы Э. Хилтена в составе Шведской Камчатской экспедиции, проведенной в 1920–1922 гг. (Petersen, 1946). Были обследованы более 10 горячих источников, в том числе Начикинские, Паратунка, Карымшинские, Банные, Нижне-Киреунские, Гора Горячая, Ходуткинские, а также водотоки в бассейнах рек Саван, Опала, Большая, на склонах влк. Горелый. Общая диатомовая флора природных источников включает 132 вида, разновидности и формы, из них в число доминирующих и наиболее часто встречающихся входят 27 таксонов диатомей (Petersen, 1946).

Позднее, вплоть до настоящего времени, изучение флоры водорослей и цианобактерий было продолжено российскими и зарубежными исследователями. Информация об исследованиях альгофлоры горячих источников изложена в публикациях, например, Н.И. Головенкиной (1981), посвященной диатомовым водорослям трех термальных источников кальдеры вулкана Узон. В работе японских и российских авторов описаны диатомовые сообщества пяти горячих источников (Кипелье, Тумрок, Киреунские, расположенные в бассейнах рек Саван и Ходутка) (Yoshitake et al., 2008). Данные о диатомовой флоре 14 горячих источников Малкинских, Начикинских, Верхне-Паратунских и Мутновских геотермальных полей изложены в работах Т.В. Никулиной с соавторами (Никулина и др., 2015, 2016; Nikulina, Sorokin, 2016; Никулина, Грищенко, 2017; Nikulina et al., 2019) и Е.Г. Калитиной с соавторами (2015). Изучению цианобактерий термальных источников также посвящен ряд исследований российских ученых (Никитина, 2001, 2005; Кузякина и др., 2005; Ефимов, Ефимова, 2007; Nikulina et al., 2019 и др.).

Альгосообщества озерных систем полуострова Камчатки изучены наиболее полно, ряд научных публикаций посвящен описанию видового состава флор, преимущественно, диатомовых водорослей, выявлению редких, интересных и новых для территории полуострова видов, определению морфологических особенностей структуры панциря диатомовых водорослей и описанию новых для науки таксонов. Известны литературные данные о диатомеях озёр Дальнее, Паланское, Азабачье, Курильское, Этамынк, Камбальное, Ульяновское, Ключевское, Штюбеля, Державина, Карымское, Таловское, Халактырское, Нерпичье, Явинское и Толмачевского водохранилища (Генкал, Лупикина, 1998; Лепская, Маслов, 1998; Лупикина, 1999; Лепская и др., 1998, 2003, 2010, 2019; Лепская, 2000, 2003, 2004, 2007, 2017; Lepskaya, 2001; Генкал и др., 2004, 2007, 2022; Шкурина и др., 2004; Genkal et al., 2004; Лепская, Лупикина, 2007; Yoshitake et al., 2009; Lepskaya et al., 2010; Куликовский и др., 2013; Никулина, 2013; Genkal, Lepskaya, 2013; Генкал, Лепская, 2013, 2014; 2015 и др.).

Речная альгофлора до настоящего времени остается менее изученной, имеется несколько работ, посвященных выявлению видового состава и особенностей флоры

диатомовых водорослей ряда камчатских водотоков: эстуарной части р. Камчатка, р. Фальшивая, р. Ича, ручьев Перевальный, Ралли, Саматкин ключ, Сорный, Холодный и Тройной, которые протекают в междуречье р. Ича и ее правого притока р. Шануч (Шкурина и др., 2005; Куликовский, Шкурина, 2009; Лепская, 2014; Nikulina, Sorokin, 2016; Никулина, Сорокин, 2021).

Следует отметить, что к настоящему времени отсутствует какая-либо обобщающая научная работа или флористическая сводка, объединяющая воедино все вышеназванные исследования и позволяющая оценить полный видовой состав флоры пресноводных водорослей и цианобактерий территории п-ва Камчатка.

Цель нашего исследования – изучение видового состава альгофлоры некоторых водотоков полуострова Камчатка, выявление структуры водорослевых перифитонных сообществ и анализ экологической характеристики обследованной флоры.

Материалы и методы исследований

Речная сеть Камчатки развита очень хорошо. По территории области протекает более 140000 больших и малых рек, около 95 % которых – это реки длиной менее 10 км (Ресурсы, 1966). Значительные продольные уклоны рек способствуют быстрому стеканию поверхностных вод. Для большинства рек Камчатки характерно весенне-летнее половодье, на которое накладываются значительные дождевые паводки. По окончании половодья наступает сравнительно многоводная устойчивая летне-осенняя межень. По характеру источников питания обследованные нами реки имеют преимущественно подземное питание (подземный сток составляет 50–70 % годового стока).

По условиям протекания и характеру питания реки Камчатки разделены на шесть групп (Ресурсы, 1966). К наиболее распространенной относятся горные реки, истоки которых расположены вблизи водоразделов, образуются главным образом за счет таяния снежников и зачастую принимающие подземные воды. В пределах гор реки текут в узких долинах и имеют быстрое нередко порожистое течение. С выходом на равнины русла разветвляются и меандрируют, образуя много староречий. Вблизи устья русла подвергаются приливным явлениям, в результате чего устьевые участки рек превращаются в длинные лиманы, расположенные параллельно морскому побережью.

В период с 11 по 19 сентября 2022 г. научным сотрудником лаборатории экологии и эволюционной биологии водных организмов Института Мирового Океана ДВФУ А.А. Семенченко и ведущим специалистом этой лаборатории Н.А. Селивёрстовым был обследован ряд водотоков полуострова Камчатка. Собрано 20 альгологических проб на 20 станциях из 10 водотоков: реки Камчатка, Андриановка, Плотникова, Авача, Паратунка, Гаванка, Кирпичная, Карымшина, Мутнушка и ключ Первый (рис. 1, таблица 1).

Качественные пробы водорослей собирали, счищая водорослевые обрастания с камней (4–5 камней). Собранные водоросли фиксировали 4 % формалином, обрабатывали материал по общепринятым методикам (Голлербах, Полянский, 1951; Водоросли, 1989). Определение видового состава водорослей из всех отделов, за исключением *Vacillariophyta*, проводили при камеральной обработке проб в фиксированном состоянии. Затем, для идентификации диатомовых водорослей были изготовлены постоянные препараты перекисным способом, с прокаливанием водорослей в перекиси водорода при нагревании. После этого проводилось определение диатомовых водорослей. Водоросли идентифицировали с помощью

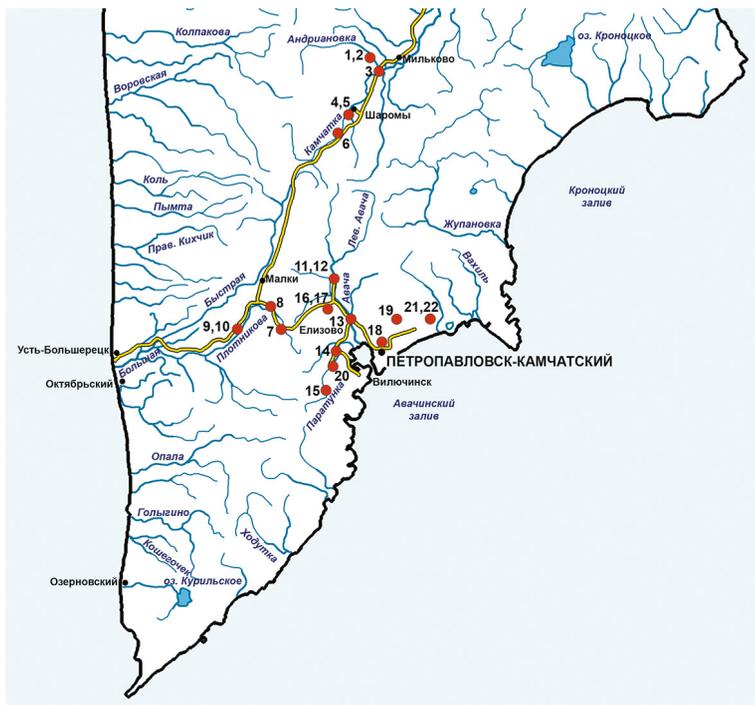


Рис. 1. Схема обследованных водотоков п-ва Камчатка и расположения точек отбора проб

световых микроскопов «Alphaphot-2 YS-2» (Nikon), «Jenaval» и «Axioskop 40» (Carl Zeiss Jena), при увеличениях в 400 и 1000 раз. Для каждого вида отмечалась частота встречаемости по шкале С.М. Вислоуха от 1 до 6 (Кордэ, 1956).

При выявлении видового состава альгофлоры была использована обширная научная литература, в том числе определители и атласы отечественных и зарубежных специалистов (Забелина и др., 1951; Голлербах и др., 1953; Косинская, 1960; Виноградова и др., 1980; Мошкова, Голлербах, 1986; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Hartley et al., 1996; Krammer, 2000, 2002). Общий таксономический список водорослей составлен в соответствии с мировой базой данных по водорослям AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2016–2023). Внутри отделов водоросли расположены в алфавитном порядке. Экологические характеристики указаны в соответствии со сводкой С.С. Бариновой с соавторами (Баринова и др., 2019).

Для оценки сходства сообществ водорослей обследованных водотоков п-ва Камчатка был проведен кластерный анализ, при выполнении которого применена статистическая программа PAleontological STatistics, версия 1.89 (Hammer et al., 2007). В качестве меры сходства использован коэффициент Сьёренсена (Sørensen, 1948), в качестве алгоритма построения кластеров – метод невзвешенного парно-группового арифметического усреднения (UPGMA), за единицу сравнения выбран таксон рангом ниже вида.

Результаты и обсуждение

В результате обработки проб нами обнаружено 193 вида, разновидности и формы цианобактерий и водорослей из 5 отделов: Cyanobacteria – 5 видов, Bacillariophyta – 167 таксонов (с учетом разновидностей и форм – 177), Ochrophyta – 2, Charophyta – 4, Chlorophyta – 5 (табл. 2, 3).

Таблица 1

Характеристика обследованных водотоков полуострова Камчатка (сентябрь 2022 г.)

Название водотока	Координаты точки отбора проб	Длина, км	Т воды, °С	Скорость течения, м/сек	Ширина реки, м	рН ¹	Площадь бассейна, км ²
1 – р. Андриановка у с. Андриановка, пережат	N54.63781° E158.46008°	70	9,8	0,86	7	6,85– 7,35	1190
2 – р. Андриановка, у с. Андриановка, плес	N54.63781° E158.46008°		9,8	0,36	10		
3 – р. Камчатка у с. Мильково, плес	N54.62442° E158.46306°	758	9,0	0,42	80	6,3– 7,55	55 900
4 – р. Камчатка у с. Шаромы, плес	N54.390341° E158.192.101°		13,2	0,6	22		
5 – р. Камчатка у с. Шаромы, пережат	N54.39071° E158.196828°		13,2	1,42	22		
6 – р. Камчатка у устья р. Грешна, пережат	N54.25325° E158.10814°		13,0	1,23	26		
7 – р. Плотникова выше пос. Сокоч, пережат	N53.10431° E157.75616°	134	9,8	0,87	25	7,05– 7,2	4450
8 – р. Плотникова, у моста за пос. Сокоч, плес	N53.18871° E157.61647°		9,9	0,67	43		
9 – протока р. Плотникова, плес	N53.06820° E157.36436°		10,0	0,28	8		
10 – протока р. Плотникова, пережат	N53.06820° E157.36436°		10,0	1,18	50		
11 – р. Авача у с. Северные Коряки, плес	N53.35797° E158.21237°	122	8,8	0,94	54	6,25– 7,35	5090
12 – р. Авача у с. Северные Коряки, пережат	N53.35797° E158.21237°		8,8	1,41	56		
13 – р. Авача, мост у г. Елизово	N53.202951° E158.38869°		8,6	2,0	113		
14 – р. Паратунка, пос. Паратунка, в районе ул. Рябиновая, пережат	N53.009070° E158.275630°	81	8,7	0,43	51	6,85– 7,2	1500
15 – р. Паратунка, 9 км выше пос. Термальный, плес	N52.87888° E158.20930°		8,8	1,61	35		
16 – р. Гаванка у с. Коряки, плес	N53.26493° E158.21468°	48	7,8	0,43	7	–	–
17 – р. Гаванка у с. Коряки, пережат	N53.26493° E158.21468°		7,8	0,9	7		
18 – р. Кирпичная, окр.г. Петропавловск- Камчатский, плес	N53.047608° E158.687301°	24	8,2	0,97	2,5	–	207
19 – кл. Первый, окр.г. Петропавловск- Камчатский, район Нагорный, плес	N53.05845° E158.73706°	17	7,0	0,64	3,6	–	–
20 – р. Карымшина у пос. Термальный, плес	N52.93571° E158.23479°	20	8,8	0,87	22	–	–
21 – р. Мутнушка, 1,7 км ниже Козельского полигона, пережат	N53.176660° E159.103997°	20	6,4	1,33	3	–	–
22 – р. Мутнушка, 1,7 км ниже Козельского полигона, плес	N53.176660° E159.103997°		6,4	0,8	2,5		

¹ – данные по рН приводятся согласно литературным сведениям (Ресурсы..., 1966).

Таблица 2

**Таксономический состав водорослей перифитона водотоков полуострова Камчатка
(сентябрь 2022 г.)**

№	Отдел	Род	Вид	Вид, разновидность и форма
1	CYANOBACTERIA	4	5	5
2	BACILLARIOPHYTA	56	167	177
3	OCHROPHYTA	2	2	2
4	CHLOROPHYTA	2	4	4
5	CHAROPHYTA	4	5	5
Всего		68	183	193

Общий список цианобактерий и водорослей, обнаруженных в водотоках п-ва Камчатка в результате наших исследований, приведен в таблице 3. В списке указаны экологические характеристики каждого вида (местообитание, отношение к солености и активной реакции воды), а также частота встречаемости вида для каждого обследованного водоема. В таблице отсутствуют данные по реке Мутнушка, ввиду незначительного числа видов, отмеченных для этого водотока.

В сообществах водорослей обследованных водоемов как по обилию в обрастаниях, так и по видовому разнообразию преобладали диатомовые водоросли. Наиболее обычными видами, часто развивающимися на камнях и доминирующими в обрастаниях, можно назвать *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Hannaea arcus*, *Gomphonema ventricosum*, *Ulnaria inaequalis*, *Cocconeis placentula*, *Fragilaria capucina*, *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia palea*. В качестве субдоминантов чаще всего присутствовали *Melosira varians*, *Meridion circulare*, *Planothidium lanceolatum*, *Gomphonella olivacea*, виды родов *Staurosira*, *Diatoma*, *Cymbella*, *Fragilaria* и некоторые другие. В отдельных случаях на первые места по обилию выходили виды *Rhoicosphenia abbreviata*, *Didymosphenia geminata*, *Tabularia fasciculata*.

Из Зеленых водорослей заметные скопления образовывали нити *Ulothrix zonata* и кустики *Cladophora glomerata*. В ряде водотоков в массе встречались слизистые «косички» Охрофитовой водоросли *Hydrurus foetidus*. Отдел Харовых водорослей представлен нитями *Spirogyra* и единичными экземплярами родов *Closterium* и *Cosmarium*. Цианобактерии массовых обрастаний практически не образовывали, за исключением рода *Tapinothrix*.

Для каждого обследованного участка рек определен видовой состав водорослей и охарактеризованы комплексы доминирующих видов (табл. 3).

Река Андриановка у с. Андриановка, пережат (ст. 1), плес (ст. 2).

Сообщества водорослей на пережате и плесе были практически идентичны. Обрастания камней на этом участке были представлены скоплениями нитей зеленой водоросли *Ulothrix zonata*, в массе присутствовали створки диатомовых водорослей *Didymosphenia geminata*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Gomphonema ventricosum*, *Ulnaria inaequalis*, *U. ulna* и *Hannaea arcus* с вариациями.

Река Камчатка, остановка у с. Мильково, плес (ст. 3).

На этом участке реки отмечены массовые обрастания камней цианобактерией *Tapinothrix varians* в комплексе с диатомовыми водорослями *Achnanthydium minutissimum*, *Cocconeis placentula*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Hannaea arcus*, *Gomphonella olivacea*, *Gomphonema micropus*, видами рода *Fragilaria*. Также присутствовали нити зеленой водоросли *Ulothrix zonata*.

CHLOROPHYTA									
189.	<i>Cladophora glomerata</i> (Linnaeus) Kützing	P-B	i	alf					
190.	<i>Stauridium tetras</i> (Ehrenberg) E. Hegewald	P-B	i	ind					1
191.	<i>Ulothrix tenerrima</i> (Kützing) Kützing	P-B	i	—				2	
192.	<i>U. tenuissima</i> Kützing	P-B	i	—				1	
193.	<i>U. zonata</i> (Weber et Mohr) Kützing	P-B	i	ind	6	5	4		

Примечание. Обозначения водотоков: 1 – р. Андриановка у с. Андриановка, перекат; 2 – р. Андриановка, плес; 3 – р. Камчатка у с. Мильково, плес; 4 – р. Камчатка у с. Шаромы, плес; 5 – р. Камчатка у с. Шаромы, перекат; 6 – р. Камчатка у устья р. Грешна, перекат; 7 – р. Плотникова выше пос. Сокоч, перекат; 8 – р. Плотникова, у моста за пос. Сокоч, плес; 9 – протока р. Плотникова, плес; 10 – протока р. Плотникова, перекат; 11 – р. Авача у с. Северные Коряки, плес; 12 – р. Авача у с. Северные Коряки, перекат; 13 – р. Авача, мост у г. Елизово, перекат; 14 – р. Паратунка, пос. Паратунка, в районе ул. Яббиновая, перекат; 15 – р. Паратунка, 9 км выше пос. Термальный, плес; 16 – р. Гаванка у с. Коряки, плес; 17 – р. Гаванка у с. Коряки, перекат; 18 – р. Кирпичная, окрестности г. Петропавловск-Камчатский, плес; 19 – кл. Первый, окрестности г. Петропавловск-Камчатский, плес; 20 – р. Карышшина у пос. Термальный, плес.

Условные обозначения. Частота встречаемости: 1 – единично, 2 – редко, 3 – нередко, 4 – часто, 5 – очень часто, 6 – масса; местообитание: P – планктонные, P-B – планктонно-бентосные, В – бентосные; галобность: mh – мезогалобия, hl – галофилы, hl – галофилы, hb – галофобы; отношение к pH: alf – алкалофилы, asf – ацидофилы; «←» – нет данных.

Река Камчатка у с. Шаромы, плес (ст. 4), перекат (ст. 5).

Доминирующими видами в перифитонных альгосообществах этого участка р. Камчатка были *Vaucheria* sp. ster. из отдела Ochrophyta и цианобактерии *Tapinothrix varians*. На плесе в обрастаниях преобладали диатомовые водоросли *Cocconeis placentula*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Gomphonella olivacea*, *Hannaea arcus*, *Melosira varians*, *Meridion circulare*, *Planothidium lanceolatum*, виды рода *Staurosira*, на перекате – *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Cocconeis placentula*, *Gomphonella olivacea*, *Hannaea arcus*, *Melosira varians*, *Planothidium lanceolatum* и другие виды.

Река Камчатка у устья р. Грешна, перекат (ст. 6).

В обрастаниях каменистых субстратов отмечено массовое развитие цианобактерии *Tapinothrix varians* и диатомовых водорослей, со сходным доминантным составом с альгосообществами р. Камчатка у с. Шаромы.

Река Плотникова выше пос. Сокоч, перекат (ст. 7).

В р. Плотникова наблюдались массовые обрастания зеленых кустика водоросли *Cladophora glomerata* (отдел Chlorophyta). Эпифитно на нитях кладофоры в больших количествах развивались разнообразные диатомовые водоросли: *Rhoicosphenia abbreviata*, *Cocconeis placentula*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Gomphonema ventricosum*, *Fragilaria capucina*. Интересно отметить наряду с обычными речными видами доминирование *Rhoicosphenia abbreviata* – вида, более характерного для устьев рек и эстуарных зон водотоков.

Река Плотникова, у моста около пос. Сокоч, плес (ст. 8).

Ложе р. Плотникова и на плесе и на перекате было покрыто сплошным ковром зеленых кустика водного травянистого растения Шелковника воло-

солистного – *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch. из семейства Лютиковые (Ranunculaceae) (рис. 2).

В сообществах перифитона преобладали диатомовые водоросли *Melosira varians*, *Rhoicosphenia abbreviata*, *Cocconeis placentula*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Gomphonema ventricosum*, *Navicula cryptocephala*, виды родов *Fragilaria* и *Staurosira*. Кроме того, были найдены единичные экземпляры вида *Closterium ehrenbergii* из отдела Харовых.

Протока р. Плотникова, плес (ст. 9), перекат (ст. 10).

Видовой состав диатомовых водорослей на плесе и перекате реки имел высокую степень сходства. В обрастаниях растений и камней преобладали диатомовые водоросли *Melosira varians*, *Rhoicosphenia abbreviata*, *Cocconeis placentula*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Gomphonema ventricosum*, *Navicula cryptocephala*, виды родов *Fragilaria* и *Staurosira*. На перекате встречались также кустики *Cladophora glomerata*, нити *Spirogyra* и единичные экземпляры *Closterium ehrenbergii*.

Река Авача у с. Северные Коряки, плес (ст. 11), перекат (ст. 12).

Перифитонные сообщества на плесе были представлены скоплениями диатомовых водорослей *Achnantheidium minutissimum*, *Ulnaria inaequalis*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Gomphonema ventricosum*, *Hannaea arcus*, *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia palea*. Поверхность камней на перекате была густо покрыта слизистыми тяжами бурого цвета – колониями *Hydrurus foetidus*. Видовой состав диатомовых водорослей на перекате отличается массовым развитием вида *Didymosphenia geminata*, в дополнение к также отмеченным здесь в значительном количестве видам *U. inaequalis*, *E. minutum*, *E. silesiacum*, *G. ventricosum*, *H. arcus*.

Река Авача, мост у г. Елизово, перекат (ст. 13).

Видовой состав водорослей этого участка был весьма своеобразным и характеризовался присутствием диатомовых водорослей *Rhoicosphenia abbreviata*, *Cocconeis placentula*, *Ulnaria inaequalis*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Nitzschia palea*, *Planothidium lanceolatum*, *P. haynaldii*. Особенность данного комплекса состоит в том, что здесь, как и в р. Плотникова в разряд доминантов выходит вид *Rhoicosphenia abbreviata*, характерный для эстуариев и устьев рек.

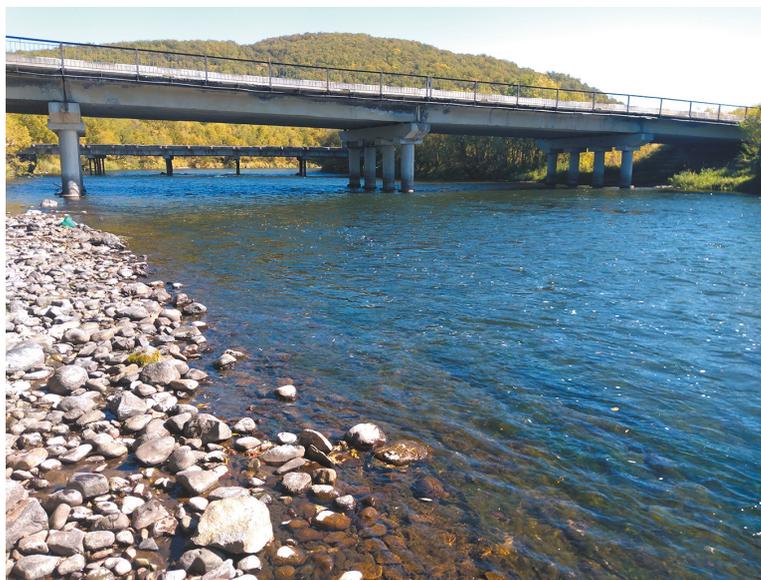


Рис. 2. Река Плотникова, плес у моста около пос. Сокоц

Река Паратунка, в районе ул. Рябиновая, перекат (ст. 14).

Комплекс диатомовых водорослей данного участка был представлен видами родов *Diatoma*, *Symbella*, *Fragilaria*, а также *Navicula cryptocephala*, *Ulnaria ulna*. Только здесь в значительных количествах вегетировал мезогалобный солоноватоводный вид *Tabularia fasciculata*, виды *Cumatopleura solea*, *Caloneis silicula*, *Fragilaria rumpens*, *Nitzschia amphibia*, *Planothidium capitatum* отмечены нами только в перифитоне р. Паратунка, а вид *Brebissonia boeckii* зафиксирован в двух реках – в Паратунке и Карымшина.

Река Паратунка, 9 км выше пос. Термальный, плес (ст. 15).

Обрастания камней в русле реки были сформированы цианобактериями *Tapinothrix varians* и слизистыми «косичками» охрофитовой водоросли *Hydrurus foetidus*. В массе вегетировали диатомовые водоросли *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Gomphoneis quadripunctatum*, *Gomphonella olivacea*, *Hannaea arcus*.

Река Гаванка у с. Коряки, плес (ст. 16), перекат (ст. 17).

В реке и на плесе, и на перекате наблюдались сходные группировки водорослей с доминированием *Tapinothrix varians* и *Hydrurus foetidus*. В составе диатомовых водорослей преобладали *Achnanthydium minutissimum*, *Diatoma mesodon*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Ulnaria ulna*.

Река Кирпичная, окрестности г. Петропавловск-Камчатский, плес (ст. 18).

В составе группировки обрастаний вегетировали только диатомовые водоросли, преобладали виды рода *Encyonema*: *E. minutum* и *E. silesiacum*, а также *Fragilaria vaucheriae*, *Gomphoneis quadripunctatum*, *Planothidium lanceolatum*, *Hannaea arcus*.

Ключ Первый, окрестности г. Петропавловск-Камчатский, район Нагорный, плес (ст. 19).

Комплекс диатомовых водорослей этого водотока имел специфические особенности и отличался по составу видов от сообществ диатомей в других водотоках. Кроме обычных видов *Encyonema* здесь в больших количествах присутствовали *Melosira varians*, *Fragilaria vaucheriae*, *Diatoma mesodon*, *Frustulia vulgaris*, *Meridion circulare*, *M. constrictum* и *Planothidium lanceolatum*.

Река Карымшина у пос. Термальный, плес (ст. 20).

Видовой состав водорослей был довольно обычен – доминировали *Cocconeis placentula*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Fragilaria vaucheriae*, *Planothidium lanceolatum*, однако здесь с высокими оценками обилия вегетировали виды рода *Staurosira* (*S. construens*, *S. leptostauron*) и *Staurosirella pinnata*.

Река Мутнушка перекат (ст. 21), плес (ст. 22).

Обследование русла реки Мутнушка (участок в 1,7 км ниже Козельского полигона) показало присутствие чрезвычайно малого числа водорослей, как на плесе, так и на перекате водотока. По-видимому, сильная мутность воды и наличие очень плотного наилка, состоящего из мелких частиц вулканического пепла и крепко цементирующего камни на дне реки, не позволяют водорослям полноценно развиваться. На данном участке реки нами отмечены только диатомовые водоросли, имевшие частоту встречаемости «единично» и «редко». Всего выявлено одиннадцать видов и разновидностей: *Achnanthydium minutissimum*, *Diatoma mesodon*, *Encyonema silesiacum*, *Fragilaria vaucheriae*, *Frustulia vulgaris*, *Hannaea arcus* с вариацией *rectus*, *Gomphonema ventricosum*, *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia dissipata* и *N. palea*.

Высокую степень сходства видового состава альгосообществ изученных водотоков показало сравнение, проведенное с помощью кластерного анализа на основании коэффициента общности Т. Сьёренсена (Sørensen, 1948). На дендрограмме выделены четыре основных ветви: в единый кластер объединены р. Камчатка

и ее приток р. Андриановка, а также три водотока, расположенные вблизи побережья Авачинского залива – р. Карымшина, кл. Первый и р. Кирпичная, второй кластер объединяет альгосообщества рек Авачи, Гаванки, Плотникова и протоки р. Плотникова, два одиночных кластера выделяют реку Паратунку с ее уникальным составом альгофлоры и реку Мутнушку, отличающуюся низким видовым богатством водорослей (рис. 3).

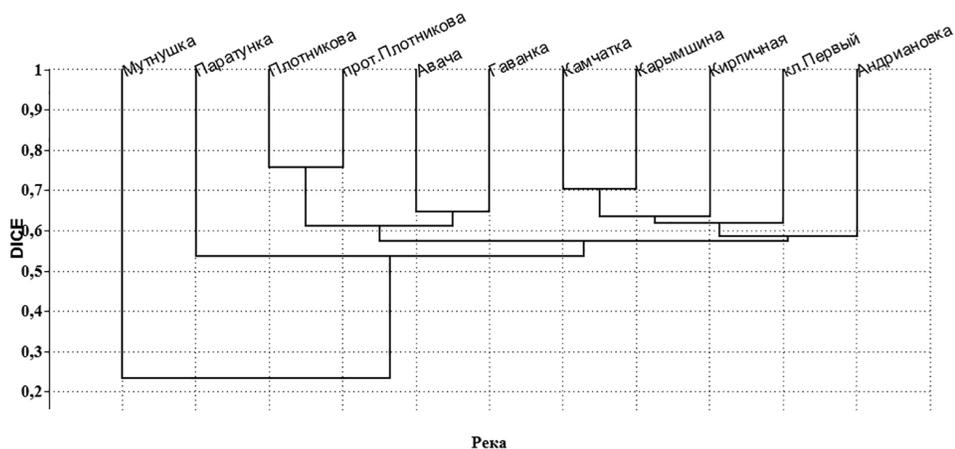


Рис. 3. Дендрограмма флористического сходства перифитонных альгосообществ водотоков п-ва Камчатка. На оси ординат указаны значения коэффициента Сьёрсенса, сверху – названия рек (метод UPGMA)

Эколого-географическая характеристика альгофлоры

Характеризуя экологические особенности изученной альгофлоры, можно сказать, что в обследованных водотоках наиболее широко представлена группа бентосных организмов – 104 вида или 53,9% от общего числа таксонов (табл. 4).

Таблица 4

Распределение водорослей по экологическим группам

Группы	Всего таксонов	%
МЕСТООБИТАНИЕ		
Планктонные (P)	6	3,1
Планктонно-бентосные (P-B)	74	38,3
Бентосные (B)	104	53,9
Нет данных	9	4,7
ГАЛОБНОСТЬ		
Мезогалобы (mh)	7	3,6
Галофилы (hl)	19	9,8
Индиференты (i)	125	64,8
Галофобы (hb)	17	8,8
Нет данных	25	13,0
ОТНОШЕНИЕ К pH		
Алкалибионты (alb)	3	1,6
Алкалифилы (alf)	86	44,6
Индиференты (ind)	67	34,7
Ацидофилы (acf)	13	6,7
Нет данных	24	12,4

Примечание: процент учитывается от общего числа таксонов.

Однако довольно значительна была также и группа планктонно-бентосных видов – 74 вида (38,3 %). Планктонные виды насчитывают всего 6 таксонов, что составляет 3,1 %.

Распределение водорослей по категориям галобности (по отношению к солености воды) показывает, что группа индифферентных видов наиболее многочисленна и включает 125 таксонов или 64,8 % (табл. 4). Именно индифференты составляют основу альгологических группировок в обследованных водотоках. К самым массовым видам можно отнести *Hannaea arcus*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Gomphonema ventricosum*, *Cocconeis placentula*, *Fragilaria capucina* из диатомовых водорослей, представители рода *Ulothrix* из зеленых водорослей. Группа галофилов (видов, способных выдерживать слабую степень засоления) насчитывает 19 видов (9,8 %). Массовых видов среди них не обнаружено, хотя в отдельных водотоках в значительных количествах были отмечены *Melosira varians*, *Staurosirella pinnata*. Группа галофобов, то есть видов, не выдерживающих даже слабой степени засоления, насчитывает 17 видов и составляет 8,8 %, причем нужно отметить, что в этой группе есть виды, играющие значительную роль в составе перифитонных сообществ: *Meridion constrictum*, *Diatoma mesodon*, *D. hiemalis*. Типичные галофобы рода *Eunotia* встречались единичными экземплярами. Из семи мезогалобных видов (то есть, обитающих при слабой степени засоления) в массе была отмечена только *Tabularia fasciculata*.

Анализ количества видов водорослей по отношению к рН среды показал, что по числу видов в обследованных водотоках на первом месте стоит группа алкалифилов, то есть видов, предпочитающих слабощелочную среду – 86 видов (44,6 %), группа алкалибионтов представлена 3 видами (1,6 %), индифференты насчитывают 67 видов (34,7 %). Виды группы ацидофилов (видов, предпочитающих воды слегка пониженной рН) составляют 13 таксонов (6,7 %), практически все они отмечены с низкой частотой встречаемости.

Массовыми видами обрастаний являются в равной степени алкалифильные и индифферентные виды, такие как *Gomphonella olivacea*, *Hannaea arcus*, *Achnantheidium minutissimum*, *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Reimeria sinuata*, *Planorhynchium lanceolatum*, *Meridion circulare*, виды родов *Gomphonema*, *Staurosira*.

Заключение

В результате обследования некоторых водотоков полуострова Камчатка выявлена структура водорослевых перифитонных сообществ. Обследованы реки: Камчатка, Андриановка, Плотникова, Авача, Паратунка, Гаванка, Кирпичная, Карымшина, Мутнушка и ключ Первый. В результате обработки проб обнаружено 193 вида, разновидности и формы цианобактерий и водорослей из пяти отделов: Cyanobacteria – 5 видов, Bacillariophyta – 167 таксонов (с учетом разновидностей и форм – 177), Ochrophyta – 2, Charophyta – 4, Chlorophyta – 5.

В сообществах водорослей обследованных водоемов как по обилию в обрастаниях, так и по видовому разнообразию преобладали диатомовые водоросли. Наиболее обычными видами, часто развивающимися на камнях и доминирующими в обрастаниях, можно назвать *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *Hannaea arcus*, *Gomphonema ventricosum*, *Ulnaria inaequalis*, *Cocconeis placentula*, *Fragilaria capucina*, *Nitzschia palea*. В отдельных случаях на первые места по обилию выходили виды *Rhoicosphenia abbreviata*, *Didymosphenia geminata*, *Tabularia fasciculata*. Из Зеленых водорослей отмечены *Ulothrix zonata* и *Cladophora glomerata*. Иногда

в массе встречались *Hydrurus foetidus* (отдел Охрофитовые) и виды рода *Tapinothrix* (Цианобактерии). Харовые водоросли представлены единичными экземплярами родов *Spirogyra*, *Closterium* и *Cosmarium*.

В пробах из р. Мутнушка обнаружено одиннадцать видов и разновидностей водорослей с низкими значениями обилия. По-видимому, водоросли не могут вегетировать на поверхности мелкого вулканического песка, покрывающего ложе реки.

Давая общую экологическую характеристику изученной альгофлоры следует отметить, что в перифитонных сообществах преобладают бентосные и планктонно-бентосные организмы, индифферентные по отношению к солености воды и предпочитающие слабо щелочную среду обитания.

Все вышеперечисленные результаты получены впервые для водотоков р. Андриановка, р. Плотникова, р. Паратунка, р. Гаванка, р. Кирпичная, р. Карымшина, р. Мутнушка, кл. Первый, а для бассейнов р. Камчатка и р. Авача значительно дополнены данные о видовом богатстве цианобактерий и водорослей, поэтому в дальнейшем могут служить основой для мониторинга и проведения сравнительного анализа как альгофлористического состава, так и качества вод водотоков п-ва Камчатка.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность гл.н.с. ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН, д.б.н. В.Ю. Баркалову за определение видовой принадлежности высших водных растений. Наша работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, проект № FZNS-2022–0001, а также в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000147-6).

Литература

- Барнинова С.С., Белоус Е.П., Царенко П.М. 2019. Альгоиндикация водных объектов Украины: методы и перспективы. Хайфа, Киев: Издательство University of Haifa. 367 с.
- Виноградова К.Л., Голлербах М.М., Зауер Л.М., Сдобникова Н.В. 1980. Зеленые, красные и бурые водоросли. Л.: Наука. 248 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 13).
- Водоросли. Справочник. 1989. Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Киев: Наукова думка, 608 с.
- Генкал С.И., Лупкина Е.Г. 1998. Новые и редкие виды *Aulacosira* (Bacillariophyta) из кальдерных озер Камчатки // Ботанический журнал. Т. 83, № 2. С. 104–110.
- Генкал С.И., Лупкина Е.Г., Лепская Е.В. 2004. *Cyclotella tripartita* Håkansson из озер Камчатки // Ботанический журнал. Т. 89, № 3. С. 92–101
- Генкал С.И., Лепская Е.В., Лупкина Е.Г. 2007. Диатомовые водоросли озера Хангар (Камчатка) // Ботанический журнал. Т. 92, № 10. С. 20–27.
- Генкал С.И., Лепская Е.В. 2013. Материалы к флоре центральных диатомовых водорослей оз. Нерпичье (эстуарий р. Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 31 (1). С. 62–73
- Генкал С.И., Лепская Е.В. 2014. Флора диатомовых водорослей лососевых озер Корякского нагорья Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 35. С. 31–47.
- Генкал С.И., Лепская Е.В. 2015. Bacillariophyta планктона озера Кроноцкое (Камчатка, Россия) // Альгология. Т. 25, № 1, с. 74–82.
- Генкал С.И., Трифонова И.С., Лепская Е.В. 2022 *Aulacoseira makarovae* (Bacillariophyta) – новый вид из России // Ботанический журнал. Т. 107, № 9. С. 917–925.
- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. 1953. Синезеленые водоросли. М.: Советская наука. 652 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2).

- Голлербах М.М., Полянский В.И. 1951.** Пресноводные водоросли и их изучение. М.: Советская наука. 199 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 1).
- Головенкина Н.И. 1981.** Диатомовые водоросли из термальных источников кальдеры вулкана Узон на Камчатке // Диатомовые водоросли. Труды Биологического научно-исследовательского института. Ленинград: Изд-во Ленинградского университета. № 30. С. 132–148.
- Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. 1951.** Диатомовые водоросли. М.: Советская наука. 619 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4).
- Еленкин А.А. 1914.** Пресноводные водоросли Камчатки // Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского, снаряженная при содействии Императорского Русского Географического Общества. Ботанический отдел. Вып. II. Споровые растения Камчатки: 1) водоросли, 2) грибы (Ред. А.А. Еленкин). Москва: Типография П.П. Рябушинского. С. 3–404.
- Ефимов А.А., Ефимова М.В. 2007.** Альгобактериальные сообщества плавающих матов Нижне-Паратунских горячих источников (Камчатка) // Современные проблемы науки и образования. № 6. С. 29–33.
- Калитина Е.Г., Никулина Т.В., Харитоновна Н.А., Вах Е.А. 2015.** Материалы к изучению разнообразия микроорганизмов в термальных источниках Камчатки (Россия) // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблемы гидрогеологии, инженерной геологии и гидрогеоэкологии Евразии» с элементами научной школы. 23–27 ноября 2015 г., Томск, Россия. С. 510–513.
- Кордэ Н.В. 1956.** Методика биологического изучения донных отложений озер (полевая работа и биологический анализ) // Жизнь пресных вод СССР. Т. 4. Ч. 1. М., Л. С. 383–413.
- Косинская Е.К. 1960.** Десмидиевые водоросли. Конъюгаты, или сцеплянки (2). М.-Л.: Изд-во АН СССР. 706 с. (Флора споровых растений СССР. Т. 5. Вып. 1).
- Кузьякина Т.И., Ефимова М.В., Ефимов А.А. 2005.** Биологическое разнообразие синезеленых водорослей альгобактериальных сообществ гидротерм Камчатки // Материалы VI научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 29–30 ноября 2005 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 49–51.
- Куликовский М.С., Шкурина Н.А. 2009.** Видовой состав и особенности флоры центрических диатомовых водорослей (Bacillariophyta) водоемов и водотоков Камчатки // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 305–318.
- Куликовский М.С., Шкурина Н.А., Белякова Г.А. 2013.** Морфология и систематика *Stephanodiscus minutulus* (Kützinger) Cleve et Möller (Bacillariophyta) из озера Дальнее (Камчатка) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 1. С. 39–44.
- Лепская Е.В. 2000.** Фитопланктон оз. Азабачье и его роль в питании массовых видов зоопланктона // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. Вып. V. С. 152–160.
- Лепская Е.В. 2003.** Фитопланктон Толмачевского водохранилища в начальной стадии его существования // Доклады III научн. конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей», 27–28 ноября 2002 г. Петропавловск-Камчатский. С. 80–86.
- Лепская Е.В. 2004.** Многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона озера Курильское и определяющие ее факторы // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана / Камчатский науч.-исслед. ин-т рыбного хозяйства и океанографии. Петропавловск-Камчатский. Вып. 7. С. 79–87.
- Лепская Е.В. 2007.** Фитопланктон озера Паланского. Таксономия, экология, динамика количественных характеристик // Исследования биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. научных трудов. Вып. 9. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 5–9.
- Лепская Е.В. 2014.** Фитопланктон эстуария реки Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 32. Эстуарий реки Камчатки. Итоги комплексного изучения экосистемы. Ч. II. С. 5–20.
- Лепская Е.В. 2017.** «Цветение» Суаноргосагиота (синезеленые водоросли) в литорали оз. Халактырское (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы VIII международной научной конференции, посвященной 70-летию со дня рождения доктора биологических наук П.А. Хоментовского. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 239–241.
- Лепская Е.В., Маслов А.В. 1998.** Многолетняя динамика фитопланктонного сообщества оз. Курильское (Южная Камчатка) // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. Вып. IV. С. 182–188.

- Лепская Е.В., Лупикина Е.Г., Миловская Л.В., Сиротенко И.Н., Свириденко В.Д. 1998. Фитопланктон оз. Паланское (Камчатка) как показатель состояния его экосистемы // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. Вып. IV. С. 176–181.
- Лепская Е.В., Лупикина Е.Г., Маслов А.В., Уколова Т.К., Свириденко В.Д. 2003. К характеристике альгофлоры пелагиали некоторых озер Камчатки // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 2. С. 272–286.
- Лепская Е.В., Горин С.Л., Маркевич Г.Н. 2010. О фитопланктоне и первичной продукции озера Нерпичье и некоторых лагун бывшего залива Тахирка (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы XI международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 158–161.
- Лепская Е.В., Бонк Т.В., Беккер Е.И. 2019. Водоросли и беспозвоночные пресных водоемов бассейна Таловского озера (Корякский заповедник, Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Научный рецензируемый журнал. Вып. 52. С. 108–119.
- Лепская Е.В., Лупикина Е.Г. 2007. Диатомовые вулканических озер Камчатки // Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей: материалы X Междунар. научн. конф. диатомологов стран СНГ, г. Минск, 9–14 сент. 2007 г. Минск: БГПУ. С. 95–97.
- Лупикина Е.Г. 1999. Некоторые аспекты влияния вулканизма (1996–1998 гг.) на альгогруппировки Карымского озера (Камчатка) // Альгология. Т. 9. № 2. С. 107.
- Миддендорф А.Ф. 1867. Путешествие на север и восток Сибири. Ч.I. Север и восток Сибири в естественно-историческом отношении. Отд. IV. Растительность Сибири. Санкт-Петербург: Акад. наук. 756 с.
- Мошкова И.А., Голлербах М.М. 1986. Зеленые водоросли. Класс улотриковые (1). Л.: Наука. 360 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10).
- Никитина В.Н. 2001. К флоре *Cyanophyta* термальных источников Камчатки / Материалы II научн. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 9–10 апреля 2001 г.). Петропавловск-Камчатский: Камшат. С. 73–75.
- Никитина В.Н. 2005. Синезеленые водоросли (цианобактерии) природных термальных биотопов. СПб.: Изд-во СПб. ун-та. 110 с.
- Никулина Т.В., 2013. Видовое разнообразие диатомовых водорослей оз. Явинского (юго-запад Камчатки) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: тезисы докладов XIV международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения известного дальневосточного учёного, д.б.н., профессора В.Я. Леванидова. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2013, с. 198–200.
- Никулина Т.В., Грищенко О.В. 2017. Флора диатомовых водорослей Дачных термальных источников (Камчатка, Россия) // Чтения памяти профессора Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 7. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. С. 185–193.
- Никулина Т.В., Калитина, Вах Е.А., Харитонов Н.А. 2015. Бактерии и диатомовые водоросли Малкинских, Начикинских и Верхне-паратунских термальных источников (Камчатка, Россия) // Всероссийская научная конференция с международным участием «Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов», посвященная 100-летию со дня рождения Игоря Ивановича Куренкова, 7–9 октября 2015 г., г. Петропавловск-Камчатский, Россия. 2015. С. 104–110.
- Никулина Т.В., Калитина Е.Г., Вах Е.А., Харитонов Н.А. 2016. Список диатомовых водорослей трех термальных источников Камчатки – Малкинских, Начикинских и Верхне-паратунских (Россия) // Жизнь пресных вод. Владивосток: Дальнаука. Т. 2. С. 108–115.
- Никулина Т.В., Сорокин Ю.В. 2021. Диатомовая флора р. Фальшивая (Камчатка) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 9. Владивосток: Дальнаука. С. 129–139.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1966. Т. 20. Камчатка. Ленинград: Гидрометеиздат. 257 с.
- Шкурина Н.А., Лепская Е.В., Белякова Г.А. 2004. Диатомовые водоросли озера Дальнее (Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: Камчатский науч.-исслед. ин-т рыбного хозяйства и океанографии. Вып. 7. С. 88–93.
- Шкурина Н.А., Белякова Г.А., Лепская Е.В. 2005. Диатомовые водоросли горных ручьев реки Ича (Центральная Камчатка) // Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография

- диатомовых водорослей. Тез. докл. IX Школы диатомологов России и стран СНГ (Борок, 13–16 сентября 2005). С. 72.
- Agardh C.A. 1824.** Systema algarum. Lundae. XXXVIII. 312 p.
- Cleve P.T. 1894.** Synopsis of the Naviculoid Diatoms. Part I. Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Vol. 26, N 2. 194 p.
- Ehrenberg C.G. 1842.** Mikroskopische Analyse einiger von A. Erman in Nord-Asien gesammelten sehr merkwürdigen organischen Erden. Archiv für wissenschaftliche Kunde von Russland, Vol. 2. P. 791–796.
- Genkal S.I., Lupikina E.G., Lepskaya E.V. 2004.** *Cyclotella tripartita* Håkansson from the lakes of Kamchatka, Russia // Proceedings of the 17th International Diatom Symposium, Ottawa, Canada, 25–31 August, 2002. Bristol: Biopress Limited. P. 103–120.
- Genkal S.I., Lepskaya E.V. 2013.** *Stephanodiscus popovskayae* a new species from volcanic lakes of Kamchatka in East Asia, Russia // Diatom Research. Vol. 28, N 4, P. 365–372.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2016–2023.** AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (accessed 15.02.2023).
- Gutwinski R. 1891.** Algarum e lacu Baykal et e Peninsula Kamtschatka clariss. prof. Dr.B. Dybowski anno 1877 reportatarum enumeratio et diatomacearum lacus Baykal cum iisdem taticorum, italicorum atque franco-gallicorum lacuum comparatio // Nuova Not. S. 2. 417 p.
- Hammer Ø., Harper D.A. T., Ryan P.D. 2007.** PAST – PALaeontological STatistics, version 1.89. World Wide Web electronic publication, accessible at <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
- Hartley B., Barber H.G., Carter J.R. 1996.** An Atlas of British Diatoms. Bristol: Biopress Ltd. 601 p.
- Krammer K. 2000.** The genus *Pinnularia* // Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 1. 703 p.
- Krammer K. 2002.** The genus *Cymbella* // Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 3. 584 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986.** Bacillariophyceae. Naviculaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 1. Jena. 876 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988.** Bacillariophyceae. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 2. Stuttgart, New York. 596 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a.** Bacillariophyceae. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 2, 3. Stuttgart, Jena. 576 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b.** Bacillariophyceae. Achnantheaceae, *Navicula* und *Gomphonema*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 4. Stuttgart, Jena. 438 s.
- Lepskaya E.V. 2001.** Common *Stephanodiscus* Ehr. species in salmon Kamchatka lakes // Proceedings of 16th International Diatom Symposium, Athens–Aegean Islands, 25 August–1 September, 2000 (ed. by A. Economou-Amilli). Greece, Athence: AMVROSIOS Press. P. 333–346.
- Lepskaya E.V., Jewson D.H., Usoltseva M.V. 2010.** *Aulacoseira subarctica* in Kurilskoye Lake, Kamchatka: a deep, oligotrophic lake and important pacific salmon nursery // Diatom research. V. 25 (2). P. 323–335.
- Nikulina T.V., Sorokin Yu.V. 2016.** Features of periphyton diatom communities from the stream of volcanic region (Falshivaya River, South-Eastern Kamchatka, Russia) // 3rd International Symposium of Benthological Society of Asia. Vladivostok, Russian Federation. August 24–27, 2016: Abstract Book. Vladivostok: Dalnauka. P. 92.
- Nikulina T.V., Kalitina E.G., Kharitonova N.A., Chelnokov G.A., Vakh E.A., Grishchenko O.V. 2019.** Chapter 14. Diatoms from hot springs of the Kamchatka Peninsula (Russia) // Diatoms: Fundamentals & Applications. J. Seckbach and R. Gordon (eds.). Wiley-Scrivener, Beverly, MA, USA. Vol. 1. P. 311–333.
- Petersen J.B. 1946.** Algae collected by Eric Hultén on the Swedish Kamtschatka Expedition 1920–22, especially from hot springs // Det Kgl. Danske Vidensk. Selskab, Biol. Meddel. Vol. 20. N 1. 120 p.
- Schmidt A. 1875.** Atlas der Diatomaceenkunde. Aschersleben, Commissions-Verlag Von Ludwig Siever's Buchhandlung Series I (Heft 5). Akademie-Verlag, Berlin.
- Sörensen T.A. 1948.** A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // K. Danske Vidensk. Selk. 1948. N 5 (4). P. 1–34.
- Yoshitake S., Fukushima H., Lepskaya E.V. 2008.** The diatom flora of some hot springs in Kamchatka, Russia // Proceedings of the 19 International Diatom Symposium. Bristol: Biopress Ltd. P. 151–168.
- Yoshitake S., Fukushima H., Kimura T., Ko-Bayashi T., Lepskaya E.V. 2009.** Variability of the pennatae diatom *Gomphonema ventricosum* Gregory from Far Eastern lakes // Acta Botanica Croatica. T. 68. № 2. C. 421–430.