

УДК 582.275.5

ИСТОРИЯ СИСТЕМАТИКИ ТРИБЫ LAURENCIEAE (CERAMIALES, RHODOPHYTA) И ПРОБЛЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЕЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ РОССИИ

© 2024 г. О. С. Белоус¹, * (ORCID 0000-0001-5540-8044),
А. В. Скрипцова¹ (ORCID 0000-0001-5943-4522)

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
*e-mail: ksu_bio@mail.ru

Поступила в редакцию 26.06.2023 г.

После доработки 08.11.2023 г.

Принята к публикации 29.11.2023 г.

Дан краткий обзор истории систематики трибы Laurencieae. Проведен анализ таксономических преобразований, произошедших за последние 200 лет, показан современный взгляд на объем трибы и ее родов. Выявлены проблемы идентификации представителей трибы в дальневосточных морях России, для решения которых необходимо использование молекулярно-генетических методов.

Ключевые слова: триба Laurencieae, *Laurencia*, красные водоросли, таксономия, дальневосточные моря России

DOI: 10.31857/S0134347524020016

Данные о таксономическом положении водорослей являются основополагающими при анализе региональных флор и путей их формирования, они необходимы для решения вопросов рационального использования и охраны морских растительных ресурсов. Несмотря на богатую историю фикологических исследований, сведения о таксономическом составе флоры водорослей-макрофитов дальневосточных морей нуждаются в постоянном уточнении. Прежде всего, это связано с появлением новых методов и подходов для выявления филогенетических связей внутри таксонов разного уровня. Проводимая в последние десятилетия ревизия морских макроводорослей с использованием методов молекулярно-генетической систематики привела к кардинальным изменениям как на уровне классов, порядков и семейств, так и на уровне родов и видов; описаны новые таксоны, сведены в синонимы уже существующие названия. Флора водорослей дальневосточных морей России долгое время оставалась за рамками таких исследований, в результате чего возникло много вопросов по видовому разнообразию и таксономии макроводорослей в этом регионе.

Rhodophyta — это наиболее богатая видами группа морских макроводорослей. В дальневосточных морях они составляют более 50% от всех видов флоры. Поэтому в дальневосточном регионе ревизия этой группы с использованием современных методов и приведение их таксономического состава в соответствие с современными воззрениями являются актуальными.

Преобразования произошли практически во всех надвидовых и надродовых таксонах красных водорослей. В последние годы была пересмотрена систематика семейства Rhodomelaceae порядка Ceramiales (Garbary, Harper, 1998; Martin-Lescanne et al., 2010; Cassano et al., 2012 и др.). В этом семействе по числу видов триба Laurencieae занимает второе место (222 вида), немного уступая трибе Polysiphonieae (225 видов) (Guiry, Guiry, 2023). Ревизия трибы Laurencieae позволила в значительной степени пересмотреть таксономическую принадлежность многих видов и описать новые роды (Garbary, Harper, 1998; Nam, 2007; Cassano et al., 2012; Rousseau et al., 2017). Однако анализ водорослей из российского побережья до сих пор не

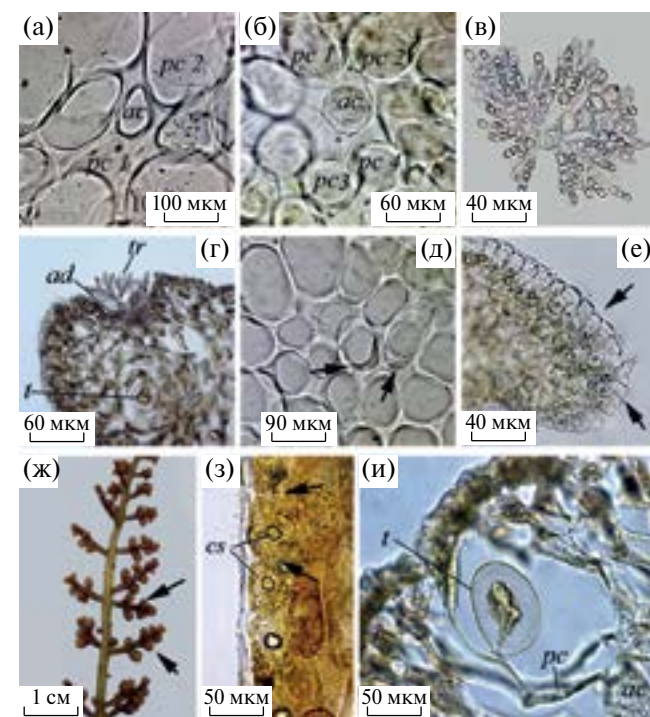


Рис. 1. Морфологические и анатомические признаки некоторых представителей трибы Laurencieae: две перицентральные клетки в осевом сегменте у *Chondrophycus* sp. (а); четыре перицентральные клетки в осевом сегменте у *L. saito* (б); стерильный трихобласт (в); апикальное углубление с трихобластом (г); линзовидные утолщения в клеточных стенках медуллярных клеток у *L. nipponica* (д); выступающие клетки коры на терминальных веточках у *L. nipponica* (е); мужское растение *L. nipponica* со сперматогонияльными стихидиями (ж); вторичные поровые связи между клетками коры у *L. saito* (з); молодой тетраспорангий *L. saito* (и). Условные обозначения: *ac* — осевая клетка, *ad* — апикальная ямка, *cs* — “corps en serie”, *pc* — перицентральный клетка, *t* — тетраспорангий, *tr* — трихобласт.

проводился, в связи с чем возникла необходимость ревизии представителей лауренциевых водорослей в дальневосточных морях России для уточнения видового и таксономического состава этой группы. Представленный в настоящей работе анализ современного состояния исследований трибы и таксономических воззрений на ее объем и филогенетические отношения внутри нее предваряет проведение ревизии. Рассматривая преобразования, проведенные в таксономии трибы Laurencieae на протяжении полутора столетий, мы выявили основные таксономические проблемы, для решения которых требуется молекулярно-генетический анализ образцов из российского побережья Тихого океана.

Объяснение встречающихся в тексте научных терминов приведено в разделе “Словарь”.

Триба Laurencieae

Триба Laurencieae F. Schmitz, 1889 объединяет группу красных водорослей семейства Rhodomelaceae порядка Ceramiales с бородавчатыми или прямостоячими радиально или двусторонне разветвленными слоевищами, с двумя или четырьмя перицентрными клетками в осевом сегменте (рис. 1а, 1б), хорошо различимыми только у верхушек ветвей, и с апикальными углублениями на концах ветвей, в которых формируются трихобласты (Womersley, 2003) (рис. 1в, 1г). Представители трибы растут от верхней литорали до сублиторали, поселяясь преимущественно на скалистых и каменистых грунтах, на створках моллюсков, а также на других водорослях как эпифиты или паразиты (*Janczewskia* spp.). Большинство видов распространено в тропиках и субтропиках, к умеренным широтам их число значительно сокращается (Перестенко, 1994; Guiry, Guiry, 2023).

Представители трибы Laurencieae имеют большое экологическое значение. Они служат убежищем и пищей для различных морских животных, а также являются хозяевами паразитических водорослей. Виды *Laurencia* часто занимают доминирующее положение в сообществах (Перестенко, 1980) и могут быть одним из главных компонентов, образующих водорослевой торф в тропических широтах (Tseng, 1943; Нау, 1981).

В Юго-Восточной Азии многие представители лауренциевых водорослей традиционно используются в пищу (Zanaveld, 1959; Saito, 1967; Hoppe, 1969; Ericson, 1983; Lajili et al., 2016), из них готовят салаты, супы, добавляют в качестве приправы, которая придает перечный вкус блюдам из сырой рыбы и печени (Титлянов, Титлянова, 2012; Saito, 1967; Abbott, 1984). В народной медицине эти водоросли применяют для лечения желудочных заболеваний (Hoppe, 1982; Ericson, 1983; Vairappan, 2003). Биологические свойства представителей трибы связывают с их химическим составом, в первую очередь с наличием значительного количества октадиеновой кислоты (до 50% от суммы жирных кислот) и галогенированных терпеноидов (Fenical, 1975; Young et al., 1980; Manilal et al., 2011). Из водорослей рода *Laurencia* выделено более 250 химических соединений; 4 основных класса образуют секвитерпеноиды, дитерпеноиды, тритерпеноиды и ацетиленовые нетерпеноиды, многие из которых содержат бром и хлор (Howard, Fenical,

1978; Young et al., 1980; Shaaban et al., 2021). Эти соединения проявляют антиоксидантную, антигельминтную, противомикробную, противовирусную, противовоспалительную и противоопухолевую активность (Hoppe, 1982; Ericson, 1983; Kurihara, 2007; Lajili et al., 2016; Al-Enazi et al., 2018; Shaaban et al., 2021). Уникальный набор терпеноидов часто является ключом к таксономии трибы. Считается, что среди химических соединений, образуемых каждым видом *Laurencia*, по крайней мере, одно является видоспецифичным (Fenical, Norris, 1975). Из представителей рода *Laurencia* также выделены фикоколлоиды, которые представляют собой агар-и каррагинанподобные полисахариды (Bowker, Turvey, 1968; Mshigeni, Nzalalila, 1977; Hoppe, 1982; Zabackis, McDermid, 1988; Ghannam et al., 2018).

Триба Laurencieae — сложная в таксономическом, химическом и экологическом отношении группа, которая нуждается в ревизии (McDermid, 1998). Более 200 лет эти водоросли были предметом многочисленных исследований, которые привели к значительным изменениям в их систематике: выделены и описаны новые таксоны, разделены существующие роды, некоторые названия сведены в синонимы. Наиболее значимые преобразования, начавшиеся в конце XX — начале XXI века, связаны с применением в фикологических исследованиях методов молекулярно-генетической систематики. В настоящее время в трибе Laurencieae насчитывается 10 родов и 222 признанных вида (Guiry, Guiry, 2023): *Chondrophycus* (J. Tokida & Y. Saito) Garbary & J.T. Harper 1998 (14 видов), *Corynecladia* J. Agardh 1876 (3 вида), *Janczewskia* Solms-Laubach 1877 (8 видов), *Laurencia* J.V. Lamouroux 1813 (135 видов), *Laurenciella* V. Cassano, Gil-Rodríguez, Senties, Díaz-Larrea, M.C. Oliveira & M.T. Fujii 2012 (3 вида), *Ohelopapa* F. Rousseau, Martin-Lescanne, Payri & L. Le Gall 2017 (1 вид), *Osmundea* Stackhouse 1809 (24 вида), *Palisada* K.W. Nam 2007 (26 видов), *Rodriguezella* F. Schmitz 1895 (7 видов) и *Yuzurua* (K.W. Nam) Martin-Lescanne 2010 (2 вида).

История систематики трибы Laurencieae

Самый крупный род трибы — *Laurencia* описан Ламуру в 1813 г. (Lamouroux, 1813), в его состав вошли всего 8 видов. Родовое название исследователь дал в честь своего друга Луи Жана де ла Лоренси (Louis Jean de la Laurencie), морского офицера и

любителя естественных наук. Первоначальное описание рода очень скудное, единственный важный признак — присутствие цистокарпов на концах ветвей и веточек. Незадолго до этого был описан род *Osmundea* с типовым видом *O. expansa* (Stackhouse, 1809), а немного позже — род *Pinnatifida* Stackhouse с типовым видом *P. vulgaris* (Stackhouse, 1816). Впоследствии оба названия были упразднены как поздний (*Pinnatifida*) и ранний, но отвергнутый (*Osmundea*) синонимы *Laurencia*. К концу XVIII века описаны еще два рода: *Janczewskia*, который объединил водоросли с маленькими бородавчатыми талломами, паразитирующими на близкородственных видах *Laurencia*, *Chondria* и *Osmundea*, и род *Rodriguezella* с прямостоячими слоевищами и многолетней цилиндрической базальной частью, ежегодно дающей хорошо развитые листовидные образования, в коровом слое которых развиваются тетраспорангии (Solms-Laubach, 1877; Rodríguez y Femenías, 1895).

С момента описания род *Laurencia* претерпел значительные преобразования. Таксономия рода в течение многих лет основывалась на внешней морфологии (Furnari, Serio, 1993), но уже в 1876 г. анатомические и морфологические исследования показали, что в его состав входят виды, обладающие значительными отличиями (Agardh, 1876). По характеру ветвления и типу таллома (плоский или цилиндрический) род было предложено разделить на четыре секции Filiformis, Papillosae, Obtusae и Pinnatifidae (Agardh, 1876). Типовым видом рода Шмитц (Schmitz, 1889) назначил *L. obtusa* (Hudson) J.V. Lamouroux 1813.

Ямада (Yamada, 1931) разделил род *Laurencia* на секции, отличные от секций Агарда (Agardh, 1876). В основу диагностических характеристик этих секций легли различия в форме клеток коры на поперечном срезе и присутствие или отсутствие линзовидных утолщений (рис. 1д) в клеточных стенках медуллярных клеток. В выделенную секцию Palisadae были помещены виды, почти всегда имеющие цилиндрические талломы и радиально вытянутые, палисадно расположенные на поперечных срезах коровые клетки. В секцию Pinnatifidae вошли виды с уплощенными талломами, не имеющие палисадно расположенных клеток и линзовидных утолщений в клеточных стенках медуллярных клеток. К секции Forsterianaе отнесены виды с цилиндрическими или со слегка сжатыми

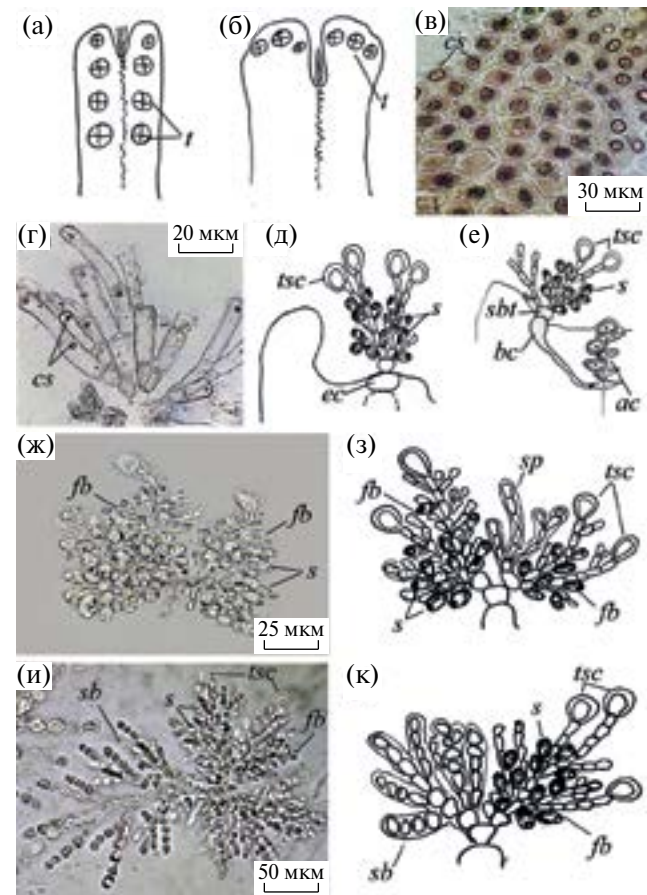


Рис. 2. Морфологические различия некоторых представителей трибы Laurencieae: схематический рисунок, показывающий параллельное (а) и перпендикулярное (б) расположение тетраспорангиев; “corps en serise” в клетках коры (в) и в трихобластах (г) у *L. nipponica*; схематический рисунок филаментного (д) и трихобластного (е) типов развития сперматангиев; сперматангиальные трихобласты *Chondrophycus* sp. (ж) и их схематический рисунок (з); сперматангиальные трихобласты *L. saito* (и) и их схематический рисунок (к). Условные обозначения: ac — осевые клетки, bc — базальная клетка трихобласта, cs — “corps en serise”, ec — эпидермальная клетка, fb — фертильная ветвь, s — сперматангии, sb — стерильная ветвь, sp — стерильная часть трихобласта, sbc — супрабазальная клетка трихобласта, t — тетраспорангий, tsc — терминальная стерильная клетка.

талломами без палисадных клеток, но имеющие в большом количестве линзовидные утолщения; и к секции Cartilagineae — виды с обоими типами талломов, без палисадно расположенных клеток, с очень редкими линзовидными утолщениями или без них. Для различия видов дополнительно использовали такие признаки, как выступающие клетки коры на терминальных концах веточек (рис. 1е), простые или сложные стихидиальные веточки (рис. 1ж), а также

наличие или отсутствие отчетливой главной оси, ветвление, текстура, цвет и др. (Yamada, 1931).

Ревизия секций Ямады, проведенная позднее, показала, что предложенная система не является совершенной, т.к. несмотря на общность основных признаков, положенных в основу объединения видов в секции, некоторые виды можно было разместить в других секциях (Saito, 1967). Например, у *L. pinnatifida* (Hudson) J.V. Lamouroux 1813, обладающего уплощенным талломом, характерным для секции Pinnatifidae, присутствуют линзовидные утолщения, типичные для представителей секции Forsterianae. Сайто также разделил виды из побережья Японии на 2 группы, отметив, что вторичные поровые связи между клетками коры (рис. 1з) могут иметь систематическое значение, и группа, не имеющая их, является более примитивной. Кроме того, тщательно изучив развитие тетраспорангиев *Laurencia*, он заключил, что тетраспорангии образуются абаксиально из молодой периферической клетки (рис. 1и) в апикальном углублении (Saito, 1967), а не из клеток коры, как считалось ранее (Kylin, 1923). Было установлено, что фертильная периферическая клетка сначала отсекает инициальную клетку спорангия и покровную клетку, а затем, по мере роста тканей, периферическая клетка становится удлиненной и нитевидной (Saito, 1967). Сайто также выделил два типа расположения тетраспорангиев (рис. 2а, 2б): параллельно центральной оси (“parallel-type”) и перпендикулярно центральной оси (“right-type”) (Saito, 1967). На основании этих данных он предложил разделить род *Laurencia* на 2 подрода: *Laurencia*, для которого характерны наличие вторичных поровых связей в коровых клетках и параллельное расположение тетраспорангиев, и *Chondrophycus*, у которого отсутствуют вторичные поровые связи, а тетраспорангии расположены под прямым углом (перпендикулярно). Для разделения подродов на секции Сайто использовал систему Ямады (Yamada, 1931). В подрод *Laurencia* были включены секции Laurencia, Forsterianae и Pinnatifidae, в подрод *Chondrophycus* — секции Chondrophycus и Palisadae (Saito, 1967).

Дальнейшие исследования показали, что не все известные виды рода *Laurencia* подходят под эту систему (Saito, 1969). Шесть видов из побережья Калифорнии отличались уникальным

набором признаков — параллельным расположением тетраспорангиев, характерным для подрода *Laurencia*, и отсутствием вторичных поровых связей в коре, как у представителей подрода *Chondrophycus*. Кроме того, у этих видов обнаружены глубокие карманообразные боковые, а не верхушечные (как у *Laurencia* и *Chondrophycus*) зачатки сперматангиальных концептакулов, а инициальные клетки тетраспорангиев образуются адаксиально от периферической клетки, а не абаксиально. Было предложено объединить эти виды в отдельную группу Spectabilis, которая, по мнению Сайто, должна иметь статус подрода (Saito, 1969).

Спустя несколько лет из секции Pinnatifidae в подрод *Laurencia* для водорослей с уплощенными, ветвящимися в одной плоскости талломами была выделена новая секция Planae; у ее представителей тетраспорангии располагались адаксиально, а у водорослей секции Pinnatifidae — абаксиально (Saito, Womersley, 1974). В подрод *Chondrophycus* была установлена еще одна секция — Articulatae, которая объединила виды с членистыми цилиндрическими хрящеватыми талломами и линзовидными утолщениями в медуллярных клетках (Zhang, Xia, 1985).

Неоднократно подчеркивалось, что для видов подрода *Laurencia* характерна морфологическая и анатомическая изменчивость в зависимости от возраста и условий обитания, что делает их определение весьма затруднительным. Криб (Cribb, 1958) указывал на значительную внутривидовую изменчивость выступающих клеток коры, ветвления, наличия линзовидных утолщений в клетках сердцевины и вторичных поровых связей в коре. Он отверг большинство признаков, имеющих ограниченную таксономическую ценность, за исключением характера прикрепления таллома, размера и формы клеток коры. Другие исследователи (Saito, Womersley, 1974) также признали изменчивость линзовидных утолщений и заявили, что нецелесообразно выделять секцию Forsterianae по этой особенности. В результате для рода осталось очень мало синапоморфных диагностических признаков, которые можно было бы применить ко всем видам. МакДермид (McDermid, 1988) предположила, что наличие глобулярных включений (“corps en serise”) внутри клеток коры и в трихобластах (рис. 2в, 2г) может

быть таксономически ценным признаком. Эти включения наблюдаются, главным образом, у представителей подрода *Laurencia* (Bodard, 1968; Young et al., 1980; Saito, 1982; McDermid, 1988). Недостатком данного признака являлось то, что “corps en serise” не сохранялись в высушенных образцах (McDermid, 1988), а у некоторых экземпляров исчезали через несколько часов после сбора (собственное наблюдение).

В начале 1990-х гг. установлено, что происхождение и развитие сперматангиев и тетраспорангиев у *L. pinnatifida*, *L. osmundea* (S.G. Gmelin) Maggs & Hammersand 1993 и ряда других видов значительно отличается от такового у типового вида подрода *Laurencia* (*L. obtusa*) и у типового вида подрода *Chondrophycus* (*L. cartilaginea* Yamada 1931) (Nam et al., 1994). На основании этого предложено восстановить род *Osmundea* для водорослей, у которых сперматангиальные ветви развиваются непосредственно из апикальных и эпидермальных клеток по филаментному (рис. 2д), а не по трихобластному (рис. 2е) типу, как у *Laurencia* и *Chondrophycus*, и тетраспорангии образуются от случайных клеток коры (Nam et al., 1994). Название *Pinnatifida* не использовали в качестве родового, так как оно является поздним синонимом названия *Laurencia*.

Филогенетические связи комплекса *Laurencia* до 90-х годов XX века изучались в основном с точки зрения анатомии и развития. Применение морфологической кладики для внутривидовой систематики *Laurencia* позволило пересмотреть структуру рода (Garbary, Harper, 1998). Подроды *Laurencia* и *Chondrophycus* были подняты до ранга рода, для них и рода *Osmundea* приведены расширенные описания, включавшие в качестве диагностических признаков наличие вторичных поровых связей и “corps en serise”. Род *Osmundea* характеризовался наличием двух периферических клеток в вегетативных осях, развитием сперматангиев по филаментному типу, образованием тетраспорангиев из случайных клеток наружного корового слоя и их параллельным расположением, а также отсутствием “corps en serise” в эпидермальных клетках. Род *Chondrophycus* объединил виды с двумя периферическими клетками, развитием сперматангиев по трихобластному типу, происхождением тетраспорангиев от периферических клеток и их расположением перпендикулярно

оси, отсутствием вторичных поровых связей между наружными кортикальными клетками у большинства видов, а также отсутствием “*corps en serise*”. Диагностическими признаками рода *Laurencia* стали 4 перицентральные клетки, наличие вторичных поровых связей в коре, развитие сперматангиев по трихобластному типу, происхождение тетраспорангиев от перицентральных клеток и их параллельное расположение, а также наличие “*corps en serise*” в эпидермальных клетках (Garbary, Harper, 1998).

Однако и эти диагностические признаки нуждались в дальнейшем пересмотре, так как внутри родов одновременно встречались пересекающиеся комбинации признаков, а именно, наличие или отсутствие вторичных поровых связей между эпидермальными клетками, оба типа расположения тетраспорангиев, наличие или отсутствие в коровых клетках “*corps en serise*” и, возможно, характер ветвления (Nam, Sohl, 1994; Nam, 1999).

На основании присутствия или отсутствия вторичных поровых связей, происхождения тетраспорангиев и количества стерильных перицентральных клеток в тетраспорангиальной оси было предложено разделить род *Chondrophycus* на 4 подрода (Nam, 1999): 1) *Chondrophycus* — его представители обладают основными признаками рода, тетраспорангии расположены перпендикулярно центральной оси (“right-type”); 2) *Kangjaewonia* — обладают основными признаками рода, тетраспорангии расположены параллельно центральной оси (“parallel-type”); 3) *Palisada* — обладают основными признаками рода, имеют одну стерильную перицентральною клетку в тетраспорангиальной оси (в отличие от представителей подродов *Chondrophycus* и *Kangjaewonia*, имеющих две клетки), тетраспорангии расположены перпендикулярно к центральной оси. Этот подрод предложено разделить на две секции: Palisadae (с палисадным рядом эпидермальных клеток в поперечном сечении) и Papillosae (нет палисадного ряда); 4) *Yuzurua* — имеют вторичные поровые связи между наружными клетками коры (в отличие от других представителей рода *Chondrophycus*) и одну стерильную перицентральною клетку в тетраспорангиальном осевом сегменте, тетраспорангии расположены перпендикулярно к центральной оси. Этот подрод также разделен на секции: Yuzugua (выступающие клетки коры около верхушек веточек отсутствуют) и Parvipapillatae (выступающие клетки коры присутствуют).

В 2006 г. на основании морфологического кладистического анализа показано, что роды *Chondrophycus* и *Laurencia* в понимании Нама (Nam, 1999) не являются монофилетическими. Один из видов рода *Laurencia* — *L. clavata* Sonder 1953 (эндемик Австралии) — был дистантен от всех других представителей рода и занимал базальное положение на филогенетическом дереве (Nam, Choi, 2001; Nam, 2006). Высказано предположение, что *L. clavata* может быть связующим видом между *Laurencia* и *Chondria*, поскольку имеет общие черты с представителями обоих родов (Nam, 2006). Предложено для этого вида восстановить род *Corynecladia*, для которого *C. clavata* (Sonder) J. Agardh является типовым видом (Agardh, 1876). В проведенном Намом (Nam, 1999) анализе представители рода *Chondrophycus* разделялись на две отчетливые морфологические группы: группа ‘*C. cartilaginea*’ объединяла представителей подродов *Kangjaewonia* и *Chondrophycus*; группа ‘*C. palisada*’ включала подроды *Yuzurua* и *Palisada*. Эти группы отличались друг от друга положением первой перицентральной клетки относительно трихобласта, наличием или отсутствием фертильности у вторых перицентральных клеток и количеством стерильных перицентральных клеток в тетраспорангиальной оси. Было предложено разделить род *Chondrophycus* на два рода: *Chondrophycus* и *Palisada* (Nam, 2006). К последнему были отнесены виды, у которых первая перицентральною клетка расположена под трихобластом, а не сбоку, и тетраспорангиальные оси с одной стерильной перицентральной клеткой, а не с двумя. К сожалению, название *Palisada* не было оформлено в соответствии с Кодексом номенклатуры и не сопровождалось латинским диагнозом (Nam, 2006). Это было сделано в следующем году (Nam, 2007).

Более поздние филогенетические исследования, проведенные на основании молекулярно-генетических данных, подтвердили самостоятельность рода *Osmundea* (Abe et al., 2006; Fujii et al., 2006; Martin-Lescanne et al., 2010). Роды *Laurencia* и *Palisada* (как *Chondrophycus*) были признаны неоднородными (Abe et al., 2006; Martin-Lescanne et al., 2010), а подрод *Yuzurua* (см. Nam, 1999) возведен в ранг рода (Martin-Lescanne et al., 2010). Из рода *Laurencia* был выделен род *Laurenciella* (см.: Cassano et al., 2012), по морфологическим признакам не отличимый от рода *Laurencia*; определить его родовую принадлежность можно только с помощью молекулярно-генетического

анализа. В 2017 г. *L. flexilis* Setchell 1926 выделен в самостоятельный монотипичный род — *Ohelopapa* (см. Rousseau et al., 2017). Этот род характеризуется четырьмя перицентральными клетками в каждом вегетативном осевом сегменте, но в отличие от рода *Laurencia* у него отсутствуют “*corps en serise*” и вторичные поровые связи в коре.

В настоящее время все роды, образованные от рода *Laurencia* — *Chondrophycus*, *Osmundea*, *Yuzurua*, *Palisada*, *Corynecladia*, *Laurenciella* и *Ohelopapa*, объединяют в комплекс *Laurencia*, включающий около 200 видов. Диагностические признаки родов комплекса *Laurencia* в современной трактовке обобщены в табл. 1.

Род *Janczewskia* трибы Laurencieae в своей истории также подвергался таксономическим преобразованиям. До недавнего времени на основании развития выростов таллома его делили на секции Eujanczewskia (бородавчатый таллом без свободных выростов), Heterojanczewskia (бородавчатый таллом с простыми свободными выростами) и Stipitijanczewskia (с хорошо развитыми ветвящимися выростами без базального узелка “бородавки”) (Setchell, 1914; Chang, Xia, 1978). Недавно предложено секцию Heterojanczewskia повысить до родового уровня на основании того, что анатомическое строение и репродуктивные структуры представителей этой секции совпадают с признаками водоросли-хозяина из рода *Osmundea*. У тех и у других центральная вегетативная ось с двумя перицентральными клетками, развитие сперматангиев по филаментному типу (обычно в апикальном урноподобном углублении), тетраспорангии образуются от случайных эпидермальных клеток, что отличает их от представителей Eujanczewskia, которые анатомически близки *Laurencia* (Nam, 2022a, 2022b).

Современные проблемы исследования лауренциевых водорослей дальневосточных морей

В морях Дальнего Востока России представители трибы Laurencieae немногочисленны. Здесь встречаются виды родов *Janczewskia* и *Laurencia* (Перестенко, 1994; Евсеева, 2007; Клочкова, Клочкова, 2018; Скрипцова, 2019; Kozhenkova, 2020). Из рода *Janczewskia* в дальневосточных морях зарегистрирован только вид *J. morimotoi* Solms-Laubach 1877, который

часто можно встретить на слоевищах *Laurencia nipponica* Yamada 1931. Из представителей рода *Laurencia* в разное время здесь отмечены *L. nipponica*, *L. pinnata* Yamada 1931, *L. saitoi* Perestenko 1980 (Перестенко, 1994), *L. okamurai* Yamada 1931 (Перестенко, 1968; Суховеева, 1969) и *L. glandulifera* (Kützing) Kützing 1849 (см. Nagai, 1941). Однако встречаемость двух последних видов в российских водах признана ошибочной (Перестенко, 1980; Saito, 1985).

Вид *L. nipponica*, описанный из побережья Японии (Yamada, 1931), проявляет все признаки, характерные для *Laurencia*, и его принадлежность к этому роду не вызывает сомнения. Однако для подтверждения сведений о распространении этого вида необходимо получить генетические данные для его российских популяций.

Вид *L. nipponica* массовый, образует плотные пояса на вертикальных стенках скал, небольшие самостоятельные поселения или смешанные заросли (Перестенко, 1980, 1994; Дзизюров и др., 2008; Белоус и др., 2013). На российском Дальнем Востоке *L. nipponica* в Японском море встречается в зал. Петра Великого (Перестенко, 1980, 1994; Коженкова, 2008; Белоус и др., 2013); в Охотском море — на южном и восточном побережье о-ва Сахалин (Tokida, 1954) и на Курильских островах (о-ва Кунашир и Итуруп) (Nagai, 1941). У берегов Приморья *L. nipponica* формирует две экологические формы: литоральную и сублиторальную. Сублиторальная форма входит в состав ассоциаций с доминированием *Sargassum*, *Phyllospadix* и *Zostera* и имеет типичную для вида морфологию (Перестенко, 1980). Литоральная форма образует характерную для открытых прибойных участков ассоциацию и отличается от сублиторальной формы дернинным ростом, меньшими размерами, хорошо выраженным осевым побегом, а также сильно укороченными и тесно сближенными ветвями; линзовидные утолщения отсутствуют или очень редки (Перестенко, 1980). Вопрос, является ли литоральная форма экоморфой, или ее специфическая морфология генетически детерминирована, нуждается в прояснении.

Остальные виды рода *Laurencia* достаточно редки и массовых поселений не образуют. Вид *L. saitoi* описан из побережья России (о-в Фурugelъма, зал. Петра Великого, Японское море) и от *L. nipponica* отличается отсутствием столонообразных выростов (ризомов) и линзовидных

Таблица 1. Диагностические признаки, используемые для идентификации родов комплекса *Laurencia*

Признаки	Род / типовой вид рода							
	<i>Chondrophycus</i> / <i>C. cartilagineus</i>	<i>Corynecledia</i> / <i>C. clavata</i>	<i>Laurencia</i> / <i>L. obtusa</i>	<i>Laurenciella</i> / <i>L. marilzae</i>	<i>Ohelopara</i> / <i>O. flexilis</i>	<i>Osmundea</i> / <i>O. osmunda</i>	<i>Palisada</i> / <i>P. robusta</i>	<i>Yuzgura</i> / <i>Y. poiteau</i>
Количество ПК в осевом сегменте	2	4	4	4	4	2	2	2
Положение первой ПК относительно трихобласта	боковое	под БК трихобласта	под БК трихобласта	под БК трихобласта	нет данных	ПК по обе стороны от БК трихобласта	под БК трихобласта	нет данных
Вторичные поровые связи	- / + (только у <i>C. planiparvus</i>)	+	+	+	-	-	-/+ (только у <i>P. parvipapillata</i>)	+
“Corps en serice”	-	нет данных	+	+	-	-	-	-
Линзовидные утолщения	-/+	+	+/-	+/-	-	+/-	-	-
Выступающие клетки коры	+/-	нет данных	+/-	нет данных	-	нет данных	-/(только у <i>P. parvipapillata</i>)	нет данных
Палисадный ряд клеток	-	-	-	-	-	-	+	-
Тип развития сперматангиев	трихобластный	трихобластный	трихобластный	трихобластный	трихобластный	филаментный	трихобластный	трихобластный
Образование сперматангиальных ветвей	с 2-х сторон на СБК (остаются частично стерильными)	от одной из 2-х латералей на СБК	от одной из 2-х латералей на СБК	от одной из 2-х латералей на СБК	нет данных	от апикальных и эпидермальных клеток	от одной из 2-х латералей на СБК	нет данных
Происхождение тетраспорангиев	из дополнительных ПК	из определенных ПК	из определенных ПК	из определенных ПК	из определенных ПК	из случайных клеток коры	из 1 или 2-х ПК на тетраспорангиальной оси	нет данных
Расположение тетраспорангиев	ПР (ПАР только у <i>C. kangiaewonii</i>)	ПАР	ПАР	ПАР	нет данных	ПАР	ПР	ПР
Количество стерильных ПК в тетраспорангиальной оси	2	нет данных	2-3	нет данных	нет данных	нет данных	1	1
Наличие фертильности у вторых ПК	-	нет данных	-	нет данных	нет данных	нет данных	+	+
Количество ПК у прокарип-несущего сегмента	5	5	5	5	нет данных	5-6	4-5	5
Образование АК	задерживается	нет данных	нормальное	нет данных	нет данных	нормальное	нормальное	нет данных
Литература	Nam, 2011	Cassano et al., 2012	Nam, 2011	Cassano et al., 2012	Masuda et al., 1999, 2006	Nam, 1994; Nam et al., 2000	Nam, 2007, 2011	Martin-Lescanne et al., 2010; Senties et al., 2015

Примечание. “+” – признак присутствует, “–” – признак отсутствует, ПК – перичентральная клетка, АК – ауксиллярная клетка, СБК – супрабазальная клетка трихобласта, БК – базальная клетка, ПР – перпендикулярное расположение тетраспорангиев относительно оси, ПАР – параллельное расположение тетраспорангиев.

утолщений клеточных стенок в сердцевине (Перестенко, 1980). Набор диагностических признаков позволяет с уверенностью поместить этот вид в род *Laurencia* в современной трактовке. На российском Дальнем Востоке *L. saitoi* помимо зал. Петра Великого встречается у берегов среднего Приморья (Kozhenkova, 2020). Этот вид также распространен в Японии (Masuda, Abe, 1993) и Китае (Xia, 2011). Недавно в базах BOLDSystem (<http://www.boldsystems.org>) и GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov) размещены данные о нуклеотидных последовательностях *L. saitoi* из побережья Калифорнии (HQ544207; HQ544222, KM254876), которые расширили ареал вида. Поскольку типовым местообитанием вида является зал. Петра Великого, необходимо получение генетических данных топотипов для ответа на вопрос о распространении *L. saitoi* у берегов Северной Америки.

Наши недавние исследования живого и гербарного материала *L. pinnata* из разных бухт зал. Петра Великого позволили усомниться, что этот вид обитает в наших водах. На обследованных многочисленных живых образцах мы не обнаружили характерных для рода *Laurencia* “corps en serise” и вторичных поровых связей в коре. Особенности развития сперматангиев позволяют отнести наши образцы к роду *Chondrophycus* (рис. 2ж–к). До получения генетических данных и данных о развитии и расположении тетраспорангиев мы воздерживаемся от публикации этой находки. В настоящее время встречаемость *L. pinnata* в дальневосточных морях остается под вопросом.

Таким образом, встречаемость и видовая принадлежность представителей трибы Laurenciæae в дальневосточных морях России нуждаются в уточнении с использованием морфологических и молекулярно-генетических методов.

СЛОВАРЬ

Вторичные поровые связи (“secondary pit connection”) – клеточные соединения, которые образуются между не родственными клетками. У рода *Laurencia* клеточные соединения хорошо заметны в веточках на продольном срезе и даже с поверхности таллома, но очень трудно различимы в главных ветвях (рис. 1з).

Выступающие клетки коры (“projecting cells”) – прозрачные выступающие над поверхностью клетки на верхушках конечных веточек (рис. 1е).

“Corps en serise” (или “cherry bodies” по: Feldmann, Feldmann, 1950) – внутриклеточные светопреломляющие глобулярные включения в клетках коры и в трихобластах (рис. 2в, 2г). Встречаются только у родов *Laurencia* и *Laurenciella*.

Линзовидные утолщения – двояковыпуклые светопреломляющие утолщения в клеточных стенках медуллярных клеток; обычно обильны в разветвлениях таллома и у основания цистокарпа (рис. 1д).

Параллельный тип расположения тетраспорангиев (“parallel-type”) – тетраспорангии формируются параллельно центральной оси (рис. 2а).

Перпендикулярный тип расположения тетраспорангиев (“right angle-type”) – тетраспорангии формируются под прямым углом к центральной оси (рис. 2б).

Стихии – вздутые специализированные ветви, в которых развиваются органы бесполого (тетраспорангиальные стихидии) или полового (сперматангиальные стихидии) размножения (рис. 1ж).

Трихобластный тип развития сперматангиальных ветвей (“trichoblast type”) – сперматангиальные ветви развиваются от перичентральных клеток (у всех представителей комплекса *Laurencia*, кроме *Osmundea* spp.) (рис. 2е).

Трихобласты – однорядные, неразветвленные или разветвленные, бесцветные или слабоокрашенные нити ограниченного роста. Различают стерильные (рис. 1в, 1г) и фертильные трихобласты; на последних образуются сперматангии (рис. 2г–к).

Филаментный тип развития сперматангиальных ветвей (“filament type”) – сперматангиальные ветви развиваются от апикальных и эпидермальных клеток (только у *Osmundea* spp.) (рис. 2д).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белоус О.С., Титлянова Т.В., Титлянов Э.А. Морские растения бухты Троицы и смежных акваторий (залив Петра Великого, Японское море). Владивосток: Дальнаука. 2013.

Дизюров В.Д., Кулепанов В.Н., Шапошникова Т.В. и др. Атлас массовых видов водорослей и морских трав российского Дальнего Востока. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2008.

Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны южных Курильских островов // Тр. СахНИРО. 2007. Т. 9. С. 125–145.

Клочкова Н.Г., Клочкова Т.А. Ревизия видового состава морской альгофлоры восточного Сахалина и дополнения к ней // Вестн. КамчатГТУ. 2018. Т. 45. С. 80–97.

Коженкова С.И. Ретроспективный анализ морской флоры залива Восток Японского моря // Биол. моря. 2008. Т. 34. С. 159–174.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Посьета (Японское море). 1 // Новости сист. низш. раст. 1968. С. 48–53.

Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука. 1980.

Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга. 1994.

Скрипцова А.В. Водоросли-макрофиты залива Петра Великого Японского моря // Биота и среда заповед. территорий. 2019. Т. 3. С. 14–57.

Суховеева М.В. Состояние запасов, распределение ламинарии и некоторых других водорослей у берегов Приморья. Владивосток. 1969.

Титлянов Э.А., Титлянова Т.В. Морские растения стран Азиатско-Тихоокеанского региона, их использование и культивирование. Владивосток: Дальнаука. 2012.

Abbott I.A. Limu: An ethnobotanical study of some Hawaiian seaweeds. Kauai, Hawaii: Pac. Trop. Bot. Garden. 1984. 3rd ed.

Abe T., Kurihara A., Kawaguchi S. et al. Preliminary report on the molecular phylogeny of the *Laurencia* complex (Rhodomelaceae) // Coast. Mar. Sci. 2006. V. 30. P. 209–213.

Agardh J.G. Species genera et ordines algarum, seu descriptiones succinctae specierum, generum et ordinum, quibus algarum regnum constituitur, Volumen tertium: De Florideis curae posteriors. Epicrisis systematis Floridearum. 1876.

Al-Enazi N.M., Awaad A.S., Zain M.E., Alqasoumi S.I. Antimicrobial, antioxidant and anticancer activities of *Laurencia catarinensis*, *Laurencia majuscula* and *Padina pavonica* extracts // Saudi Pharm. J. 2018. V. 26. P. 44–52.

Bodard M. L’infrastructure des “corps en serise” des *Laurencia* (Rhodomelacées, Ceramiales) // C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. 1968. V. 266. P. 2393–2396. doi.org/10.1016/j.jsps.2017.11.001

Bowker D.M., Turvey J.R. Water-soluble polysaccharides of the red alga *Laurencia pinnatifida*. Part II. Methylation analysis of the galactan sulphate // J. Chem. Soc. 1968. P. 989–992. doi.org/10.1039/J39680000989

Cassano V., Oliveira M.C., Gil-Rodríguez M.C. et al. Molecular support for the establishment of the new genus *Laurenciella* within the *Laurencia* complex (Ceramiales, Rhodophyta) // Bot. Mar. 2012. V. 55. P. 349–357. doi.org/10.1515/bot-2012-0133

Chang C.F., Xia B.M. Studies on the parasitic red algae of China // Stud. Mar. Sin. 1978. V. 14. P. 119–127.

Cribb A.B. Records of marine algae from southeastern Queensland, III. *Laurencia* Lamx. // Univ. Queensland Pap., Dept. Bot. 1958. V. 3. P. 159–191.

Ericson K.L. Constituents of *Laurencia* / Marine natural products. New York: Acad. Press. 1983. V. 5. P. 131–257.

Feldmann J., Feldmann G. Les “corps en serise” du *Laurencia obtusa* (Huds.) // Lamour. 1950. P. 1335–1337.

Fenical W. Halogenation in the Rhodophyta // J. Phycol. 1975. V. 11. P. 245–259. doi.org/10.1111/j.1529-8817.1975.tb02775.x

Fenical W., Norris J.N. Chemotaxonomy in marine algae: Chemical separation of some *Laurencia* species (Rhodophyta) from the Gulf of California // J. Phycol. 1975. V. 11. P. 104–108. doi.org/10.1111/j.1529-8817.1975.tb02755.x

Fujii M.T., Guimarães S.M.P.B., Gurgel C.F.D., Fredericq S. Characterisation and phylogenetic affinities of the alga *Chondrophycus flagelliferus* (Rhodomelaceae, Ceramiales) from Brazil on the basis of morphological and molecular evidence // Phycologia. 2006. V. 45. P. 432–441. doi.org/10.2216/04-33.1

Furnari G., Serio D. The reproductive structures of the Mediterranean alga *Laurencia pelagosae* (Ceramiales, Rhodophyta) // Eur. J. Phycol. 1993. V. 28. P. 141–143. doi.org/10.1080/09670269300650221

Garbary D.J., Harper J.T. A phylogenetic analysis of the *Laurencia* complex (Rhodomelaceae) of the red algae // Cryptogamie, Algologie. 1998. V. 19. P. 185–200.

Ghannam A., Murad H., Jazzara M. et al. Isolation, structural characterization, and antiproliferative activity of phycocolloids from the red seaweed *Laurencia papillosa* on MCF-7 human breast cancer cells // Int. J. Biol. Macromolecules. 2018. V. 108. P. 916–926. doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2017.11.001

Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase, World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. 2023. http://www.algaebase.org. Cited June, 2023.

Hay M.E. The functional morphology of turf-forming seaweeds: Persistence in stressful marine habitats // Ecology. 1981. V. 62. P. 739–750. doi.org/10.2307/1937742

Hoppe H.A. Marine algae as raw material, Marine algae: A survey of research and utilization. Hamburg: Cram, de Gruyter. 1969. P. 126–287.

Hoppe H.A. Marine algae: Their products and constituents, Marine algae in pharmaceutical science. New York: Walter de Gruyter. 1982. P. 3–48.

Howard B.M., Fenical W. Obtusadiol, a unique bromoditerpenoid from the marine red alga *Laurencia obtusa* // Tetrahedron Lett. 1978. V. 19. P. 2453–2456.

Kozhenkova S.I. Checklist of marine benthic algae from the Russian continental coast of the Sea of Japan // Phytotaxa. V. 437. P. 177–205. doi.org/10.11646/phytotaxa.437.4.1

Kurihara H. Biologically active compounds obtained from macroalgae collected in Hokkaido, Japan // Abstr. 19th Int. Seaweed Symp. Kobe. 2007. P. 56.

Kylin H. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. Kongliga Svenska Vetenskaps – Akademiens Handlingar // Ny Följd. 1923. V. 63. P. 1–39.

Lajili S., Azouaou S.A., Turki M. et al. Anti-inflammatory, analgesic activities and gastro-protective effects of the phenolic contents of the red alga, *Laurencia obtuse* // Eur. J. Integ. Med. 2016. V. 8. P. 298–306. doi.org/10.1016/j.eujim.2015.12.006

Lamouroux J.V. Essai sur le genres de la famille des thalassiphytes non articulges. Paris, Belin. 1813.

Manilal A., Sujith S., Sabarathnam B. et al. Biological activity of the red alga *Laurencia brandenii* // Acta Bot. Croat. 2011. V. 70. P. 81–90. doi.org/10.2478/v10184-010-0001-x

Martin-Lescanne J., Rousseau F., De Reviers B. et al. Phylogenetic analyses of the *Laurencia* complex (Rhodomelaceae, Ceramiales) support recognition of five genera: *Chondrophycus*, *Laurencia*, *Osmundea*, *Palisada* and *Yuzurua* stat. nov. // Europ. J. Phycol. 2010. V. 45. P. 51–61. doi.org/10.1080/09670260903314292

Masuda M., Abe T. The occurrence of *Laurencia saitoi* Perestenko (*L. obtuse* auct. japon.) (Ceramiales, Rhodophyta) in Japan // Jpn. J. Phycol. 1993. V. 41. P. 7–18.

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. doi.org/10.1515/BOT.1999.052

Masuda M., Tani M., Kurihara A. New records of three marine red algae from Japan // Phycol. Res. 2006. V. 54. P. 244–254. doi.org/10.1111/j.1440-1835.2006.00433.x

McDermid K.J. *Laurencia* from the Hawaiian Islands: key, annotated list and distribution of the species / Taxonomy of Economic Seaweeds. II, Abbott, I.A., Ed., La Jolla:

California Sea Grant College, University of California. 1988. P. 231–247.

Mshigeni K.E., Nzalalila E.V. Contributions on the content and nature of the phycocolloid from *Laurencia papillosa* (Forssk.) Greville (Rhodophyta, Ceramiales) // Bot. Mar. 1977. V. 20. P. 443–447. doi.org/10.1515/botm.1977.20.7.443

Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. II // J. Fac. Agric. 1941. V. 46. P. 139–310.

Nam K.W. Morphology of *Chondrophycus undulata* and *C. parvipapillata* and its implications form the taxonomy of the *Laurencia* (Ceramiales, Rhodophyta) complex // Eur. J. Phycol. 1999. V. 34. P. 455–468. doi.org/10.1080/09541449910001718811

Nam K.W. Phylogenetic re-evaluation of the *Laurencia* complex (Rhodophyta) with a description of *L. succulenta* sp. nov. from Korea // J. Appl. Phycol. 2006. V. 18. P. 679–697. doi.org/10.1007/s10811-006-9073-3

Nam K.W. Validation of the generic name *Palisada* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) // Algae. 2007. V. 22. P. 53–55. doi.org/10.4490/algae.2007.22.2.053

Nam K.W. Rhodophyta: Florideophyceae: Ceramiales: Rhodomelaceae: *Laurencia*, *Chondrophycus*, *Palisada*, *Chondria*, vol. 4 of Algal flora of Korea. Incheon: National Institute of Biological Resources. 2011.

Nam K.W. *Heterojanczewskia* stat. nov. with an emendation of generic delineation of *Janczewskia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) // Korean J. Environ. Biol. 2022a. V. 40. P. 301–306. doi.org/10.11626/KJEB.2022.40.3.301

Nam K.W. Validation of the generic name *Heterojanczewskia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) // Noulae Algarum. 2022b. V. 262.

Nam K.W., Sohn C.H. *Laurencia kangjaewonii* sp. nov. (Ceramiales, Rhodophyta) from Korea // Phycologia. 1994. V. 33. P. 397–403. doi.org/10.2216/i0031-8884-33-6-397.1

Nam K.W., Maggs C.A., Garbary D.J. Resurrection of the genus *Osmundea* with an emendation of the generic delineation of *Laurencia* (Ceramiales, Rhodophyta) // Phycologia. 1994. V. 33. P. 384395. doi.org/10.2216/i0031-8884-33-5-384.1

Nam K.W., Choi H.G. Morphology of *Laurencia clavata* and *L. elata* (Ceramiales, Rhodophyta) in relation to generic circumscription in the *Laurencia* complex // Eur. J. Phycol. 2001. V. 36. P. 285–294. doi.org/10.1080/09670260110001735448

Nam K.W., Choi H.G., Lee S. et al. Vegetative and reproductive development of *Laurencia venusta* (Ceramiales, Rhodophyta) // Cryptogamie, Algologie. 2000. V. 21. P. 97–110. doi.org/10.1016/S0181-1568(00)00109-4

Rodríguez y Femenías J.J. Datos algologicas IV. Nuevas Florideas, Anales de la Sociedad Española de Historia Natural. 1895. V. 24. P. 155–162.

Rousseau F., Gey D., Kurihara A. et al. Molecular phylogenies support taxonomic revision of three species of *Laurencia*

- (Rhodomelaceae, Rhodophyta), with the description of a new genus // Eur. J. Taxon. 2017. V. 269. P. 1–19. doi.org/10.5852/ejt.2017.269
- Saito Y. Studies on Japanese species of *Laurencia*, with special reference to their comparative morphology / Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University. 1967. V. 15. P. 1–81.
- Saito Y. On morphological distinction of some species of Pacific North American *Laurencia* // Phycologia. 1969. V. 8. P. 85–90. doi.org/10.2216/i0031-8884-8-2-85.1
- Saito Y. Morphology and infrageneric position of three British species of *Laurencia* (Ceramiales, Rhodophyta) // Phycologia. 1982. V. 21. P. 299–306.
- Saito Y. So-called *Laurencia glandulifera* in Japan and *L. nipponica* (Rhodophyceae-Rhodomelaceae) // Jap. J. Phycol. 1985. V. 33. P. 167–171.
- Saito Y., Womersley H.B.S. The Southern Australian Species of *Laurencia* (Ceramiales: Rhodophyta) // Aust. J. Bot. 1974. V. 22. P. 815–874. doi.org/10.1071/BT9740815
- Sentís A., Wynne M.J., Cassano V. et al. *Yuzurua iridescens* (M.J. Wynne & D.L. Ballantine) comb. nov. (Ceramiales, Rhodophyta) from the Caribbean Sea: morphological and molecular evidence // Braz. J. Bot. 2015. V. 38. P. 605–613. doi.org/10.1007/s40415-015-0154-x
- Schmitz F. Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen / Flora oder Allgemeine botanischer Zeitung. 1889. V. 72. P. 435–456.
- Setchell W.A. Parasitic Florideae, I. University of California Publications in Botany. 1914. V. 6.
- Shaaban M., Abou-El-Wafa G.S.E., Golz C., Laatsch H. New Haloterpenes from the Marine Red Alga *Laurencia papillosa*: Structure Elucidation and Biological Activity // Mar. Drugs. 2021. V. 19. doi.org/10.3390/md19010035
- Solms-Laubach H. Note sur *Janczewskia*, nouvelle Floridée parasite du *Chondria obtusa*, Mémoires de la Société Nationale des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg. 1877. V. 21. P. 209–224.
- Stackhouse J. Tentamen marino-cryptogamicum, ordinem novum; in genera et species distributum / Classe XXIVta Linnaei sistens. Mémoires de la Société Imperiale des Naturalistes de Moscou. 1809. V. 2. P. 50–97.
- Stackhouse J. Nereis Britannica Editio altera, Nova addita classification cryptogamiarum [sic] respect generis Fuci. Oxford: S. Collingwood. 1816.
- Tokida J. The marine algae of Southern Saghalien / Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University. 1954. V. 2. P. 1–264.
- Tseng C.K. Marine algae of Hong Kong, IV. The genus *Laurencia* // Pap. Michigan Acad. Sci., Arts and Letters. 1943. V. 28. P. 185–208.
- Vairappan C.S. Potent antibacterial activity of galogenated metabolites from Malaysian red algae, *Laurencia majuscula* (Rhodomelaceae, Ceramiales) // Biomol. Eng. 2003. V. 20. № 4–6. P. 255–259. doi.org/10.1016/S1389-0344(03)00067-4
- Womersley H.B.S. The marine benthic flora of southern Australia – Part IIID Ceramiales – Delesseriaceae, Sarcoceniaceae, Rhodomelaceae, Canberra & Adelaide: Australian Biological Resources Study & State Herbarium of South Australia. 2003.
- Xia B. Flora algarum marinarum sinicarum, Tomus II. Rhodophyta. № VII Ceramiales Rhodomelaceae. Science Press. Beijing. 2011.
- Yamada Y. Notes on *Laurencia*, with special reference to the Japanese species // Univ. Calif. Publ. Bot. 1931. V. 16. P. 185–310.
- Young D.N., Howard B.M., Fenical W. Subcellular localization of brominated secondary metabolites in the red algae *Laurencia snyderae* // J. Phycol. 1980. V. 16. P. 182–185. doi.org/10.1111/j.1529-8817.1980.tb03016.x
- Zabackis E.K., McDermid K.J. Agar from a species of *Laurencia*, a red seaweed from the Hawaiian islands, in Taxonomy of Economic Seaweeds. II. La Jolla: California Sea Grant College, Univ. of California. 1988. P. 253–256.
- Zanaveld J.S. The utilization of marine algae in tropical South and East Asia // Econ. Bot. 1959. V. 13. P. 89–131. doi.org/10.1007/BF02859244
- Zhang J., Xia B. Studies on the genus *Laurencia* of the Xisha Islands, Guangdong Province, China // Stud. Mar. Sin. 1985. V. 24. P. 51–68.

The Systematic History of the Tribe Laurencieae (Ceramiales, Rhodophyta) and the problems in studying representatives of this Taxon in the Far Eastern Seas of Russia

O. S. Belous^a, A. V. Skriptsova^a

^aZhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

A history of the taxonomy of the tribe Laurencieae is given in this brief review. The taxonomic revisions that have occurred over the past 200 years are analyzed, and a current view on the species diversity of the tribe and its genera is presented. The problems in identification of the tribe's representatives in the Far Eastern seas of Russia are revealed, and molecular genetic methods are required to solve them.

Keywords: tribe Laurencieae, *Laurencia*, red algae, taxonomy, Far Eastern seas of Russia