

К. А. ВИНОГРАДОВА

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ВОДОРΟΣЛЕЙ

ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

К. Л. ВИНОГРАДОВА

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ВОДОРΟΣЛЕЙ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ
СССР

ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ
1979

Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Виноградова К. Л. Л., «Наука», 1979. 147 с.

Первая полная флористическая сводка по донным зеленым водорослям морей Дальнего Востока, написанная в форме определителя. В ней содержатся исчерпывающие описания и таблицы для определения водорослей всех таксономических рангов, а также критические сведения об их биологии, изменчивости и систематическом положении. Всего описывается 63 вида, относящихся к 34 родам, 13 семействам и 9 порядкам. Почти все виды иллюстрированы. Лит. — 263 назв., ил. — 67 рис. в тексте и 18 табл. фотографий и микрофотографий.

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

доктор биологических наук А. Д. АЛЕКСАНДРОВА-ЗИНОВА

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий Определитель является очередным выпуском — четвертым по счету — в серии определителей водорослей-макрофитов морей СССР, выпускаемой Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР. К настоящему времени опубликованы «Определитель бурых водорослей северных морей СССР» (1953), «Определитель красных водорослей северных морей СССР» (1955) и «Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР» (1967), составленные А. Д. Зиновой. Вместе с тем это первый из выпусков по бентосным водорослям дальневосточных морей СССР. Следующие два выпуска будут посвящены бурым и красным водорослям.

Восточные границы Советского Союза омываются водами краевых северо-западных морей Тихого океана — Берингова, Охотского, Японского — и только на небольшом протяжении побережья — непосредственно тихоокеанскими водами. Вся северо-западная часть Тихого океана характеризуется сильно расчлененной береговой линией и наличием многочисленных островов, которые образуют крупные островные дуги. Алеутские, Курильские, Японские о-ва, о-в Сахалин, а также п-ов Камчатка отделяют Берингово, Охотское и Японское моря от океана и друг от друга. Все три моря котловинного типа, они представляют собой глубокие впадины, сообщающиеся с Тихим океаном многочисленными проливами. Их гидрологический и биологический режимы во многом обусловлены характером связи с Тихим океаном. Наиболее широкую связь с открытой частью океана имеет Берингово море. Это типичный окраинный бассейн, водная масса которого через многочисленные и глубокие проливы имеет свободный обмен с океанической. Океаническое воздействие смягчает гидрологический режим моря на значительной части акватории. В северо-западной части моря, находящейся под непосредственным влиянием Арктического бассейна, он остается суровым. То же самое, только в несколько меньшей степени, относится к Охотскому морю. Самое обособленное из трех морей — Японское, так как оно соединяется с океаном немногими сравнительно мелководными проливами.

Все три моря характеризуются соленостью, близкой к океанической вследствие широкого водообмена с океаном, сильного зимнего перемешивания (в Японском море) и сравнительно небольшого материкового стока.

Дальневосточные моря, вытянутые в меридиональном направлении, проходят через всю бореальную зону от границы ее с арктической зоной на севере и с тропической — на юге. Это обуславливает заметные различия между северными и южными районами тихоокеанского побережья СССР. Северные части Берингова и Охотского морей находятся под сильным охлаждающим влиянием Арктического бассейна и Азиатского материка и характеризуются суровым гидрологическим режимом, мощным и длительным ледовым покровом. В самое теплое время года температура поверхностных вод достигает здесь всего 6—10°. Наоборот, Японское море испытывает на себе влияние тропической зоны. Летний прогрев

поверхностных вод в южной части советского побережья Японского моря достигает 22—26°.

Однако особенности температурного режима дальневосточных морей определяются не только их широтным расположением, но и существующей здесь сложной системой течений. С севера вдоль западного побережья Берингова моря и восточных берегов Камчатки и Курильских о-вов поступают холодные водные массы Ойясио, которые вместе с охлаждающим влиянием Азиатского материка обуславливают сравнительную холодноводность всех трех морей. Влияние идущего с юга теплого течения Курисио и его ветвей, заходящих в дальневосточные моря, сказывается здесь в меньшей мере и преимущественно в летнее время. В результате столкновения у северо-западного побережья Тихого океана идущих навстречу друг другу холодных и теплых водных масс холодноводные и тепловодные районы оказываются здесь более сближенными в меридиональном направлении, границы между ними менее растянуты и холодноводная зона выражена гораздо больше, чем на противоположном северо-восточном побережье Тихого океана.

Таким образом, огромная протяженность и сильная расчлененность береговой линии дальневосточных морей, их значительная меридиональная вытянутость, влияние Азиатского материка, широкая связь с Тихим океаном, холодные и теплые течения, различные типы приливов и амплитуда приливо-отливных колебаний — все это определяет специфические особенности гидрологического и гидрохимического режимов дальневосточных морей и создает предпосылки для развития здесь богатой и разнообразной флоры, состоящей из бореальных, арктических и субтропических элементов.

Интерес к изучению флоры дальневосточных морей всегда был велик, а в последнее время в связи с проблемой усиленного освоения биологических ресурсов Мирового океана он особенно повысился. Многие виды донных водорослей Дальнего Востока являются давними объектами промысла, многие, хотя пока и не используются, тем не менее, обладая полезными свойствами и произрастая в промысловых количествах, несомненно найдут применение в будущем. Всестороннее изучение водорослей требуется для решения проблемы освоения и рационального использования не только растительных, но и животных ресурсов, так как в прибрежной части именно водоросли определяют характер как растительности, так и животного населения. Флорой водорослей дальневосточных морей интересуются не только альгологи, знание их необходимо широкому кругу гидробиологов, физиологов, биохимиков, промысловиков. Потребность в сводных работах по морским водорослям-макрофитам Дальнего Востока, которые могли бы дать достаточно полное и современное представление о флоре и служить пособием для их определения, назрела давно.

Что касается зеленых водорослей дальневосточных морей, то до сих пор их изучение сводилось главным образом к инвентаризации видового состава в различных районах Дальнего Востока без критического изучения их систематики. В настоящее время в многочисленных региональных флористических работах указывается значительное число видов зеленых водорослей. Наиболее крупными флористическими работами, содержащими не только списки обнаруженных видов, но и описание новых таксонов и критические замечания к видам, являются прежде всего работы русских ботаников прошлого века Постельса и Рупрехта, изучавших водоросли в северной части Тихого океана у берегов российских владений в Азии и Америке (Постельс, Рупрехт, 1840) и в Охотском море (Рупрехт, 1850). После этих исследований наиболее важные работы по зеленым водорослям появились уже в советское время. Это работы Е. С. Зиновой, посвященные водорослям почти всего побережья дальневосточных морей (1928, 1940, 1954а, 1954б, 1954в и др.), и работы япон-

ских альгологов Нагаи (Nagai, 1940) и Токида (Tokida, 1954) по Курильским о-вам и Сахалину.

Несмотря на многочисленность имеющихся публикаций по зеленым водорослям дальневосточных морей литературные данные не могли послужить единственной основой для настоящего Определителя. К моменту его составления, особенно за последние десятилетия, в различных странах были получены новые данные о биологии, изменчивости и систематическом положении многих морских представителей *Chlorophyta*. Благодаря мировому опыту, и в частности монографическому изучению порядка *Ulvales* в морях СССР (Виноградова, 1974б), стало очевидно, что видовая систематика морских зеленых водорослей, так же как и их классификация, разработаны неудовлетворительно. Оказалось, что ряд признаков, считавшихся ранее диагностическими, подвержен сильной изменчивости и имеет небольшой таксономический вес или совсем его не имеет, что многие формы, известные как самостоятельные виды, на самом деле конспецифичны, что некоторые таксоны, относимые издавна к разным родам, семействам и даже порядкам на основе резких различий в морфологии, оказываются связанными между собой как стадии или формы развития в одном и том же жизненном цикле и т. п. Исходя из этого, для составления Определителя зеленых водорослей такого большого региона, как моря Дальнего Востока, отвечающего современному уровню развития альгологии, потребовалось не только обобщить литературные сведения, но и провести трудоемкую работу, направленную на критическое изучение оригинального природного материала и имеющихся коллекций на основе морфолого-экологического и географического методов и на разработку вопросов классификации соответствующих разделов зеленых водорослей. В результате проведенного исследования были пересмотрены многие видовые критерии и установлено, что общее количество видов зеленых водорослей в морях советского Дальнего Востока намного меньше того, которое указывается в литературе. Многие из литературных указаний вошли в приводимый список как синонимы или исключены из него как ошибочные.

В настоящее время во всех дальневосточных морях насчитывается 63 вида бентосных зеленых водорослей, относимых к 34 родам, 13 семействам и 9 порядкам. Кроме того, в Определитель включено несколько видов, которые могут считаться потенциальными представителями флоры, так как широко распространены в северной части Тихого и Атлантического океанов или на соседних с СССР побережьях Японии и Сев. Америки и не указаны для дальневосточных морей из-за недостаточной изученности флоры или просмотрены из-за микроскопических размеров.

Таким образом, настоящий Определитель написан главным образом на основе сравнительного критического изучения обширного материала. В первую очередь это относится к макроскопическим водорослям, составившим основной объект наших исследований. Описания видов и внутривидовых таксонов даются в основном по оригинальному материалу, при этом описания многих таксонов сопровождаются примечаниями, которые призваны облегчить понимание таксонов различного ранга и их определение. Раздел, посвященный ульвовым, составлен в соответствии с монографической разработкой этой группы, опубликованной автором ранее (Виноградова, 1974б). Общая классификация *Chlorophyta*, принятая в работе, представляет собой результат критического осмысления и переработки автором существующих классификаций.

В работе использованы личные сборы, проведенные автором во время работы экспедиции Лаборатории аэрометодов Министерства геологии СССР на Сахалине в 1966 г. и экспедиции Института биологии моря ДВНЦ АН СССР на западном побережье Берингова моря в 1968 и 1970 гг., а также коллекции, хранящиеся в Гербарии Ботанического института АН СССР, в том числе любезно предоставленные в распоряжение автора

недавно собранные материалы Л. П. Перестенко (БИН), В. Ф. Макиенко (ТИНРО) и некоторых других специалистов.

Работа выполнена в Отделе низших растений Ботанического института. Рисунки подготовлены к печати художниками Б. А. Гирстуном, С. И. Карповым и И. Г. Гай. Всем коллегам, оказавшим помощь в работе, приношу искреннюю благодарность. Особенно благодарю товарищей по Лаборатории альгологии А. Д. Зинову, которая всегда помогала советами, а также любезно передала результаты обработки и эскизы к рисункам некоторых видов, Л. П. Перестенко за предоставленный материал и ценные сведения о зеленых водорослях залива Петра Великого и Командорских о-вов и Т. В. Седову за консультации по вопросам цитологии водорослей.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Автоспора — клетка бесполого размножения, лишенная жгутиков, разновидность апланоспоры. Автоспоры характерны для неподвижных одноклеточных зеленых водорослей (порядок *Chlorococcales*).

Акинета — клетка с толстой оболочкой и большим количеством запасных веществ (результат преобразования вегетативной клетки), служащая для переживания неблагоприятных условий и вегетативного размножения.

Амебодная структура — тип строения лишенных твердой оболочки одноклеточных форм, который характеризуется непостоянством формы клетки и ее способностью к ползающим движениям.

Анастомозы — соединения различных нитчатых структур, ветвей или нитей, слагающих слоевище.

Анизогамия — половой процесс, который состоит в слиянии подвижных гамет разной величины.

Апикальный рост — рост слоевища верхушечной клеткой.

Апланоспора — клетка бесполого размножения, которая развивается как зооспора, но лишена жгутиков и всегда одета твердой оболочкой.

Ареолы — отчетливо различимые участки пластинчатого слоевища, которые образованы группами клеток, заключенными в общую материнскую оболочку.

Базальная клетка — нижняя клетка однорядно нитчатого слоевища, которой оно прикрепляется к субстрату.

Бентос — совокупность организмов, населяющих дно водоемов.

Ветвление дихотомическое — ветвление, при котором старая точка роста разделяется на две новые, дающие одинаково развитые ветви; **перистое** — ветвление, при котором боковые ветви располагаются в одной плоскости по обе стороны от оси; **полихотомическое** — ветвление, при котором старая точка роста разделяется на несколько новых, дающих столько же ветвей; **почеренное** — ветвление, при котором ветви отходят от главной оси попеременно то в одну, то в другую сторону; **одностороннее** — ветвление, при котором ветви отходят по одну сторону от оси; **симподиальное** — ветвление, при котором главная ось прекращает рост или сдвигается вбок, а ее место занимает боковая ветвь, растущая в направлении главной оси.

Гамета — клетка полового размножения.

Гаметофит — половая форма развития в жизненном цикле; развитие гаметофита начинается с зооспоры и заканчивается образованием гамет.

Гаплоидный — организм, в клетках которого содержится одинарный набор хромосом, образующийся после мейоза.

Гетероморфный цикл — цикл развития (морфологический), представленный формами развития разного внешнего строения.

Гипноспора — видоизмененная апланоспора с утолщенной, часто скульптурированной оболочкой, функционирующая как покоящаяся стадия.

Двудомные половые растения — раздельнополые растения, у которых женские и мужские органы размножения образуются на разных экземплярах.

Дигенетический цикл — цикл развития (морфологический), представленный двумя формами развития (двумя поколениями).

Диплогаметафазный цикл — цикл развития (цитологический), представленный гаплоидной и диплоидной формами развития, с мейозом перед образованием спор.

Диплоидный — организм, в клетках которого содержится двойной по сравнению с гаплоидным набор хромосом.

Диплофазный цикл — цикл развития (цитологический), представленный только диплоидной формой развития, с мейозом перед гаметообразованием.

Диффузный рост — рост слоевища, построенного из однородных клеток с одинаковой способностью к росту и делению.

Зигоспора — крупная клетка с толстой, часто скульптурированной оболочкой, богатая запасными веществами (результат развития зиготы при изогамии, анизогамии, конъюгации).

Зигота — клетка, образующаяся в результате слияния гамет.

Зооспора — клетка бесполого размножения, голая или одетая оболочкой, снабженная жгутиками и способная к активному движению.

Изогамия — половой процесс, который состоит в слиянии подвижных равно-великих гамет.

Изоморфный цикл — цикл развития (морфологический), представленный формами развития одинакового внешнего строения.

Интеркалярный рост — рост слоевища, при котором зона роста располагается в средней части слоевища.

Коккоидная структура — тип строения одетых твердой оболочкой одноклеточных и колониальных форм, который характеризуется постоянной формой клетки и отсутствием способности к движению.

Конъюгация — половой процесс, который состоит в слиянии протопластов двух клеток, морфологически не дифференцированных на мужские и женские половые элементы.

Лейкопласт — бесцветная пластида, в которой обычно накапливается крахмал; при определенных условиях может превращаться в хлоропласт.

Литораль — прибрежная зона морского дна, периодически затопляемая водой в результате приливо-отливных и других колебаний уровня моря.

Мастигонемы — субмикроскопические волосовидные боковые выросты на жгутиках.

Мейоз, или **редукционное деление**, — деление ядра, в результате которого число хромосом, свойственное диплоидным клеткам слоевища, уменьшается вдвое.

Монадная структура — тип строения одноклеточных и колониальных водорослей, который характеризуется постоянной формой клетки и способностью к движению с помощью жгутиков. Зооспоры и гаметы многих водорослей также имеют монадную структуру.

Моногенетический цикл — цикл развития (морфологический), представленный только одной из форм развития (одним поколением).

Морфологический цикл — смена половой и бесполой форм развития (гаметофита и спорофита) одинакового или различного внешнего строения.

Однодомные половые растения — обоеполые растения, у которых женские и мужские органы размножения образуются на одном и том же экземпляре.

Огамия — половой процесс, который состоит в слиянии крупной неподвижной женской гаметы и мелкой, обычно подвижной мужской гаметы.

Ооспора — крупная клетка с толстой, часто скульптурированной оболочкой, богатая запасными веществами (результат развития зиготы при оогамии). Нередко смешивается с понятием «зигоспора».

Пальмеллоидная структура — тип строения водорослей, при котором отдельные неподвижные клетки объединены в рыхлую слизистую колонию.

Паренхима — ткань, состоящая из клеток более или менее одинакового размера по всем направлениям.

Партеногенез — развитие неоплодотворенных гамет в новое слоевище.

Пиреноид — специфическое тельце в хлоропластах водорослей, состоящее из плотного белкового образования и крахмальной обкладки.

Планктон — совокупность организмов, населяющих толщу воды.

Пластиды — органеллы растительной клетки, осуществляющие функцию фотосинтеза и образования углеводов.

Протонема — применительно к зеленым водорослям микроскопическая нитчатая структура, возникающая из споры или зиготы, из которой впоследствии формируется слоевище.

Псевдопаренхима — структура, образованная плотно сросшимися клеточными нитями, имеющая сходство с паренхимой.

Разнонитчатое строение — строение слоевища, состоящего из стелющихся по субстрату и вертикальных нитей.

Ризоид — у зеленых водорослей одноклеточное или многоклеточное нитевидное образование простого строения, которое служит для прикрепления слоевища к субстрату.

Ризом — стелющаяся корневищеподобная часть слоевища, от которой отходят вертикальные побеги и ризоиды.

Сегрегативное деление — деление, при котором образование перегородок происходит независимо от ядерных делений. У сифоновых водорослей ведет к образованию многоядерных сегментов различной формы и размера.

Сифонное строение — неклеточное строение слоевища нитчатой или пузыревидной формы, многоядерного, но не имеющего поперечных внутренних перегородок.

Спорофит — бесполое образование в жизненном цикле; развитие спорофита начинается с образования зиготы и заканчивается образованием спор.

Стигма — внутриклеточное образование красного или оранжевого цвета различной формы, функционально связанное со жгутиковым аппаратом клетки и хлоропластом. Стигма присуща подвижным клеткам водорослей.

Сублиитораль — зона морского дна, расположенная от нижней границы литорали до нижней границы проникновения света, достаточного для фотосинтеза.

Супралиитораль — участок морского побережья, орошаемый брызгами прибоя.

Утрикулы — пузыревидные ответвления нитей, образующие поверхностный слой слоевища у сифоновых водорослей.

Фрагментация — способ вегетативного размножения, который состоит в отделении частей слоевища и последующем их развитии в новое слоевище.

Хлоропласт — зеленая пластида, содержащая пигменты, в которой происходят фотосинтез и образование крахмала. Хлоропласты различаются по форме, размерам и количеству в клетке.

Ценобий — специализированная колония, которая характеризуется определенной формой и состоит из постоянного числа клеток одного поколения.

Ценоцитный — многоядерный и лишенный перегородок (см. Сифонное строение).

Цитологический цикл — смена ядерных фаз в цикле развития.

Чешуйки — субмикроскопические плотные неминерализованные чешуйчатые образования различной формы на поверхности клетки и жгутиков.

Эндозоид — организм, растущий в теле животных.

Эндофит — организм, растущий внутри растений.

Эпизоид — организм, растущий на животных.

Эпифит — организм, растущий на растениях.

Отдел CHLOROPHYTA — Зеленые водоросли

Формы одноклеточные, колониальные, в том числе ценобиальные, многоклеточные, неклеточные (сифонные), подвижные и неподвижные, микроскопические и макроскопические, различного облика и строения. Основные пигменты — хлорофилл «а» и хлорофилл «b», обуславливающие зеленую окраску, α - и β -каротин и несколько ксантофиллов, содержащиеся в тех же пропорциях, что и у высших растений. Продукт ассимиляции — крахмал, иногда масло. Клетки, как правило, одеты оболочкой, состоящей из целлюлозы и пектиновых веществ. Иногда целлюлоза частично заменяется каллозой, у некоторых форм пектиновый слой пропитан карбонатом кальция. Немногие одноклеточные формы имеют голый протопласт. Клетки одноядерные или многоядерные, с одним, несколькими или многими хлоропластами различной формы, занимающими осевое или, чаще, пристенное положение и часто несущими пиреноиды. Подвижные вегетативные или репродуктивные клетки со жгутиками равной длины, расположенными на переднем конце.

Размножение вегетативное, бесполое и половое. Вегетативное размножение фрагментацией слоевища и акинетами. Бесполое размножение зооспорами с 2—4 или многими жгутиками, неподвижными апланоспорами и автоспорами. Половой процесс заключается в слиянии дифференцированных гамет или протопластов вегетативных клеток, изогамный, анизогамный, оогамный или конъюгация. Подвижные гаметы обычно двухжгутиковые. Споры и гаметы образуются в обычных вегетативных клетках или в специальных морфологически обособленных спорангиях и гаметангиях. Смена половой и бесполой формы развития имеется или отсутствует. Морфологический цикл моногенетический и дигенетический, гетероморфный и изоморфный, цитологический цикл диплоаплофазный и диплофазный; мейоз спорический, гаметический, соматический.

Организмы водные, населяющие планктон и бентос самых различных континентальных и морских водоемов, а также наземные и почвенные.

Примечание. В настоящее время нет единой хорошо разработанной классификации отдела *Chlorophyta*. В имеющихся классификациях и филогенетических схемах многие высшие таксоны зеленых водорослей заметно различаются рангом, объемом и положением в системе. М. М. Голлербах и В. И. Полянский (1951), следуя позиции Пашера (Pascher, 1931), выделяют классы *Volvocineae*, *Tetrasporineae*, *Chlorococcineae*, *Ulotrichineae*, *Siphonocladineae*, *Siphonineae*. Харовые при этом рассматриваются как отдел, конъюгаты — как подотдел. Папенфусс (Papenfuss, 1955) объединяет все зеленые водоросли в один класс — *Chlorophyceae*, куда включает в качестве порядка и конъюгаты. В системе Бурелли (Bourrelly, 1966) выделяется 4 класса: *Euchlorophyceae*, куда включаются формы одноклеточные и колониальные, *Ulotrichophyceae*, включающий формы нитчатые и пластинчатые, *Zygorhynchaceae*, или конъюгаты, и *Charophyceae*. В отличие от Бурелли Фотт (Fott, 1971) первые два класса объединяет в один — *Chlorophyceae*, но сохраняет ранг класса за конъюгатами и харовыми.

Несмотря на обилие существующих классификаций весь отдел

Chlorophyta считается единой группой, ведущей начало от монадных одноклеточных пресноводных водорослей типа *Chlamydomonas* из порядка *Volvocales*. При этом порядки *Siphonales*, *Dasycladales* и *Siphonocladales* выводятся из *Ulotrichales* или *Chlorococcales*. Основываясь на всестороннем сравнительном анализе, мы полагаем, что в пределах отдела имеются две большие группы, различающиеся по времени и месту возникновения: древняя группа первично морских зеленых водорослей, к которой относятся порядки *Siphonales*, *Siphonocladales*, *Dasycladales*, и группа, включающая пресноводные и вторичноморские водоросли, по-видимому, более позднего происхождения. Ко второй группе относятся порядки *Volvocales*, *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Ulotrichales*, *Ulvaes*, *Chaetophorales*, *Cylindrocapsales*, *Schizogoniales*. Между этими группами существуют принципиальные различия не только в эколого-географических особенностях и возрасте, но и в строении: в структуре и химическом составе клеточных оболочек, характере хлоропласта, клеточном делении, а также в ранних стадиях онтогенеза. Поэтому нет оснований выводить сифонокладовые, а через них и остальные сифоновые из улотриковых предков. Происхождение их от многоядерных хлорококковых также маловероятно, так как последние — пресноводные и наземные организмы, связанные со специфическими условиями местообитания (Виноградова, 1972, 1976). Обе группы, по-видимому, представляют собой две самостоятельные эволюционные ветви и могут рассматриваться как классы — *Chlorophyceae* и *Siphonophyceae*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КЛАССОВ

- I. Водоросли типичного клеточного строения, от одноклеточных до многоклеточных, разнообразной формы **Chlorophyceae** (с. 46).
- II. Водоросли не клеточного строения, сифонные или сегментированные, от нитчатых до сложно расчлененных форм **Siphonophyceae** (с. 11).

Класс SIPHONOPHYCEAE — Сифоновые

Формы, не имеющие настоящего клеточного строения, сифонные, лишенные перегородок или сегментированные, нитчатой или, реже, псевдопарехимной структуры. Слоевище и отдельные сегменты многоядерные, содержащие в пристенном слое цитоплазмы множество хлоропластов или один сетчатый хлоропласт, состоящий из многочисленных пластид, плотно сомкнутых или соединенных узкими тяжами. Пиреноиды имеются или отсутствуют. Оболочки целлюлозо- или каллозо-пектиновые, часто пропитанные карбонатом кальция. Кроме обычных для зеленых водорослей пигментов в хлоропластах содержатся специфические — сифонин и сифонксантин из группы каротиноидов. Сегментация слоевища возникает в результате сегрегативного деления, при котором образование перегородок происходит независимо от ядерных делений.

Половой процесс изогамный и анизогамный. Смена форм развития изоморфная и гетероморфная, или бесполой форма развития отсутствует. Цитологический цикл диплоаплофазный или диплофазный; мейоз спорический и гаметический. Зигота не проходит стадии покоя.

Организмы морские и вторичнопресноводные, распространенные преимущественно в тропических морях.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОРЯДКОВ

- I. Слоевище не клеточное, не сегментированное, из свободных или тесно переплетающихся нитей. Хлоропласты многочисленные, дисковидные **Siphonales** (с. 12).

II. Слоевище сегментированное, имитирующее многоклеточное, из нескольких или многих ценоцитных сегментов. Хлоропласт 1, сетчатый
..... *Siphonocladales* (с. 27).

Порядок SIPHONALES Wille — Сифоновые

Wille in Warming, 1884: 33; Oltmanns, 1904: 134, 291. — *Eusiphonales* Feldmann, 1946: 753. — *Caulerpales* Feldmann, 1946: 753. — *Codiales* Feldmann, 1954a: 97. — *Derbesiales* Feldmann, 1954a: 97.

Слоевище неклеточное, слагающееся из разветвленных сифонных нитей, остающихся свободными или тесно переплетающихся с образованием определенной структуры (у некоторых форм пузыревидное), мягкое или кальцинированное, прямостоячее или стелющееся и тогда с развитой корневищеподобной частью, прикрепляющееся к субстрату посредством ризоидных неклеточных нитей. В основании вегетативных ветвей и гаметангиев могут возникать особые перегородки с порой посередине, частично отделяющие их от слоевища. Если на месте поры образуется слизистая пробка, отделение становится полным. Хлоропласты многочисленные, дисковидные или веретеновидные; кроме хлоропластов встречаются бесцветные лейкопласты.

Вегетативное размножение фрагментацией и специальными выводковыми почками — пропагулами. Бесполое размножение зооспорами с венцом жгутиков на переднем конце, образующимися на отдельных участках слоевища или в спорангиях, отделенных от слоевища перегородкой. Половое размножение двухжгутиковыми гаметами, образующимися в любой части слоевища или в специальных, отделенных от слоевища перегородкой гаметангиях. Выход гамет осуществляется через одно или несколько отверстий в стенке слоевища или через отверстие на верхушке специальных выростов — папилл. Половой процесс — анизогамия. Смена форм развития у большинства представителей отсутствует, и тогда цикл развития моногенетический, диплофазный, мейоз гаметический; реже имеется гетероморфная смена форм развития, и тогда цикл развития дигенетический, диплогаплофазный, мейоз спорический. Прорастание начинается с образования сифонной стелющейся одноядерной протонемы.

Организмы морские, приуроченные к морям тропической зоны, в меньшей мере представлены в морях бореальной зоны.

Примечание. Среди сифоновых водорослей прослеживаются две группы родов. Одна группа включает роды *Bryopsis*, *Halicystis*, *Derbesia*, *Pseudobryopsis*, *Codium* и др. Они характеризуются наличием только одного типа пластид — хлоропластов, содержанием небольших количеств целлюлозы в оболочках, образованием специальных гаметангиев у наиболее высокоорганизованных форм. Другую линию развития представляют каулерповые водоросли — роды *Avrainvillea*, *Halimeda*, *Udotea*, *Penicillus*, *Caulerpa* и др. Все они характеризуются явлением гетеропластидии, т. е. наличием наряду с хлоропластами бесцветных лейкопластов, голокарпией, т. е. образованием гамет в любой части сифонов на не отделенных от остального слоевища участках цитоплазмы, отсутствием целлюлозы в оболочках, выходом гамет через папиллы, отсутствием стигмы у мужских гамет. На основании этих различий, в первую очередь на основе строения пластидного аппарата, эти две группы сифоновых водорослей были возведены Фельдманом (Feldmann, 1946, 1954a) в ранг порядков — *Eusiphonales* (*Codiales*) и *Caulerpales*. Однако при всем своеобразие и самостоятельности эволюционного развития каждой из этих групп вряд ли указанным признакам следует придавать значение признаков порядка. Хлоропласты и лейкопласты не несут в себе принципиальных различий, и последние при определенных условиях могут превращаться в хлоропласты. У некоторых водорослей, обладающих и теми и другими

пластидами, разделение функций между ними неполное и хлоропласты сохраняют функцию образования крахмала. Все эти соображения заставляют считать, что разделение пластид на фотосинтезирующие и амилогенные у сифоновых могло произойти и на более поздней ступени эволюции. В частности, у *Derbesia neglecta* из группы *Eusiphonales* были найдены пластиды обоих типов. Признак отсутствия или наличия целлюлозы в оболочках также нельзя использовать для разделения сифоновых на два порядка. Так, *Halicystis* содержит следы целлюлозы и ксилан, в то время как *Derbesia* лишена целлюлозы и содержит маннан (Preston, 1968). Однако твердо установлено, что *Halicystis* и *Derbesia* — стадии одного и того же жизненного цикла и поэтому никак не могут быть помещены в разные порядки. С другой стороны, целлюлоза отсутствует в оболочках *Bryopsis* (Preston, 1968), который по всем другим признакам относится к группе *Eusiphonales*. Наконец, голокарпия имеет место не только в группе каулерповых, но и в группе кодиевых (*Halicystis*, некоторые виды *Bryopsis*). У *Bryopsis* отмечено образование папилл в связи с выходом гамет.

Таким образом, отсутствие четких и принципиальных отличий, с одной стороны, и значительная общность в строении и биологии всех сифоновых — с другой, не позволяют согласиться с Фельдманом и разделить сифоновые на два порядка. Однако вполне обоснованным представляется ограничение сем. *Codiaceae* родом *Codium* и исключение из него родов *Udotea* и *Halimeda*, так как они явно тяготеют к группе каулерповых.

В морях Дальнего Востока представлены семейства *Bryopsidaceae* и *Codiaceae*. Они очень близки, при этом *Codium* представляет собой результат дальнейшего усложнения организации *Bryopsis*. Слоевище последнего построено из свободных нитей, слоевище *Codium* — из тесно переплетенных сифонных нитей, которые формируют определенную морфологическую структуру. При этом ранние стадии онтогенеза *Codium* сходны с растениями *Bryopsis* или *Derbesia*. В роде *Bryopsis* можно проследить постепенную редукцию спорифита, тогда как у *Codium*, по-видимому, эта редукция произошла полностью. Если у *Bryopsis* образование гамет происходит как в любой части слоевища, так и в дифференцированных гаметангиях, то у *Codium* гаметы образуются только в последних. Однако, несмотря на указанное сходство и, главное, на наличие черт усложнения в организации, мы оставляем *Bryopsidaceae* и *Codiaceae* в качестве самостоятельных семейств, пока не будут выяснены размножение и структура у всех родов сифоновых водорослей, и в первую очередь у просто организованных тропических представителей.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ

- I. Слоевище из свободно разветвленных нитчатых сифонов или пузыревидное. Имеются спорофит и гаметофит *Bryopsidaceae* (с. 13).
- II. Слоевище из тесно переплетенных сифонов, компактное, определенной формы. Имеется только гаметофит *Codiaceae* (с. 21).

Сем. BRYOPSIDACEAE Bory — Бриопсиевые

Bory de Saint Vincent, 1828: 203; Thuret, 1850: 217; De Toni, 1889: 427. — *Derbesiaceae* (Thur.) Kjellman, 1883: 316. — *Derbesiales* Feldmann, 1954a: 97. — *Halicystidaceae* Smith, 1930: 227.

Слоевище из свободных сифонов, нитчатое, беспорядочно или перисто-разветвленное, реже пузыревидное, некальцинированное, со стелющимися ризоидными нитями в основании. Хлоропласты с пиреноидами или без них. Лейкопласты, как правило, отсутствуют.

Вегетативное размножение преимущественно фрагментацией, реже пропалаулами. Бесполое размножение имеется или отсутствует. Зооспоры с венцом жгутиков; они образуются непосредственно в нитях или в специальных зооспорангиях, которые представляют собой видоизмененные боковые веточки. Гаметы двухжгутиковые, образующиеся непосредственно на отдельных участках нитей, в конечных веточках или в дифференцированных гаметангиях. Выход спор и гамет осуществляется через одно или несколько отверстий в оболочке или в результате желатинизации верхушки гаметангия. Смена форм развития гетероморфная или отсутствует. Спорофит имеет строение, характерное для рода *Derbesia*, гаметофит представлен формами, относимыми к самостоятельным родам *Halicystis* и *Bryopsis*. Половая и бесполовая формы развития способны к длительному самостоятельному воспроизведению. При смене спорофита и гаметофита мейоз спорический, при наличии только полового размножения — гаметический.

Примечание. В сем. *Bryopsidaceae* следует включать 3 рода: *Derbesia*, *Halicystis* и *Bryopsis*. Долгое время они рассматривались как представители разных семейств. Род *Halicystis* помещался в сем. *Protosiphonaceae* (Setchell, Gardner, 1920b; Fritsch, 1956) или в отдельное семейство *Halicystidaceae* (Smith, 1944; Feldmann, 1946), род *Derbesia* — в сем. *Derbesiaceae*, а род *Bryopsis* — в *Bryopsidaceae* (Setchell, Gardner, 1920b; Feldmann, 1946, и др.). В последние годы, когда было выяснено, что *Halicystis* и *Derbesia* представляют собой половую и бесполовую формы в одном и том же цикле развития, их стали объединять в одно семейство *Derbesiaceae* (Kornmann, 1938; Feldmann, 1950; Papenfuss, 1955; Scagel, 1966, и др.). Фельдман (Feldmann, 1954a), основываясь на наличии смены форм развития и на своеобразном строении зооспор *Derbesia*, выделил эти два рода в отдельный порядок *Derbesiales*. Позднее было обнаружено, что виды *Bryopsis* также имеют в жизненном цикле спорофит, построенный по типу *Derbesia*. Основываясь на этом, А. Д. Зинова (1967) объединила *Derbesia* и *Bryopsis* в одно семейство. Нам представляется, что все три рода обладают принципиальным сходством и должны рассматриваться как составляющие одно семейство.

Наличие у *Bryopsis* и *Halicystis* одинакового спорофита уже предполагает тесную связь этих родов между собой и с родом *Derbesia*. Анализ морфологии всех трех родов показывает, что в основе их строения лежит одна и та же система разветвленных нитей, только у *Bryopsis* по сравнению с *Derbesia* система вертикальных нитей развита сильнее и нити имеют более правильное ветвление, а у *Halicystis* в связи с эндофитным образом жизни нитчатая структура редуцирована. Можно предположить, что гетероморфные циклы развития *Derbesia*—*Halicystis* и *Derbesia*—*Bryopsis* возникли от одного общего цикла, в котором гаметофит обладал морфологией *Derbesia* (Виноградова, 1976). Возникновение же родов *Bryopsis* и *Halicystis* можно объяснить изменением морфологии гаметофита, который оказался более пластичным и подвергся большим морфогенетическим перестройкам по сравнению со спорофитом. Этому способствовала, по-видимому, способность обеих форм развития к длительному самостоятельному воспроизведению.

Открытие того, что род *Derbesia* связан с *Halicystis* и *Bryopsis* как спорофит и гаметофит, ставит под сомнение их родовую самостоятельность. У *Derbesia* и *Halicystis* известны 4 пары видов, являющихся формами развития в одном жизненном цикле: *D. marina*—*H. ovalis*, *D. tenuissima*—*H. parvula*, *Derbesia* sp.—*H. osterhoutii* и *D. novae-zelandiae*—*Halicystis* sp. Исходя из этого, делаются попытки внести номенклатурные коррективы и объединить пары этих видов под одним названием (Silva, 1957a; Page, 1970). Однако подобные явления, когда формы, издавна известные как самостоятельные роды, оказываются связанными друг с другом в одном цикле развития, нередки у зеленых водорослей. Они встречаются в по-

рядках *Schizogoniales*, *Acrosiphoniales*, *Ulotrichales* и создают целую таксономическую и номенклатурную проблему, разрешение которой в настоящее время еще невозможно. Во-первых, каждая из форм развития способна к самостоятельному существованию и воспроизведению; во-вторых, в большинстве случаев остается неизвестным, какому виду — спорофиту соответствует тот или иной вид — гаметофит; в-третьих, далеко не всегда связаны между собой пары видов, нередко разного строения гаметофиты имеют одинаковый спорофит. Исходя из этого, в Определителе, который прежде всего должен служить пособием для быстрого и правильного определения, целесообразно рассматривать все роды как самостоятельные.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

I. Слоевище нитчатое.

1. Слоевище неправильно разветвленное. Размножение бесполое, зооспоры с венцом жгутиков, образуются в боковых спорангиях **Derbesia** (с. 15).

2. Слоевище перисторазветвленное. Размножение половое, гаметы двухжгутиковые, образуются в конечных веточках слоевища **Bryopsis** (с. 17).

II. Слоевище пузыревидное **Halicystis** (с. 16).

Род DERBESIA Sol. — Дербезия

Solier, 1846 : 453; Scagel, 1966 : 111; Зауер, 1977 : 30.

Слоевище нитчатое, негусто разветвленное или почти простое. Ветвление беспорядочное, иногда одностороннее или неправильно дихотомическое. Нити стелющиеся и вертикальные, одинаковой ширины по всему слоевищу, не дифференцированные на основную ось и ветви, с развитой системой разветвленных лопастных ризоидов в основании. Перегородки возникают в основании ветвей, простые или двойные, с коротким промежутком между ними. Хлоропласты с 1—3 пиреноидами или без них.

Вегетативное размножение обычно частями слоевища и 3—5-лучевыми выводковыми почками, образующимися в верхних частях нитей. Бесполое размножение зооспорами с венцом жгутиков на переднем конце и апланоспорами, те и другие крупные, шаровидные, многоядерные, с многочисленными хлоропластами. Спорангии шаровидные или кувшинообразные, сидячие или на короткой ножке, расположенные сбоку нитей. Зооспоры выходят через отверстие в результате разрыва стенки спорангия. Зооспоры прорастают без периода покоя, давая при наличии мейоза половую форму развития (*Halicystis* или *Bryopsis*), при отсутствии мейоза — снова бесполоую форму развития (*Derbesia*).

Виды морские, обитают в морях бореальной и тропической зон.

1. *Derbesia marina* (Lyngb.) Kjellm. — Дербезия морская (рис. 1). Kjellman, 1883 : 316, 1897a : 1; Setchell a. Gardner, 1920b : 165, tab. 15, fig. 3; Scagel, 1966 : 113, tab. 1, fig. A — J. — *Vaucheria marina* Lyngbye, 1819 : 79, tab. 22A.

Слоевище оливковое или зеленое, 1—4 см дл. Вертикальные нити разветвленные, собранные в рыхлые пучки или спутанные. Ветвление редкое, дихотомическое или, часто, боковое, неупорядоченное. Нити 15—50 мкм шир., постепенно утончающиеся к верхушке. В основании боковых веточек иногда имеются двойные перегородки. Хлоропласты дисковидные, мелкие, 1.5—3 мкм в диам., без пиреноидов, образующие скопления на отдельных участках нитей. Спорангии почти шаровидные

или яйцевидные, 100—150×70—85 мкм, образующиеся на месте конечных веточек, отделенные от слоевища двойными перегородками.

Преимущественно в сублиторали на глубинах до 10—20 м, на песчано-илистых и каменистых грунтах, в защищенных, но аэрируемых условиях, часто на мидиях, губках, известковых водорослях; иногда заходит в нижние горизонты литорали.

Японское море.

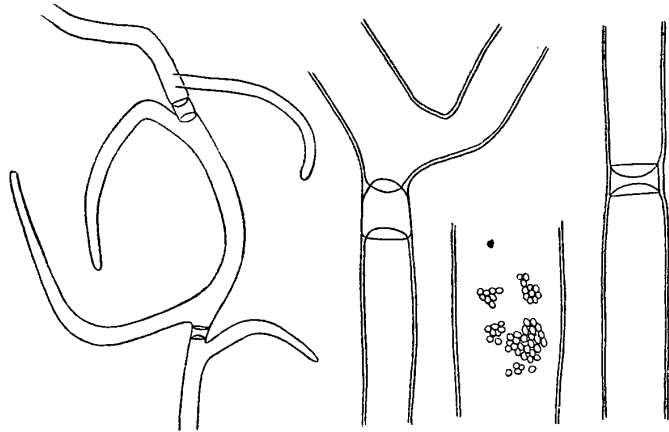


Рис. 1. *Derbesia marina* (Lyngb.) Kjellm.: части нитей при разном увеличении.

Род HALICYSTIS Aresch. — Халицистис

Areschoug, 1850: 446; Scagel, 1966: 114.

Слоевище из бесцветных нитей (ризомов), стелющихся внутри субстрата и отходящих от них вертикально вверх одного или нескольких пузыревидных образований, возвышающихся над субстратом. Нити тонкостенные, неправильно разветвленные, местами бугорчатые. Пузыри толстостенные, шаровидные или грушевидные, до нескольких сантиметров в диаметре. Хлоропласты дисковидные, сосредоточены в пузырях; пиреноиды имеются или отсутствуют.

Вегетативное размножение посредством образования нескольких пузырей на одном ризоми или нескольких новых пузырей на одном старом пузыре. Старые пузыри могут отделяться от слоевища, сохраняя при этом тургор и способность к размножению. Пузыри способны регенерировать в результате образования стенки и ее разрастания на месте сброшенного старого пузыря. Половое размножение грушевидными двухжгутиковыми гаметами, образующимися в верхней части пузырей в результате преобразования отдельных участков цитоплазмы. Фертильные участки отделяются лишь тонким цитоплазматическим слоем, дифференцированные гаметангии отсутствуют. Половые растения двудомные. Мужские и женские пузыри отличаются цветом: участки с женскими гаметами темно-зеленые, почти черные, с мужскими — светло-зеленые. Гаметы выходят под давлением через несколько пор. Один и тот же пузырь плодоносит несколько раз. Спорофит представлен формами, относимыми к роду *Derbesia* (см. с. 14). Правильная смена спорофита и гаметофита обязательна, и каждая форма развития способна к самостоятельному длительному воспроизведению. Начальные стадии онтогенеза представлены протонемой, стелющейся по поверхности субстрата. Позднее она проникает внутрь субстрата, образуя

короткие вертикальные нити, на концах которых формируются пузыревидные образования.

Виды морские, обитают в морях тропической и бореальной зон.

1. *Halicystis ovalis* (Lyngb.) Aresch. — Халицистис овальный (рис. 2).

Areschoug, 1850: 447; Setchell a. Gardner, 1920b: 155, tab. 14, fig. 3; Scagel, 1966: 116, tab. 2, fig. A—F. — *Gastridium ovale* Lyngbye, 1849: 72, tab. 18, fig. B.

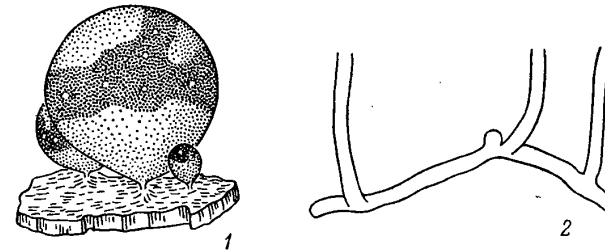


Рис. 2. *Halicystis ovalis* (Lyngb.) Aresch.

1 — зрелая пузыревидная стадия (по: Scagel, 1966), 2 — стадия протонемы (по: Fritsch, 1956).

Пузыри 0.2—1.5 см в диам., желто-зеленые, шаровидные или широко-грушевидные, слегка суживающиеся к основанию. Хлоропласты мелкие, лишенные пиреноидов. Мужские пузыри образуют коричневатозеленые фертильные участки, женские — черно-зеленые. Мужские гаметы 7.5×1.5 мкм, женские 10.5×7.5 мкм, жгутики около 15 мкм дл.

Среди корковых кораллиновых водорослей (*Lithothamnion*) в нижних горизонтах литорали и в верхней сублиторали на открытых берегах в хорошо аэрируемых водах.

Сахалин.

Род BRYOPSIS Lamour. — Бриопсис

Lamouroux, 1809a: 333; 1809b: 133.

Слоевище нитчатое, дерновинное, разветвленное, из стелющейся и вертикальной частей. Стелющаяся часть слабо развитая, в форме ризоидов или сильно развитая, в форме ризомов, от которых берет начало несколько вертикальных побегов. В вертикальных нитях различается более толстая главная ось, покрытая преимущественно в верхней половине более тонкими ветвями последующих порядков, отходящими перисто или радиально. Прикрепляется к субстрату разветвленными ризоидами. Дополнительные ризоиды могут образовываться в основании ветвей и, при сильном развитии, сплошь покрывать главную ось. Хлоропласты дисковидные или эллипсоидные с заостренными концами. Пиреноиды имеются или отсутствуют. Протонема на ранних стадиях развития одноядерная, с 1 гигантским ядром.

Вегетативное размножение посредством веточек, которые отделяются от слоевища и укореняются при помощи ризоидов, образующихся в их основании. Половое размножение двухжгутиковыми грушевидными гаметами. В гаметангии преобразуются конечные веточки; иногда гаметы образуются на отдельных участках основной оси, не отделенных от остальной цитоплазмы. Гаметы выходят через отверстия в боковой стенке слоевища или в результате желатинизации верхушки веточек. Половые растения двудомные или однодомные. Женские растения часто отличаются от мужских более крупными размерами и отсутствием пиреноидов. У однодомных форм гаметы разных полов образуются в разных секторах одного

гаметангия. Спорофит представлен формами, относимыми к роду *Derbesia* (см. с. 15). Смена форм развития часто отсутствует.

Виды морские, распространены преимущественно в тропических и субтропических морях, в северную часть бореальной зоны заходят лишь немногие виды.

Примечание. Для морей Дальнего Востока в литературе указывается 3 вида *Bryopsis*: *B. plumosa* (Huds.) Ag., *B. hypnoides* Lamour. и *B. corymbosa* J. Ag. Первые два вида представлены в наших коллекциях. *B. plumosa* наиболее характерен для флоры залива Петра Великого, где встречается достаточно часто и в заметных количествах, тогда как *B. hypnoides* — редкий вид, собранный лишь однажды в заливе Посыета. Что касается *B. corymbosa*, то имеется всего два указания на его нахождение в Японском море (Е. Зинова, 1928; Шапова и др., 1957), которые следует считать сомнительными. Из двух образцов, на которые ссылается Е. Зинова, один относится к *B. plumosa*, другой в Гербарии Ботанического института АН СССР отсутствует. В работе Т. Ф. Шаповой, О. Б. Мокиевского и Ф. А. Пастернака имеется оговорка о неточном определении этого вида. Судя по морфологии и местообитанию, его скорее следует отнести к *B. hypnoides*. Принимая во внимание то обстоятельство, что этот вид указывается также у побережья Японии, целесообразно поместить здесь его описание, обратив при этом внимание на сомнительность указаний на его распространение у азиатских берегов СССР.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Ветвление слоевища двурядное, правильно или неправильно перистое, веточки последнего порядка (60) 100—160 (250) мкм шир. 1. *B. plumosa*.
- II. Ветвление слоевища беспорядочное, ветви отходят со всех сторон от оси.
 1. Конечные веточки 20—50 (70) мкм шир. 2. *B. hypnoides*.
 2. Конечные веточки 50—90 мкм шир., часто собранные в щитковидный пучок 3. *B. corymbosa*.

1. *Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag. — Бриопсис перистый (рис. 3, табл. I, 1—4).

Agardh, 1822 : 448; Kützing, 1856 : tab. 83; Setchell a. Gardner, 1920b : 161, tab. 14, fig. 1, 2; Е. Зинова, 1928 : 38; Scagel, 1966 : 123, tab. 6, fig. D—G; tab. 7, fig. A—E. — *B. corticulans* Setchell in Collins, Holden a. Setchell, 1899 : n° 626; Setchell a. Gardner, 1920b : 160, tab. 15, fig. 4, 5; tab. 27. — *Ulva plumosa* Hudson, 1778 : 571. — *Bryopsis corymbosa* auct. non J. Ag.: Е. Зинова, 1928 : 38, pr. p.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1896 : n° 227; 1899 : n° 626, *B. corticulans*; Tilden, 1900 : n° 371.

Слоевище 5—15 см дл., зеленое или оливковое, светлое или темное, прямостоячее, с развитой системой ризоидов в основании. Главная ось 400—1000 (1500) мкм шир., к верхушке утончающаяся. Ветвление повторно перистое, упорядоченное или неупорядоченное. Ветви 1—3 (4)-го порядков, в нижней части голые, в верхней покрыты веточками последующих порядков, нижние всегда длиннее верхних. При правильном перистом ветвлении ветви имеют пирамидальные очертания. На отдельных участках с одной или с обеих сторон осей веточки могут не развиваться, и тогда перистый характер ветвления не проявляется. Нередко развиваются лишь длинные ветви 1-го и 2-го порядков. Конечные веточки (60) 100—160 (250) мкм шир., слегка утончающиеся к верхушке, слабо или сильно симметрично перетянутые в основании, короткие, до 5 мм, или длинные. В основании ветвей имеются ризоидные выросты, спускающиеся по слое-

вищу или отогнутые в сторону. Хлоропласты круглые или слегка овальные, 7—10 мкм в диам., с 1, реже 2 пиреноидами.

На камнях и раковинах в нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали до глубины 3 м, в защищенных и полузащищенных условиях, в чистых, хорошо аэрируемых и в загрязненных, с признаками застойности водах на каменистом и илисто-песчаном грунтах. В Японском море отмечается весной, летом и осенью. На илисто-песчаном грунте в защищенных условиях образует летнюю ассоциацию.

Сахалин, Японское море.



Рис. 3. *Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag.

1—3 — верхушки ветвей, 4, 5 — ризоидные выросты в основании веточек, 6 — основания веточек, отделенных от основной оси перегородками.

2. *Bryopsis hypnoides* Lamour. — Бриопсис гипновидный (рис. 4, табл. I, 5).

Lamouroux, 1809b : 135, tab. 1, fig. 2a, b; Harvey, 1846 : tab. 119; Setchell a. Gardner, 1920b : 159; Yamada, 1928 : 503, fig. 6a, b; Hamel, 1930—1931 : 394, fig. 20B; Feldmann, 1937 : 230, fig. 23 IV, 27C.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1903 : n° 1028.

Слоевище 3—7 (10) см дл., нежное, светло-зеленое или оливковое. Главная ось 200—600 мкм шир., ветвление обильное, беспорядочное. Ветви 1—3-го порядков, отходящие радиально со всех сторон от оси, в нижней части голые или покрыты веточками последующих порядков. По на-

правлению к верхушке веточки укорачиваются нерезко и ветви не имеют пирамидальных очертаний. Конечные веточки 20—50 (70) мкм шир., обычно короткие, несильно перетянутые в основании. Ризоидные выросты в основании ветвей встречаются редко и развиты незначительно. Хлоропласты овальные, 7—8 мкм в диам., обычно с 1 пиреноидом.

На камнях, раковинах, часто на водорослях (*Sargassum*, красные водоросли) в верхней части сублиторали до глубины 5 м, в защищенных местах.

Сахалин (?), Японское море.

3. *Bryopsis corymbosa* J. Ag. — Бриопсис щитковидный (рис. 5).

J. Agardh, 1842: 21; Kützing, 1856: tab. 81; Yendo, 1917: 189; Зауер, 1977: 59.

Слоевище 2—10 см дл., с развитой стелющейся частью. Главные ветви 120—250 мкм шир., одинакового диаметра на всем протяжении, в верхней части покрытые ветвями 1—2-го порядков. Ветвление беспорядочное,

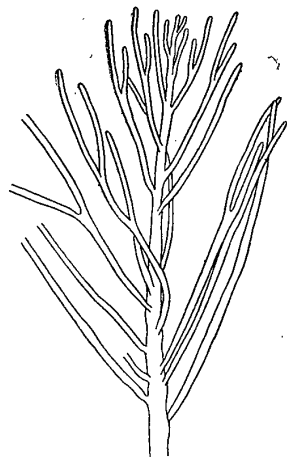


Рис. 4. *Bryopsis hypnoides* Lamour.: верхняя часть веточки. (По: Yamada, 1928).

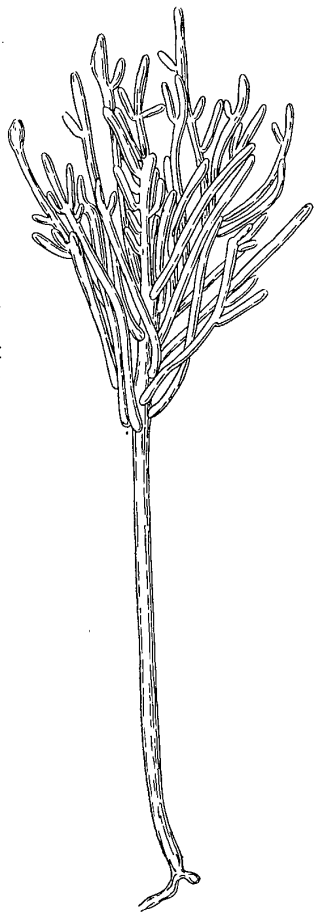


Рис. 5. *Bryopsis corymbosa* J. Ag. (По: Feldmann, 1937).

ветви отходят со всех сторон от оси, двумя рядами или односторонне, часто на различном расстоянии друг от друга. Верхушки всех ветвей располагаются на одном уровне, придавая ветвям форму щитка. Конечные веточки 50—90 мкм шир., прямые или загнутые, не перетянутые в основании или слегка перетянутые, часто не по всей окружности, что делает основание веточки асимметричным.

На камнях и водорослях в верхней части сублиторали и в нижней литорали в спокойных защищенных местах.

Нахождение в дальневосточных морях сомнительно. Указывается в Японии.

Сем. CODIACEAE (Trevis.) Zanard. — Кодиевые

Zanardini, 1843: tab. in p. 17. — *Codieae* Trevisan, 1842: 50.

Слоевище из множества тесно переплетенных сифонных нитей различной формы, стелющееся и прямостоячее, простое или разветвленное, не кальцинированное. Сифоны, слагающие слоевище, дифференцированы на ризоидоподобные нити и ассимиляционные пузыри-утрикулы. Хлоропласты лишены пиреноидов. Лейкопласты отсутствуют.

Вегетативное размножение посредством выводковых почек и дополнительных проростков, а также фрагментацией. Бесполое размножение неизвестно. Половой процесс — анизогамия. Гаметы двухжгутиковые, образующиеся в отделенных перегородками специальных гаметангиях сбоку пузырей; они выходят через отверстие на верхушке гаметангия, возникающее в результате расщепления или ослизнения оболочек гаметангия.

Семейство содержит 1 род.

Род CODIUM Stackh. — Кодium

Stackhouse, 1797: 16; Setchell a. Gardner, 1920b: 167.

Слоевище губчатое, различной формы: подушковидное, шаровидное, шнуровидное, лентовидное, простое или дихотомически и полихотомически разветвленное. Прикрепление к субстрату ризоидами, развивающимися или по всей нижней поверхности у распростертых слоевищ, или только в основании у вертикальных слоевищ. Внутренняя часть слоевища образована бесцветными неклеточными нитями. Поверхностный слой слоевища состоит из пузыревидных ответвлений нитей — утрикул, расположенных палисаднообразно. Утрикулы различной формы и размеров, простые или, у распростертых форм, разветвленные; нередко в основании пузырей образуются слизистые пробки. В верхней части пузырей имеются бесцветные волоски, легко опадающие. Оболочка на верхушке пузырей тонкая или утолщенная, ровная или с выростами. Хлоропласты дисковидные, мелкие, сосредоточены в утрикулах.

Вегетативное размножение посредством фрагментации, образования нескольких слоевищ от одного основания или специальными пропагулами в форме дополнительных пузырьков с ризоидом в основании, которые, отделяясь и укореняясь, дают начало новым растениям. Половые растения двудомные и однодомные. Гаметангии грушевидной или яйцевидной формы, сбоку утрикул, отделенные слизистыми перегородками. Женские гаметангии темно-зеленые, мужские — светлые, желто-зеленые. Женские гаметы содержат многочисленные хлоропласты с пиреноидами, мужские — 1—3 мелких хлоропласта без пиреноидов. При прорастании зиготы вначале образуется стелющаяся сифонная структура, позднее — вертикальная часть, построенная из симподиально разветвленных нитей. Сформированное слоевище может быть однородным или разнородным по происхождению, т. е. нити, сплетающиеся слоевище, могут происходить от одной или нескольких зигот.

Виды морские, обитают преимущественно в морях тропической зоны (субтропической подзоны) и в теплых водах умеренной зоны; лишь отдельные виды заходят в холодные воды умеренных широт.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Слоевище распростертое, подушковидное или полушаровидное 1. *C. ritteri*.
- II. Слоевище вертикальное, дихотомически разветвленное.

1. Утрикулы с округлой верхушкой. Оболочка на верхушке утрикул сильно слоисто утолщенная, до 40—120 мкм толщ. 2. *C. yezoense*.
2. Утрикулы с остроконечной или, реже, округлой верхушкой. Оболочка на верхушке утрикул тонкая или слегка утолщенная 3. *C. fragile*.

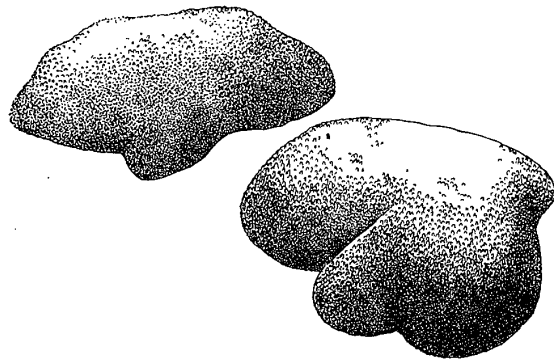


Рис. 6. *Codium ritteri* S. et G.: внешний вид растений.

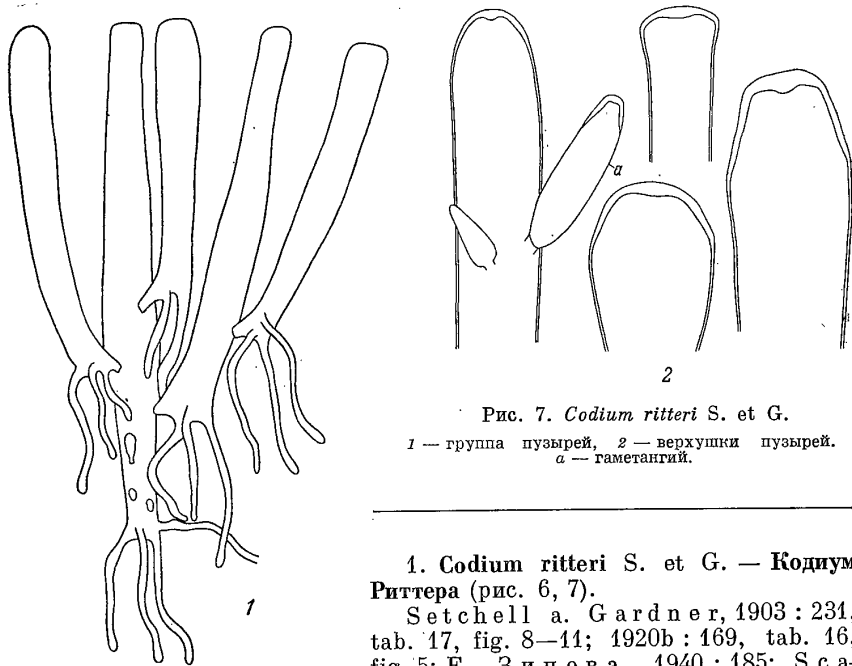


Рис. 7. *Codium ritteri* S. et G.

1 — группа пузырей, 2 — верхушки пузырей.
а — гаметангий.

1. *Codium ritteri* S. et G. — Кодиум Риттера (рис. 6, 7).

Setchell a. Gardner, 1903 : 231, tab. 17, fig. 8—11; 1920b : 169, tab. 16, fig. 5; Е. Зинова, 1940 : 185; Sca-

gel, 1966 : 120, tab. 3, fig. D—I; tab. 4, fig. A, B. — *C. adhaerens* auct. non Ag.: Е. Зинова, 1940 : 186.

Слоевище распростертое, подушковидное, неправильно лопастное, 4—2 (4) см выс. и 2—7 (10) см в диам., в молодом состоянии почти шаровидное, без полости, темно- или грязно-зеленое. Ризоиды развиваются почти по всей нижней поверхности слоевища, у молодых растений место

прикрепления узко локализовано. Нижняя и внутренняя части слоевища образованы рыхло переплетенными нитями 40—90 (130) мкм шир. Утрикулы булавовидно-цилиндрические, несильно и постепенно расширяющиеся кверху (веретеновидные не встречаются), с усеченной, уплощенной или слегка закругленной верхушкой, простые или разветвленные, боковые пузыри отходят не выше середины пузыря. Утрикулы 800—4000 (6000) мкм дл., 250—600 (900) мкм шир., обычно длина пузырей превышает ширину в 6—9 раз. Оболочка на верхушке пузыря слегка или сильно, до 30—70 мкм, утолщенная и тогда слоистая, часто с заметным углублением в середине. Волоски очень редки, отходят на расстоянии 1100 мкм от верхушки утрикула. От основания пузырей отходят по несколько ризоидов; отделения ризоидов пробками не наблюдается. Гаметангии редкие, овальные или бутылковидные, 700—800×180—250 мкм, расположенные на расстоянии 1100—1200 мкм от верхушки утрикула.

На крупных камнях и скалах, расположенных в виде рифов, в прибойных, хорошо аэрируемых местах в нижнем горизонте литорали и в верхней части сублиторали, образует местами густой покров.

Командорские и Курильские о-ва.

Примечание. *C. ritteri* обнаруживает большое сходство с *C. mamillosum* Harv., видом, распространенным в южном полушарии (Австралия, Новая Зеландия, Гавайские о-ва, Южн. Африка). Сходство прослеживается по всем наиболее важным признакам, поэтому близкое родство этих видов несомненно. Вместе с тем имеющиеся между ними различия заставляют рассматривать их как два самостоятельных вида. Для *C. mamillosum* характерно шаровидное слоевище, которое с возрастом становится полым; прикрепляется такое слоевище центральным пучком ризоидов. *C. ritteri* имеет полушаровидную форму слоевища только в молодом возрасте, затем оно разрастается, становится неправильно лопастным, подушковидным и не бывает полым, а ризоиды развиваются почти по всей нижней поверхности слоевища. Утрикулы *C. mamillosum* заметно шире, чем у *C. ritteri*. Кроме того, *C. mamillosum* приурочен к более глубоким этажам сублиторали и к более теплым зонам океана (низконотальная подзона), тогда как *C. ritteri* растет в средне- и высокобореальной подзонах, будучи характерным для литорали и верхней сублиторали.

Учитывая морфологическое сходство между этими видами, с одной стороны, и разобщенность областей их распространения — с другой, трудно предположить, что оба вида могут расти на Командорских о-вах, в районе, в целом для видов *Codium* нехарактерном, где никакие другие виды этого рода не встречаются, поэтому имеющееся указание (Зауер, 1977) на нахождение *C. mamillosum* на Командорских о-вах вряд ли достоверно. Скорее всего за этот вид были приняты образцы *C. ritteri*.

2. *Codium yezoense* (Tokida) Vinogr. comb. nov. — Кодиум иезоенский (рис. 8, табл. I, 6, 7).

Перестенко, 1976 : 158. — *C. dichotomum* var. *typicum* subvar. *yezoense* Tokida, 1954 : 72, tab. 2, fig. 6—8. — *C. mucronatum* auct. non J. Ag.: Е. Зинова, 1928 : 39, pr. p.; 1954b : 319. — *C. tomentosum* auct. non Stackh.: Е. Зинова, 1928 : 38, pr. p.; 1954b : 319, pr. p.

Слоевище прямостоячее, разветвленное, 20—40 см дл., грубое, прикрепляющееся дисковидной подошвой. Ветвление дихотомическое, боковые веточки и отхождение ветвей пучками встречаются редко. Ветви 2—8 мм шир., часто отходящие под острым углом к оси, прижатые. Расстояния между разветвлениями 3—4 (6) см. Верхушки ветвей иногда вильчато разделенные. Внутренняя часть слоевища образована нитями 30—50 (80) мкм шир. Ответвления этих нитей раздуваются, отделяются от них слизистой пробкой и превращаются в утрикулы. Утрикулы узкие и широкие. Узкие утрикулы преобладают в нижней части слоевища, булавовидные, простые

или раздвоенные, 80—100 (130) мкм шир., 400—650 мкм дл., отношение длины к ширине 4—6 : 1. Широкие утрикулы преобладают в верхней части слоевища, широкоцилиндрические, сдавленные внизу и расширяющиеся кверху, 200—320 мкм шир., 450—800 (1200) мкм дл., отношение длины к ширине 1.5—4 : 1. Верхушки пузырей тупые, уплощенные или округлые, сдавленные с боков, иногда зауженные наподобие остроконечия. Оболочки на верхушке утрикулов утолщенные, в форме характерной слоистой

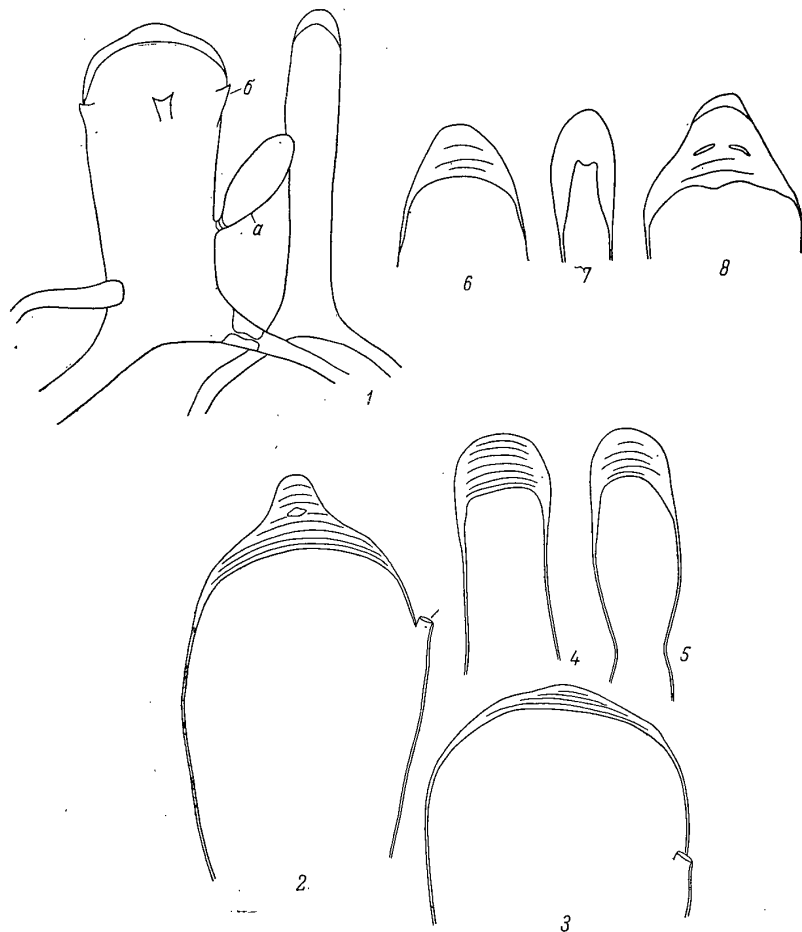


Рис. 8. *Codium yezoense* (Tokida) Vinogr.

1 — пузыри, 2—8 — верхушки пузырей. а — гаметангий, б — следы волосков.

«шапки» до 40—100 мкм толщ. и более, нередко с углублением посередине. Волоски располагаются обычно по 2—4 на расстоянии 100—300 мкм от верхушки пузыря. Гаметангии веретеновидные или кувшиновидные, 170—250×90—140 мкм, расположенные на расстоянии около 400 мкм от верхушки, по 1—4 от каждого пузыря.

На илисто-песчаном и галечном грунтах, а также на ракушечнике, в ваннах прибойной литорали и в сублиторали до 20 м глубины (преимущественно до 12 м), в чистых аэрируемых местах.

Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Примечание. Вид распространен на материковом и сахалинском побережьях Японского моря, в заливе Анива на юго-восточном побережье Сахалина и на о-ве Кунашир, т. е. связан в своем распространении с япономорскими водами, и образует хорошо очерченную единую популяцию, отличающуюся сильно утолщенными, до 100 мкм и более, уплощенными оболочками на верхушках утрикулов. Он близок к формам, относимым к *C. tomentosum* (Huds.) Stackh. и нередко указывался в литературе под этим названием (Е. Зинова, 1928, 1954б; Зауер, 1977). Однако для *C. tomentosum* нигде в литературе не отмечается столь сильно утолщенных оболочек. Кроме того, Сильва (Silva, 1955) для британской популяции *C. tomentosum* отмечает наличие губчатой подошвы с несколькими слоевищами, тогда как япономорская популяция *C. yezoense* характеризуется маленькой дисковидной подошвой и одиночными слоевищами. В соседних районах — в Японии и на тихоокеанском побережье Америки — подобная форма не отмечается. Таким образом, будучи достаточно обособленной морфологически и изолированной географически, наша форма, по-видимому, действительно является самостоятельным видом. Просмотрев хранящиеся в Гербарии Ботанического института АН СССР в Ленинграде образцы, которые обладают наиболее характерными для япономорской популяции признаками, Сильва также расценил их в качестве самостоятельного вида, который он провизорно назвал *C. incrassatum* (не опубликованное им название, употребленное, однако, в ряде альгологических работ в СССР). Однако в работе Токиды (Tokida, 1954) та же форма уже была названа *C. dichotomum* var. *typicum* subvar. *yezoense* Tokida, поэтому выделяемому нами виду следует дать название *C. yezoense* (Tokida) Vinogr. comb. nov.

От *C. fragile* этот вид отличается грубым жестким слоевищем темного грязно-зеленого цвета, наличием хорошо выраженной дисковидной подошвы, от которой обычно отрастает только одно слоевище, и строением пузырей. Пузыри *C. yezoense* обычно имеют округлую или даже заметно уплощенную верхушку. Однако иногда среди них можно наблюдать пузыри и с заостренными верхушками, напоминающими остроконечные пузыри *C. fragile*. Отличие заключается в том, что у *C. fragile* изгиб, создающий остроконечие, захватывает всю оболочку и имеет, как правило, шиповидную форму, тогда как у *C. yezoense* имеет место папиллообразное разрастание внешних слоев оболочки. Вместе с тем в местах совместного произрастания обоих видов попадают растения, имеющие наряду с уплощенными и явно остроконечные пузыри. Это, по-видимому, объясняется тем, что слоевище видов *Codium* может слагаться из нитей разного происхождения, т. е. берущих начало от разных зигот.

3. *Codium fragile* (Sur.) Hariot — Кодиум ломкий (рис. 9, табл. II, 1—3).

Hariot, 1889 : 32; Setchell a. Gardner, 1920b : 171, tab. 28, 29; Schmidt, 1923 : 47; Silva, 1951 : 96, fig. 22; Scagel, 1966 : 118, tab. 2, fig. G—M; tab. 3, fig. A—C. — *C. mucronatum* J. Agardh, 1886—1887 : 43; Е. Зинова, 1928 : 39, pr. p. — *C. tomentosum* auct. non Stackh.: Е. Зинова, 1928 : 38, pr. p. — *C. tenue* auct. non Kütz.: Е. Зинова, 1928 : 39, Зауер, 1977 : 85, табл. XX, 13, 18. — *Acanthocodium fragile* Suringar, 1867 : 258; 1870 : 23, tab. 8.

Exsicc. Okamura, 1899 : n° 50, *Codium mucronatum*.

Слоевище прямостоячее, разветвленное, 5—10 (20) см дл. и 3—4 (6) мм шир., нежное, легко распадающееся, травянисто-зеленого цвета, в молодом состоянии слегка просвечивающее. У молодых растений основание стелющееся, у взрослых — в виде неправильной губчатой подошвы, от которой берут начало несколько слоевищ. Ветвление дихотомическое. Ветви 3—4 (6) мм шир., отходящие под углом 45—60°, расстояние между разветвлениями 1.5—2 (4) см. Внутренняя часть образована нитями

30—60 (110) мкм шир. Утрикулы узкие и широкие. Узкие утрикулы преобладают в нижней части слоевища, до (90) 120—180 (200) мкм шир., 450—1000 (1200) мкм дл., отношение длины к ширине 3—6 : 1, булабовидные, реже цилиндрические, простые, изредка от одного основания отходят по 2 пузырь. Широкие утрикулы преобладают в верхней части, 250—600 мкм шир., 400—800 (1000) мкм дл., отношение длины к ширине 1.3—2 (3) : 1, булабовидные или грушевидные, иногда с небольшой перетяжкой посередине. Верхушки пузырей округлые, ровные или с узким выступом-остроконечием до 35 мкм дл. Остроконечия шиповидные или туповершинные, преобладают у узких пузырей и лучше заметны в нижней части слоевища. Нередко у широких пузырей верхушки спадаются и остроконечия не видны. Оболочки на верхушке утрикулов тонкие, реже слегка утолщенные. Волоски длинные, по 1—4 от каждого утрикула, на

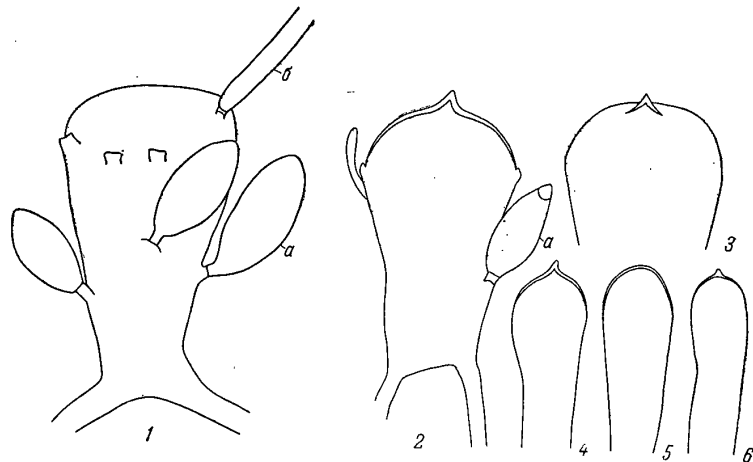


Рис. 9. *Codium fragile* (Sur.) Hariot.

1, 2 — пузыри с гаметами и волосками, 3—6 — верхушки пузырей. а — гаметангий, б — волосок.

расстоянии 140—200 мкм от верхушки, при сильном развитии они придают растению опушенный вид. Растения двудомные. Гаметангии эллипсоидные, веретеновидные или булабовидные, 200—280×100—130 мкм, расположенные по 1—4 на расстоянии 300—450 мкм от верхушки утрикула.

На илисто-песчаном, галечном, каменистом и скалистом с песком и наилком грунтах в защищенных и полужащищенных местах, в условиях хорошей аэрации и застойной воды, на камнях, раковинах моллюсков и крупных водорослях (*Coccolophora*, *Sargassum* и др.), в нижней литорали и в верхней сублиторали, обычно до глубины 3 м (хотя имеются указания и на произрастание на больших глубинах — до 45 м).

Японское море.

Примечание. Основной признак *C. fragile* — наличие и форма остроконечных выростов на верхушке утрикулов — варьирует в значительной мере, что отразилось на систематике этого вида, в пределах которого выделено несколько подвидов и форм. В Японском море (залив Петра Великого) вид отличается слабым развитием остроконечий — далеко не у всех растений они образуются по всему слоевищу, а нередко почти отсутствуют и могут быть найдены лишь при тщательном поиске, или они развиваются только в нижней части растения и только у части утрикулов, как узких, так и широких.

Сильва (Silva, 1957b) в пределах скандинавской популяции *C. fragile* выделил 3 подвида, которые различаются степенью развития остроконечий и формой пузырей. Япономорские растения со слабым развитием остроконечий очень напоминают его *C. fragile* subsp. *scandinavicum* Silva. Однако в целом для япономорского материала концепция Сильвы не может быть принята, так как совместное произрастание форм с различной степенью развития остроконечий не позволяет, с одной стороны, разделить их на подвиды, а с другой — отнести их к какому-то одному из известных подвидов. Сходство растений с берегов Скандинавии и из Японского моря можно объяснить скорее всего тем, что и там, и здесь вид находится в крайних условиях произрастания — у северной границы своего ареала. Наконец, следует отметить, что лишённые остроконечий растения *C. fragile* нередко принимались за *C. tenue* Kütz. (Е. Зинова, 1928; Зауер, 1977).

Порядок SIPHONOCLODALES (Blackm. et Tansl.) Oltm. — Сифонокладовые

Oltmanns, 1904 : 134; Egerod, 1952 : 327. — *Siphonoclares* Blackman et Tansley, 1902 : 118.

Слоевище перегородчатое, из нескольких или многих ценоцитных сегментов, у некоторых форм имитирующих клетки, разнообразной структуры, от пузыревидной до однорядно нитчатой, разветвленное или простое, прямостоячее, некальцинированное, прикрепляющееся к субстрату неклеточными или сегментированными ризоидами или дисковидной подошвой, которые формируются в результате разрастания основания базального сегмента. Сегменты разного размера и формы, беспорядочно или правильно расположенные, многоядерные, как исключение — одноядерные. Хлоропласт 1, сетчатый, представляющий собой систему многоугольных, неправильной формы пластид, соединенных друг с другом плотно или узкими перемычками. Сегментация слоевища в результате сегрегативного деления, при котором образование перегородок происходит независимо от деления ядер.

Вегетативное размножение фрагментацией, реже акинетами. Бесполое размножение четырёхжгутиковыми зооспорами, половое — двухжгутиковыми гаметами. Половой процесс — изогамия и анизогамия. Зооспоры и гаметы образуются в любом сегменте слоевища, специальные органы размножения отсутствуют. Выход зооспор и гамет осуществляется через одну или несколько пор в боковой стенке сегментов. Смена форм развития у большинства представителей (там, где она изучена) изоморфная, редко отсутствует. Цитологический цикл диплогаплофазный, мейоз спорический, как исключение встречается диплофазный цикл с гаметическим мейозом. Прорастание зиготы и зооспор начинается с образования одноядерной, а затем многоядерной сифонной структуры, в которой ризоиды дифференцируются до возникновения первых поперечных перегородок.

Организмы морские и пресноводные, распространенные в водах тропической и бореальной зон.

Примечание. Порядок *Siphonocladales* мы понимаем в широком смысле, включая в него кладифоровые в качестве семейства (Виноградова, 1972). Сравнительное изучение строения, биологии, экологии и географического распространения этих водорослей приводит к выводу, что кладифоровые представляют собой наиболее высокоорганизованную и молодую группу в пределах порядка. Деление у *Cladophoraceae* представляет собой особый случай сегрегативного и более позднее явление. Сегрегативное деление заключается в том, что цитоплазма, сжимаясь, распадается на отдельные многоядерные участки, которые одеваются собственной оболочкой. По мере роста сформированных участков оболочки их смыкаются, при этом образование перегородок происходит независимо

от деления ядра. Для этого деления характерно образование сегментов разной величины и формы. Исходя из этого, упорядоченное расположение сегментов в слоевище представителей *Cladophoraceae* можно рассматривать как наиболее специализированное. По сравнению с другими членами *Siphonocladales* сем. *Cladophoraceae* характеризуется бóльшим видовым разнообразием, бóльшим числом близких видов, более широким географическим распространением: от тропиков до Арктики, чрезвычайно широким экологическим диапазоном. *Cladophoraceae* обитают как в морских, так и в пресных водах. Остальные представители *Siphonocladales* характерны для морей тропической зоны, включая субтропическую подзону.

Из 5 семейств порядка в морях Дальнего Востока представлены сем. *Cladophoraceae* и единственный представитель сем. *Siphonocladaceae* — *Cladophoropsis fasciculatus*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ

- I. Слоевище нитчатое, сегменты цилиндрические; ветви отделяются от материнских сегментов перегородками *Cladophoraceae* (с. 30).
- II. Слоевище нитчатое, сегменты цилиндрические или пузыревидно-булавовидные; ветви не отделяются от материнского сегмента перегородками *Siphonocladaceae* (с. 28).

Сем. SIPHONOCRADACEAE Schmitz — Сифонокладовые

Schmitz, 1879 : 20; Egerod, 1952 : 355.

Слоевище нитчатое, однорядное или многорядное, неправильно разветвленное, с крупным осевым сегментом в основании. Сегменты цилиндрические, булавовидные, неправильно шаровидные, разной величины, многоядерные. Боковые сегменты подобны материнским и не отделяются от последних перегородками. Хлоропласт из многоугольных пластид, соединенных узкими перемычками. Пиреноиды многочисленные. Зооспоры выходят через несколько пор в боковой стенке сегмента.

Организмы морские, обитающие в морях тропической зоны.

Род CLADOPHOROPSIS Berg. — Кладофоронсис

Børgesen, 1905 : 288.

Слоевище однорядно нитчатое, разветвленное, со стелющимся основанием, похожее на слоевище *Cladophora*, прикрепляющееся сегментированными ризоидами с присосками на конце. Дополнительные ризоиды многочисленные, особенно в стелющейся части слоевища. Ветвление неправильное, обычно одностороннее, часто рассеянное. Сегменты цилиндрические, разной длины, обычно длинные. Ветви возникают как боковой вырост у дистального конца материнского сегмента; перегородки в основании ветвей отсутствуют.

Размножение не изучено.

Известно несколько видов, обитающих на мелководье тропических морей.

1. *Cladophoropsis fasciculatus* (Kjellm.) Børg. — Кладофоронсис пучковый (рис. 10).

Børgesen, 1905 : 288; Okamura, 1924 : 75, tab. 169, fig. 4—7; 1936 : 36, fig. 17. — *Siphonocladus fasciculatus* Kjellman, 1897c : 36, tab. 7, fig. 10—17.

Дерновины 1—3 см выс., подушковидные или почти шаровидные, состоящие из плотно переплетенных разветвленных нитей. Ветви 1—3-го порядков, разной длины, в верхней части слоевища длиннее, чем в нижней,

возникающие попеременно или односторонне на неодинаковом расстоянии друг от друга, нередко по несколько рядом. Главная ось не прослеживается. В основании боковых веточек образуются отростки, ориентированные в сторону и вниз, которые скрепляют соседние ветви и служат дополнительными ризоидами. Сегменты разной длины, часто до 3 мм дл., в верхней

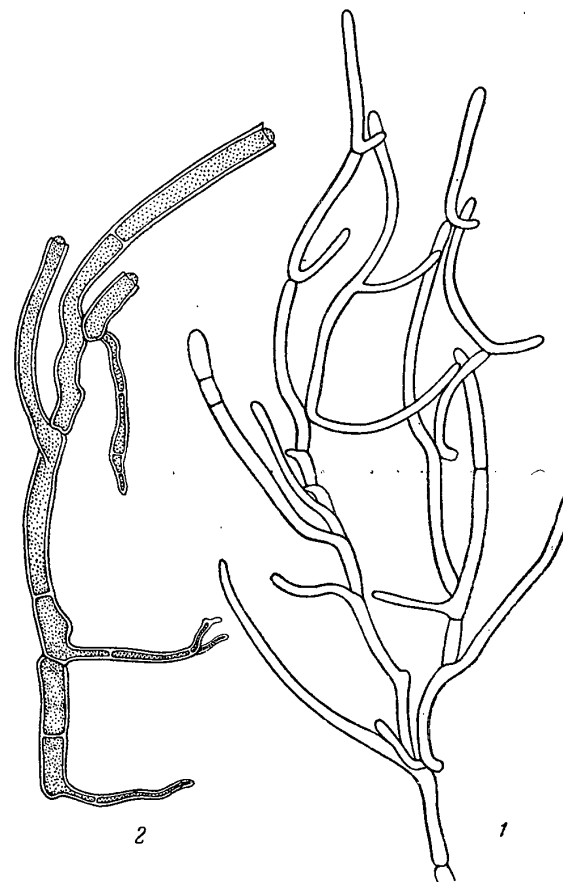


Рис. 10. *Cladophoropsis fasciculatus* (Kjellm.) Børg. (По: Okamura, 1924).

1 — верхняя часть слоевища, 2 — нить с ризоидами в основании слоевища.

части слоевища длиннее, чем в нижней, 120—350 мкм шир. Оболочка тонкая или утолщенная до 15—20 мкм в старых частях слоевища и в ризоидо-подобных отростках.

На камнях у верхней границы литорали.

Японское море.

Примечание. На побережье СССР род и вид указываются впервые на основании единственной находки среди образцов Е. С. Зиновой, собранных ею в 1931 г. в бухте Владимира. Найденные растения отличаются от японских (Okamura, 1924) меньшими размерами слоевища и более редким ветвлением. Эти отличия можно объяснить тем, что в южном Приморье, за пределами обычного ареала, вид попадает в крайние условия существования.

Cohn, 1880 : 289. — *Cladophoreae* Hassall, 1845 : 243.

Слоевище нитчатое, однорядное, разветвленное или простое. Сегменты цилиндрические, имитирующие клетки, многоядерные, как исключение одноядерные; боковые сегменты подобны материнским и отделяются от последних перегородками. Хлоропласт из плотно соединенных пластид. Пиреноиды многочисленные. Зооспоры и гаметы выходят через одну пору в боковой стенке сегмента.

Единственное семейство порядка, распространенное кроме тропических морей в морях и пресных водоемах бореальной зоны.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Нити разветвленные.
 1. Нити обильно разветвленные, с развитыми ветвями обычно нескольких порядков *Cladophora* (с. 30).
 2. Нити скудно разветвленные, с короткими простыми боковыми ветвями ризоидного типа . . . *Rhizoclonium* (частично) (с. 39).
- II. Нити не разветвленные.
 1. Нити до 40 (60) мкм шир., клетки (сегменты) всегда цилиндрические, без заметных перетяжек в местах соединения *Rhizoclonium* (частично) (с. 39).
 2. Нити от 40 до 2000 мкм шир., клетки (сегменты) цилиндрические или с перетяжками в местах соединения до бочонковидных и сферических *Chaetomorpha* (с. 42).

Род CLADOPHORA Kütz. — Кладофора.

Kützling, 1843a : 91; 1843b : 262; Papenfuss, 1947 : 8. — *Aegagropila* Kützling, 1843b : 272. — *Basycladia* Hoffmann et Tilden, 1930 : 374. — *Rama* Chapman, 1952 : 55.

Нити многократно разветвленные, прикрепляющиеся или свободно плавающие, разрастающиеся кустами, в форме шаров или бесформенно, образуя тину. Ризоиды короткие, неклеточные, реже сегментированные, иногда сливающиеся в дисковидную подошву. Дополнительные ризоиды развиваются по всему слоевищу, преимущественно от клеток нижней части слоевища. Ветвление боковое: поочередное, одностороннее, псевдодихотомическое и псевдополихотомическое. Ветви возникают от апикальной стенки материнской клетки или субтерминально от боковой стенки. В первом случае они отчлениваются косыми перегородками, что ведет к образованию псевдодихотомии или полихотомии, во втором первоначальная вертикальная перегородка в результате расширения апикальных частей клетки ориентируется косо, что также создает впечатление дихотомического ветвления. Изредка перегородки в основании ветвей отсутствуют. В старых частях слоевища базальные клетки рядом расположенных ветвей срастаются своими боковыми стенками. Изредка встречаются анастомозы ветвей посредством клеток с дисковидными присосками. Клетки цилиндрические, иногда слегка булабовидные или бочонковидные, многоядерные.

Вегетативное размножение частями слоевища, иногда акинетами. Неблагоприятные условия переживает в форме акинет, ризоидов или базальных частей слоевища. Смена форм развития, как правило, изоморфная при диплогаплофазном цитологическом цикле. Иногда половое размножение выпадает, и тогда размножение только бесполоыми двух- или четырехжгутиковыми зооспорами. При многократно повторяющемся бесполом размножении известен спорадический гаметогенез. В этом случае мейоз гаметический, а цитологический цикл диплофазный. Указание на наличие одноклеточного спорофита, подобного *Codium*, сомнительно.

Виды морские и пресноводные, широко распространенные в водах тропических и умеренных широт.

Примечание. Определение видов *Cladophora* даже в небольшой региональной флоре сопряжено со значительными трудностями. Одна из причин этого кроется в самой природе рода *Cladophora*. Наличие большого числа близких и плохо различимых видов в морях бореальной области, так же как и в пресных водах, свидетельствует об интенсивности процессов видообразования, происходящих в роде *Cladophora* в новейшее время. Центр распространения *Cladophora* связан, по-видимому, с тропическими морями, поскольку в них проявляется наибольшее видовое и морфологическое разнообразие представителей этого рода. Проникновение же части видов *Cladophora* в моря (и тем более пресные воды) бореальной области — вторичное и более позднее явление (Виноградова, 1972, 1974a). В связи с этим в том или ином районе бореальной области, и в частности в дальневосточных морях СССР, мы обычно имеем дело с группой видов, близких в генетическом отношении, связанных друг с другом общностью недавнего происхождения. Вторая причина таксономических трудностей заключается в запутанности видовой систематики этого рода. Даже у современных авторов, применяющих наряду с изучением типового материала новейшие методы исследования (культуральные, использование статистических данных), можно увидеть значительные расхождения в оценке объема видов и в признании правомочности существования того или иного видового названия (Hoek, 1963; Söderström, 1963). По-видимому, эта запутанность будет сохраняться до тех пор, пока монографическим изучением не будет охвачена достаточно большая территория. Исходя из этого, при составлении настоящего Определителя наиболее целесообразно было в первую очередь установить конспецифичность дальневосточных видов *Cladophora* и видов, произрастающих у берегов Японии и на тихоокеанском побережье Сев. Америки, и дать им названия в соответствии с работами японских и североамериканских авторов.

Всего во флоре морей Дальнего Востока нами отмечается 5 видов *Cladophora*. Критическое изучение имеющихся в нашем распоряжении коллекций показало, что все признаки указываемых видов варьируют в заметной мере и могут одинаково проявляться у разных видов. Исходя из этого, в описание видов сознательно включены многие признаки с учетом их преимущественного развития и изменчивости. Наиболее постоянными признаками указываемых видов, имеющими диагностическое значение, являются толщина ветвей различных порядков и отношение длины клеток к их ширине, а также, в меньшей мере, характер ветвления.

В литературе для морей Дальнего Востока указывается немало видовых названий. Это *C. diffusa* (Kjellman, 1889), *C. urticulosa* (Е. Зинова, 1940), *C. albida*, *C. fracta*, *C. glaucescens*, *C. rupestris*, *C. gracilis*, *C. crispata*, *C. glomerata*, *C. rudolphiana*, *C. wrightiana* и т. п. (Е. Зинова, 1928, 1952, 1954a, 1954b, 1954в; Nagai, 1940, Tokida, 1954; Возжинская, Вишневская, 1968, и др.). В тех случаях, когда указываемые названия могли быть проверены по цитируемым образцам, они приводятся в ссылках и синонимике к соответствующим видам. Так, например, *C. crispata*, *C. glaucescens*, *C. gracilis* и *C. glomerata*, указываемые для Японского моря (Е. Зинова, 1928), представляют собой один вид *C. stimpsonii*, *C. wrightiana* из залива Лаврентия (Е. Зинова, 1952) — гидроид, *C. fracta* и *C. rupestris*, указываемые для Охотского моря (Возжинская, Вишневская, 1968) — *Chaetomorpha canabina* и *Acrosiphonia duriuscula* соответственно. Таким образом, в подавляющем большинстве многочисленные видовые названия *Cladophora*, приводимые для морей Дальнего Востока, — результат ошибочного определения. Судя по описаниям и местонахождениям, сомнительными представляются и те видовые названия, при описании которых не указываются изученные образцы, поэтому в данном Определителе они не приводятся.

- I. Отношение длины клеток к ширине в средних и верхних частях слоевища 5—15 : 1.
1. Основные ветви 110—200 мкм шир., конечные — 40—70 мкм шир. Характерно трихотомическое ветвление 1. *C. stimpsonii*.
 2. Основные ветви 60—90 (120) мкм шир., конечные — 10—40 мкм шир. Характерно дихотомическое ветвление 2. *C. speciosa*.
- II. Отношение длины клеток к ширине в средних и верхних частях слоевища 1.5—7 : 1.
1. Основные ветви 90—150 мкм шир.
 - A. Конечные веточки 45—70 мкм шир., отношение длины клеток к ширине 1.5—3 : 1. Характерно полихотомическое ветвление. Слоевище жесткое 3. *C. rupestris*.
 - B. Конечные веточки 20—40 мкм шир., отношение длины клеток к ширине 3—5 : 1. Характерно трихотомическое ветвление. Слоевище мягкое 4. *C. flexuosa*.
 2. Основные ветви 60—90 (120) мкм шир. Конечные веточки (15) 25—50 мкм шир., отношение длины клеток к ширине 2—5 : 1. Характерно дихотомическое ветвление. Слоевище жестковатое 5. *C. opaca*.

1. *Cladophora stimpsonii* Harv. — Кладофора Стимпсона (рис. 11, табл. II, 4, 5; III, I).

Harvey, 1859 : 333; Setchell a. Gardner, 1920b : 249; Sakai, 1964 : 50, fig. 23, tab. 7; Scagel, 1966 : 93, tab. 46, fig. E, tab. 48, fig. B, C. — *C. glaucescens* auct. non Harv. : E. Зинова, 1928 : 34. — *C. gracilis* auct. non Kütz. : E. Зинова, 1928 : 34, пр. p. — *C. crispata* f. *vitrea* auct. non Rabenh. : E. Зинова, 1928 : 34. — *C. glomerata* f. *fasciculata* auct. non Rabenh. : E. Зинова, 1928 : 35. — *C. fracta* auct. non Kütz. : E. Зинова, 1954б : 348, пр. p.

Слоевище желто-зеленое или зеленое, светлое, реже темное или оливковое, часто блестящее, мягкое или жестковатое, прямостоячее, полегающее или свободноплавающее в виде тины. Кустики до 25 см выс., спутанные и перекрученные в нижней части, распадающиеся на пряди или неотчетливые пучки — в верхней. Ветвление дихотомическое, часто трихотомическое по всему слоевищу. Ветви прямые, отходящие, особенно в верхней части слоевища, под углом 45—60° к оси и тогда растопыренные или отходящие под углом 30—45° к оси и тогда прилегающие, собранные в пряди. Конечные веточки прямые, изредка слегка загнутые, отходящие односторонне, поочередно или супротивно, редко гребенчато. Клетки цилиндрические, с незначительными перетяжками на сочленениях, почти не раздутые; в основных ветвях и ветвях 1-го порядка 110—190 (230) мкм шир., в ветвях последующих порядков 80—100 мкм, в конечных веточках (30) 40—70 (90) мкм шир.; отношение длины клеток к ширине (3) 5—8 (10) : 1, в клетках близ основания слоевища до 20—25 : 1. Оболочка обычно тонкая, в основных ветвях до 20 мкм толщ., изредка на верхушке апикальных клеток конечных веточек утолщенная наподобие колпачка (у зимних растений). Хлоропласт тонкий, сильно перфорированный, занимающий всю видимую поверхность клетки или ее часть.

На камнях и водорослях в нижнем горизонте литорали и в верхней части сублиторали до глубины 3—6 (14) м, на илистом, илисто-песчаном, каменистом и скалистом грунтах в защищенных и полузащищенных местах, часто в ассоциациях *Sargassum* и *Zostera*, нередко на мысах внутри заливов. Один из массовых видов в заливе Петра Великого. Vegetирует круглый год. Зимой растет преимущественно в ваннах литорали. Массового развития достигает весной и летом.



Рис. 11. *Cladophora stimpsonii* Harv.: часть слоевища.

1, 2 — зимнего и осеннего растений, 3 — летнего растения.

Южные Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

П р и м е ч а н и е. *C. stimpsonii* — один из массовых видов *Cladophora* на советских берегах Японского моря и один из наиболее полиморфных. Степень выражения характерных признаков заметно меняется в зависимости от условий обитания, в частности от освещенности и температуры. Зимние растения более мелкие, чем летние (так же как литоральные мельче сублиторальных), ярко-зеленые или оливковые, матовые, жестковатые, с растопыренными и не очень густыми веточками. Ветви и клетки

укороченные и утолщенные, вследствие чего явственнее выступает одностороннее, а нередко и гребенчатое расположение конечных веточек. У мелких осенних растений из литоральных ванн конечные веточки загнуты и собраны в метелки. Летние растения светло-зеленые или желтоватые, блестящие, мягкие, густо разветвленные, с длинными ветвями, собранными в пряди. Клетки длинные, более тонкие и тонкостенные. Между крайними встречаются многочисленные переходные формы. Те же тенденции в изменчивости можно найти и среди летних растений в зависимости от формы их роста (прикрепленные или свободноплавающие), освещенности и т. п.

2. *Cladophora speciosa* Sakai — Кладофора красивая (рис. 12).

Sakai, 1964 : 35, fig. 13, 14; tab. 5, fig. 2. — *C. gracilis* auct. non Kütz. : E. Зинова, 1928 : 34, pr. p. — *C. crispata* var. *virescens* auct. non Kütz. : E. Зинова, 1940 : 182. — *C. fracta* auct. non Kütz. : E. Зинова, 1954в : 369, pr. p.

Рис. 12. *Cladophora speciosa* Sakai: часть слоевища.

Слоевище зеленое или желто-зеленое, светлое, тонкое, мягкое, в виде массы спутанных нитей, редко кустистое. Кустики до 20 см выс., неопределенных очертаний, негустые, слабо перекрученные, не распадающиеся на отдельные пучки и пряди, часто лежащие. Ветвление в нижней и средней частях слоевища дихотомическое, изредка трихотомическое. Конечные веточки редкие, вялые, отходят поочередно, местами односторонне. Ветви и веточки прямые, длинные, прижатые. Клетки цилиндрические, длинные, нераздутые, без перетяжек на сочленениях или с небольшими перетяжками в верхних веточках, в основных ветвях и ветвях 1-го порядка 60—90 (130) мкм шир., отношение длины к ширине 5—10 : 1, в ветвях последующих порядков 35—70 мкм шир., отношение длины к ширине 5—8 : 1 или 7—15 : 1, в конечных веточках (10) 15—30 (40) мкм шир.,

отношение длины к ширине 5—7 : 1 или 6—15 : 1. Хлоропласт грубый, с крупными перфорациями, занимающий равномерно всю видимую поверхность клетки или сосредоточенный у полюсов.

В морских и солоноватоводных условиях на камнях и раковинах моллюсков в верхней части сублиторали и на литорали, заходит также и в ванны верхней литорали.

Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Курильские о-ва, Японское море.

П р и м е ч а н и е. Вид отличается длинными и тонкими клетками, отсутствием пучков веточек в верхней части слоевища и наличием преимущественно дихотомического ветвления. Встречается в нескольких формах. Свободноплавающие растения, собранные в солоноватоводных условиях, лишены молодых веточек, и в этом случае конечные веточки 25—40 мкм шир., длинные и мало отличаются по толщине от основных ветвей. Растения, собранные на литорали и в сублиторальной кайме, характеризуются обилием молодых конечных веточек 16—30 мкм шир., и у них клетки несколько короче: в конечных веточках и ветвях предпоследнего порядка наряду с длинными клетками (отношение длины к ширине 6—7 : 1) встречаются и более короткие (отношение длины к ширине 3—5 : 1), а в основных ветвях отношение длины к ширине 4—7 : 1. Можно предположить, что эти растения находятся в состоянии активного

Рис. 13. *Cladophora rupestris* (L.) Kütz.: часть слоевища.

роста. И наконец, в ваннах верхней литорали, где возможно сильное опреснение и прогревание, встречаются более тонкие растения с очень длинными, почти бесцветными клетками (отношение длины к ширине 7—16 : 1), конечные веточки здесь многочисленные, но очень вялые, 12—25 мкм шир., также с очень длинными клетками. Насколько описанные различия в морфологии связаны с условиями обитания, судить трудно вследствие недостатка материала.

3. *Cladophora rupestris* (L.) Kütz. — Кладофора скальная (рис. 13; табл. III, 2).

Kützing, 1843b : 270; Hoek, 1963 : 64, tab. 15, fig. 146—163; Sakai, 1964 : 56. — *Conferva rupestris* Linnaeus, 1753 : 1167.

Слоевище темно-зеленое или оливковое, жесткое, грубое, прямостоячее. Кустики до 15 см выс., неперекрученные, распадающиеся на отдельные пучки. Ветвление в нижней и средней частях слоевища дихотомическое, часто трихотомическое и полихотомическое, в верхних частях преимущественно дихотомическое. Ветви прямые, отходящие под углом 30—45°

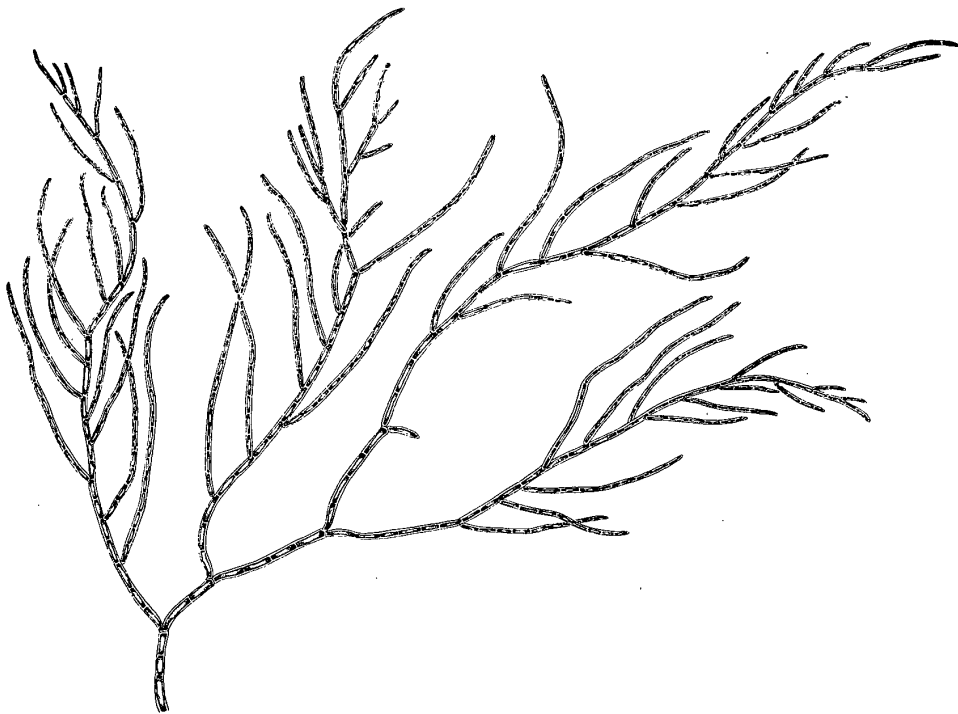


Рис. 14. *Cladophora flexuosa* (Müll.) Kütz.: часть слоевища.

к оси. Конечные веточки немногочисленные, расположенные односторонне или поочередно. Клетки цилиндрические, в основных ветвях 90—150 мкм шир., в ветвях последующих порядков 60—100 мкм, в конечных веточках 45—70 мкм, отношение длины к ширине 1.5—3(4) : 1 по всему слоевищу. Оболочка толстая, слоистая, в клетках основных ветвей 20—30 мкм толщ., в конечных веточках 8—12 мкм. Хлоропласт грубый, слабо перфорированный, занимающий всю видимую поверхность клетки.

На камнях в верхней части сублиторали. Редкий вид.
Японское море.

4. *Cladophora flexuosa* (Müll.) Kütz. — Кладофора извилистая (рис. 14).

Kützing, 1843b : 270; Söderström, 1963 : 90, fig. 81—94; Setchell a. Gardner, 1920b : 217; Scagel, 1966 : 87, tab. 43, fig. C; tab. 44, fig. A — *Conferva flexuosa* Müller in Fl. Dan. 1782 : tab. 882. — *Cladophora gracilis* Kützing, 1845 : 215; E. Зинова, 1928 : 35, pr. p.

Слоевище от бледно-зеленого до оливкового, прикрепленное или свободноплавающее, кустистое или в виде массы спутанных нитей. Кустики 20—30 см выс., повислые, спутанные и перекрученные в нижней части, распадающиеся на пряди в верхней части. Ветвление дихотомическое, часто трихотомическое, изредка полихотомическое. Конечные веточки прямые, длинные, расположенные односторонне гребенчато, реже поочередно и супротивно. Клетки цилиндрические, в конечных веточках с перетяжками на сочленениях, в основных ветвях и ветвях 1-го порядка 90—130 (160) мкм шир., отношение длины к ширине 2—4 (5) : 1 или 4—7 : 1, в ветвях последующих порядков 40—80 мкм шир., в конечных веточках 20—40 (50) мкм шир., отношение длины к ширине 3—5 : 1, самые длинные клетки до 550—600 мкм дл. Оболочка тонкая, в клетках основных ветвей 6—10 мкм толщ., в конечных веточках 1—3 мкм.

На камнях в полужащищенных условиях в сублиторальной кайме до глубины 1—2 м. Встречается редко.

Японское море.

Примечание. По характеру клеток образцы, относимые нами к *C. flexuosa*, близки к *C. opaca*. Однако имеется ряд отличий. У *C. opaca* слоевище обычно жестковатое, матовое, меньших размеров, прямостоячее, более густо разветвленное, и вид характерен для литорали, тогда как *C. flexuosa* обладает мягким повислым блестящим, более крупным слоевищем и встречается в сублиторальной кайме. Кроме того, у *C. flexuosa* отчетливее проявляются различия в толщине главных ветвей и конечных веточек. Вершины ветвей предпоследнего порядка, лишенные боковых веточек, у *C. flexuosa* состоят из 9—20 клеток, а у *C. opaca* — из 2—10 клеток (имеются в виду ветви с развитыми конечными веточками).

Идентифицируя исследованный нами материал как *C. flexuosa* (Müll.) Kütz., мы исходим из понимания этого вида Содерстромом (Söderström, 1963), так как именно с *C. flexuosa* Содерстрема наш материал обнаруживает наибольшее сходство. Изучив типовой материал и многочисленные коллекции, Содерстром показал, что *C. flexuosa* — действительный полиморфный вид, а не случайное название, каких много в роде *Cladophora*. Во многих работах указывается *C. flexuosa* (Griff.) Harv., однако из монографии Содерстрема с очевидностью следует, что *C. flexuosa* Гарвея не что иное, как одна из форм *C. flexuosa* Кютцинга. В Тихом океане вид указывался на побережье Сев. Америки (Setchell, Gardner, 1920b и др.). Просмотр образцов из гербария Гарднера (n° 4147, Jan. 1918, Herb. of the Univ. of California) подтвердил правильность этих указаний.

5. *Cladophora opaca* Sakai — Кладофора тусклая (рис. 15, табл. III, 3).

Sakai, 1964 : 62, tab. 11, 2. — *Spongomorpha coalita* auct. non Collins : E. Зинова, 1954a : 268.

Слоевище грязно-зеленое, светлое или темное, тусклое, жестковатое, обычно прямостоячее, реже полегающее или в виде массы спутанных нитей. Кустики 1—10 (20) см выс., густо разветвленные, неперекрученные, распадающиеся в верхней части на пряди или пучки; более крупные кустики в основании спутанные. Ветвление в нижней и средней частях слоевища дихотомическое, очень редко трихотомическое. Конечные веточки многочисленные, расположенные преимущественно односторонне гребенчато, реже поочередно. Основные ветви короткие, извилистые, реже прямые, отходящие под углом 40—70°. Верхушки конечных ветвей прямые или серповидно изогнутые, редко извилистые. Клетки цилиндрические или раздутые в верхней части, с незначительными перетяжками на сочленениях, особенно у молодых растений, в основных ветвях иногда коленчатые или изогнутые. В основных ветвях и ветвях 1-го порядка клетки 50—80 (110) мкм шир., отношение длины к ширине 4—6 (8) : 1, как исключение, до 15 : 1, в ветвях последующих порядков 30—70 мкм шир., в конечных веточках (15) 25—45 (55) мкм шир., отношение длины к ширине 1.5—6 : 1,

чаще 3—5 : 1 или 2—3 : 1 (у разных растений). Оболочка утолщенная, слоистая, в нижней части слоевища 11—18 мкм толщ., в средней и верхней частях 4—10 мкм толщ. Хлоропласт грубый, занимающий часть видимой поверхности клетки.

На каменистой и скалистой литорали, в прибойных и полузатищеных условиях, часто в расщелинах скал на мысах.

Охотское море, Сахалин, Японское море.

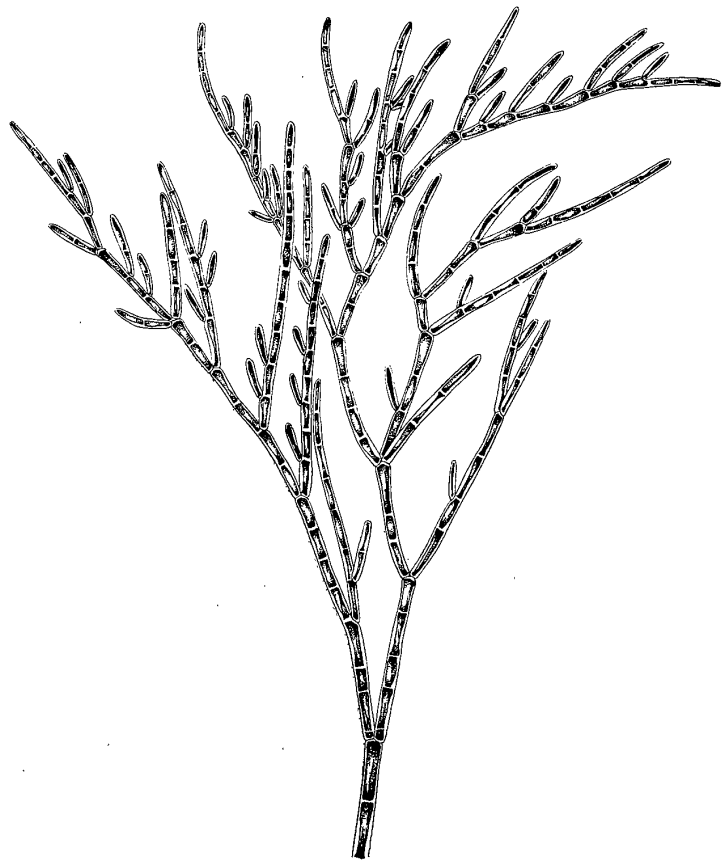


Рис. 15. *Cladophora opaca* Sakai: часть слоевища.

Примечание. Материал, идентифицированный нами как вид *C. opaca* Sakai, описанный с побережья Японии, частично близок к *C. albida* (Huds). Kütz. в понимании Хука (Hoeck, 1963). В частности, он очень сходен с образцом *C. refracta* из экзиккат Виттрока и Нордштедта (Wittrock et Nordstedt, n° 1044), на который ссылается Хук при описании *C. albida*. Однако изучение ряда других образцов, которые также цитирует Хук, — из Франции (Le Jolis, Alg. mar. Cherbourg, n° 66, как *C. glaucescens*) и из Черного моря — заставляет предположить, что автор, вероятно, объединил в один вид несколько действительных видов. И следовательно, вопрос о конспецифичности атлантического и тихоокеанского видов требует дополнительного изучения. Кроме того, на сравнительно многочисленном и разнообразном материале из различных районов дальневосточных морей мы всегда наблюдали, что толщина нитей *C. opaca* сохранялась в определен-

ных пределах, и тонкие растения (до 30 мкм шир., с конечными веточками 12—20 мкм шир.), столь часто указываемые для *C. albida*, в нашем материале встречались как исключение.

Род RHIZOCLONIUM Kütz. — Ризоклониум

Kützing, 1843b : 261; Setchell a. Gardner, 1920b : 180.

Нити простые или скудно разветвленные, прикрепляющиеся к грунту посредством коротких неклеточных ризоидных выростов базальной клетки или свободноплавающие, часто разрастающиеся с образованием тины. Ветви редкие, короткие, простые, часто с ризоидно вытянутой конечной клеткой. Кроме ветвей на нитях развиваются боковые одноклеточные и многоклеточные ризоиды. Клетки цилиндрические, обычно не более 40 (60) мкм шир., содержащие от 1 до 4 (8) ядер, с количеством которых связаны размеры клеток.

Вегетативное размножение частое, фрагментацией. Смена форм развития изоморфная.

Примечание. Род *Rhizoclonium*, установленный Кютцингом (Kützing, 1843b) без указания типового вида, очень близок к роду *Chaetomorpha* и в ряде случаев с трудом отличим от него. Основное различие между ними заключается в числе ядер и наличии или отсутствии ветвления. У видов *Rhizoclonium* клетки содержат от 1 до 8 ядер, тогда как виды *Chaetomorpha*, включая род *Lola* A. et G. Hamel, характеризуются значительным, хотя и непостоянным их числом. Для рода *Rhizoclonium* характерны еще остаточные формы ветвления: образование одиночных длинных ветвей или коротких веточек ризоидного типа, тогда как в роде *Chaetomorpha* способность к какой бы то ни было форме ветвления потеряна полностью. Однако при определении природного материала на эти признаки можно опираться не всегда, поскольку, с одной стороны, число ядер нельзя наблюдать непосредственно, а с другой стороны, наряду с ветвящимися формами *Rhizoclonium* нередко встречаются и неветвящиеся. Исходя из этого, при разграничении родов нужно учитывать и другие признаки. Число ядер обычно влияет на размеры клеток, поэтому виды *Chaetomorpha*, как правило, имеют клетки более толстые, чем виды *Rhizoclonium*. Как показывает изучение материала из морей Советского Союза, толщина нитей у видов *Chaetomorpha* обычно больше 30—50 мкм, в то время как у *Rhizoclonium* не превышает 40—50 мкм. Кютцинг в книге «Species Algarum» (Kützing, 1849) при описании 28 видов *Rhizoclonium* только для двух указывает диаметр клеток, превышающий 40 мкм (*R. setaceum* — 43—86 мкм, *R. hookeri* — 54—61 мкм), и оба эти вида Де Тони (De Toni, 1889) помещает в группу сомнительных. В позднейшей литературе, однако, можно встретить указания на более толстостенные виды *Rhizoclonium* и на более тонкие виды *Chaetomorpha*. Все эти случаи несомненно требуют дополнительной проверки родовой принадлежности. Клетки видов *Rhizoclonium* отличаются от клеток *Chaetomorpha* цилиндрической формой. Они никогда не раздуваются и не образуют заметных перепадов на сочленениях. Виды *Rhizoclonium* встречаются в природе почти исключительно в неприкрепленном состоянии, обнаружить основание нити крайне трудно. Кроме того, имеются различия в текстуре слоевища, которые становятся заметными при наличии определенного опыта у исследователя.

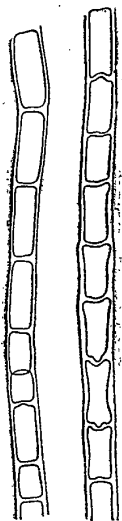
В видовой систематике *Rhizoclonium* используются такие признаки, как цвет растений, степень скрученности нитей, ширина клеток, отношение длины клеток к ширине, толщина оболочки, наличие ветвления, наличие или отсутствие ризоидных выростов. Насколько можно судить по имеющемуся в нашем распоряжении материалу, из всех этих признаков таксономическое значение для разграничения видов имеет в первую очередь сочетание признака толщины нитей с признаком наличия или отсут-

ствия ветвей и ризоидов. Сам по себе признак ветвления недостаточен, так как степень его развития в определенной мере связана с условиями обитания растений, однако в сочетании с признаком толщины нитей он представляет довольно константную видовую характеристику. Длина клеток может служить лишь дополнительным признаком, так как варьирует в значительных пределах у одного и того же вида и даже формы.

Во флоре морей Дальнего Востока мы отмечаем 2 вида: *R. implexum* и *R. riparium*, следуя в понимании видов концепции Костер (Koster, 1955), как наиболее аргументированной, поскольку она строится на изучении как типового, так и природного материалов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Клетки 10—21 мкм, преимущественно 14—18 мкм шир., ветви и ризоидные выросты отсутствуют 1. *R. implexum*.
II. Клетки 18—45 мкм шир., ветви и ризоидные выросты имеются, реже отсутствуют 2. *R. riparium*.



1. *Rhizoclonium implexum* (Dillw.) Kütz. — Ризокло- ниум переплетенный (рис. 16).

Kützling, 1845: 206; 1849: 326; Koster, 1955: 349, fig. 2; Scagel, 1966: 73, tab. 33, fig. A, B. — *R. kochianum* Kützling, 1845: 206. — *R. kernerii* Stockmayer, 1890: 582. — *Conferva implexa* Dillwyn, 1802—1809: 46. — *Rhizoclonium riparium* auct. non Harv.: E. Зинова, 1930: 91.

Нити длинные, прямые, желто-зеленые, неразветвленные. Боковые ветви отсутствуют, изредка встречаются неклоточные ризоидные выросты. Клетки (10) 14—18 (21) мкм шир., в фертильном состоянии немного толще; отношение длины к ширине (1.5) 2—5:1, изредка до 8:1. Оболочка 1—3 мкм толщ.

Рис. 16. *Rhizoclonium implexum* (Dillw.) Kütz.

На песчано-илистой литорали, запускаясь среди водорослей, образует рыхлые скопления в литоральных лужах. Характерен для эстуариев. Берингово, Охотское и Японское моря.

2. *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harv. — Ризокло- ниум прибрежный.

Harvey, 1849: tab. 238; Koster, 1955: 335, fig. 1. — *Conferva riparia* Roth, 1806: 216.

Нити короткие или длинные, прямые или скрученные, неразветвленные или с 2—3 основными ветвями и обычно многочисленными боковыми короткими ризоидными веточками, состоящими из 1—7 клеток; иногда эти веточки раздваиваются на конце, реже совсем отсутствуют. Клетки (18) 20—40 (48) мкм шир., отношение длины к ширине 1—3 (6):1. Оболочка 2—5.5 мкм толщ.

Образует спутанные массы на различных субстратах, включая водоросли, в морских и солоноватоводных условиях, на открытых и защищенных берегах.

Берингов пролив, Берингово море, юго-вост. Камчатка, Командорские и Курильские о-ва, Японское море.

Примечание. В литературе описаны 3 формы *R. riparium*, вы-

деленные на основании различий в толщине нитей и в степени развития ризоидных веточек: *f. polyrhizum* Rosenv., характеризующаяся нитями 20—25 мкм шир. и обильными ризоидными веточками, *f. implexum* (Dillw.) Rosenv. — с нитями той же толщины, но лишенными ризоидных веточек, и *f. validum* Foslie — с нитями 30—50 мкм шир. и редкими, часто одно-клеточными ризоидами. Костер (Koster, 1955), изучив аутентичные образцы, нашла, что две первые формы соответствуют типовой форме *R. riparium f. riparium*. Следуя Костер, популяции, состоящие из нитей 18—35 мкм шир., с ризоидными веточками и без них, мы называем *f. riparium*. Популяции с более толстыми нитями (30—50 мкм), как снабженными ризоидами, так и лишенными их, мы рассматриваем как отдельную форму — *f. validum* Foslie.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФОРМ

- I. Клетки (18) 20—30 (34) мкм шир. *f. riparium*.
II. Клетки 30—45 (50) мкм шир. *f. validum*.

f. riparium (рис. 17).

Koster, 1955: 350. — *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey, 1849: tab. 238; Setchell a. Gardner, 1920b: 182; E. Зинова,

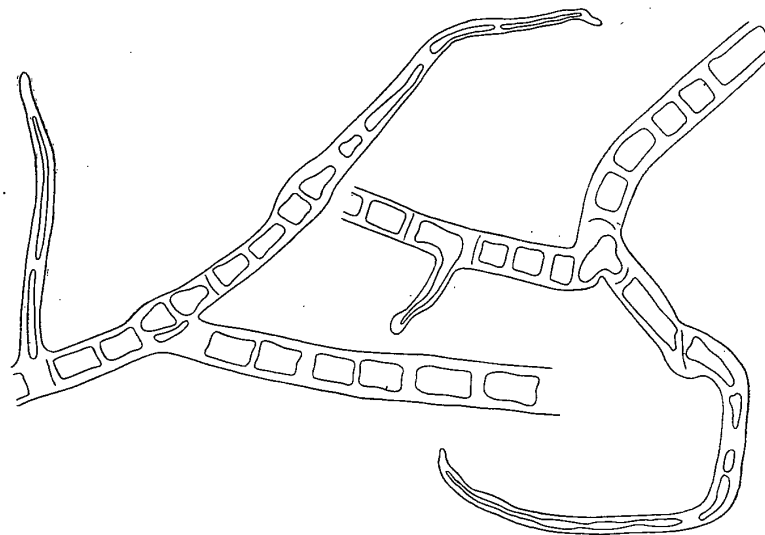


Рис. 17. *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harv. *f. riparium*.

1954в: 370. — *R. riparium* var. *polyrhizum* Rosenvinge, 1893: 913, fig. 32. — *R. riparium* var. *implexum* (Dillw.) Rosenvinge, 1893: 915, fig. 34.

Нити неразветвленные или с редкими ветвями, (18) 20—30 (34) мкм шир., отношение длины к ширине 1—3 (4—6):1. Ризоидные веточки из 1—7 клеток, обычно многочисленные, изредка отсутствуют.

На камнях и водорослях на скалистых и валунных мысах, где в верхнем горизонте литорали и в супралиторали образует фитоценоз вместе с *Rhodochorton purpureum* и *Urospora penicilliformis*. Встречается также в защищенных местах в условиях пониженной солености.

F. validum Foslle.

Foslie in Wittrock et Nordstedt, 1884: n° 624; Koster, 1955: 351; Rosenvinge, 1893: 915, fig. 33. — *Rhizoclonium tortuosum* (Dillw.) Kützling, 1845: 205.

Нити длинные, неразветвленные, 30—45 (50) мкм шир., отношение длины к ширине 1.5—3 (4) : 1. Ризоидные веточки короткие, из 1—3 клеток, встречаются довольно редко, чаще отсутствуют.

На камнях, раковинах и водорослях на литорали и в сублиторали, часто вместе с *Cladophora*.

Род **СНАЕТОМОРФА** Kütz. — Хетоморфа

Kützling, 1845: 203.

Нити неразветвленные и без боковых ризоидов, свободноплавающие или прикрепляющиеся к грунту базальной клеткой, основание которой расширяется и принимает форму диска с более или менее длинными лопастными выростами. Клетки цилиндрические, бочонковидные или почти сферические, более (30) 40 мкм шир., содержащие многочисленные ядра.

Вегетативное размножение частое, фрагментацией. Смена форм развития изоморфная.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Нити не прикрепленные, образующие скопления на дне или среди других водорослей.
1. Клетки цилиндрические, без перетяжек в местах соединения, (30) 40—140 (170) мкм шир., отношение длины к ширине 2—5 : 1 1. *Ch. cannabina* (частично).
 2. Клетки цилиндрические или бочонковидные, 200—500 (700) мкм шир., отношение длины к ширине 1—3 : 1 2. *Ch. linum* (частично).
- II. Нити прикрепленные.
1. Длина базальной клетки превышает ширину в 6—10 раз.
 - А. Клетки цилиндрические или слегка эллипсоидные, 500—900 мкм шир. Растения грубые, прямостоячие 3. *Ch. melagonium*.
 - Б. Клетки цилиндрические, 30—100 мкм шир. Растения нежные 1. *Ch. cannabina* (частично).
 2. Длина базальной клетки превышает ширину в 1.5—4 раза. Растения полегающие, реже прямостоячие.
 - А. Клетки в средней и верхней частях нитей бочонковидные или почти сферические, до 700—2000 мкм шир. 4. *Ch. moniligera*.
 - Б. Клетки в средней и верхней частях нитей цилиндрические или слегка бочонковидные, 200—500 (700) мкм шир. 2. *Ch. linum* (частично).

1. *Chaetomorpha cannabina* (Aresch.) Kjellm. — Хетоморфа конопляная (рис. 18, табл. IV, 2).

Kjellman, 1889: 55; Setchell a. Gardner, 1920b: 204; Е. Зинова, 1954a: 269. — *Conferva cannabina* Areschoug, Alg. Sc. Ex. 1840: n° 14; 1843: 268, tab. 9, fig. 9. — *C. tortuosa* var. *crassior* Ruprecht, 1850: 206. — *C. confervicola* Ruprecht, 1850: 205. — *Chaetomorpha linum* auct. non Kütz.: Е. Зинова, 1928: 36, 1954a: 269. — *Ch. tortuosa* auct. non Kütz.: Е. Зинова, 1940: 184. — *Cladophora fracta* auct. non Kütz.: Е. Зинова, 1928: 33; 1954b: 369.

Нити различной длины, грязно-зеленые, темно-зеленые или оливковые, неприкрепленные, спутанные или, иногда, прикрепленные. Клетки

цилиндрические, (30) 40—140 (170) мкм шир., отношение длины к ширине (1.5) 2—5 (7) : 1. Базальная клетка 200—300 мкм дл., (20) 30—40 мкм шир., отношение длины к ширине 6—10 : 1. Оболочка тонкая, до 6 мкм толщ.

Растет обычно в неприкрепленном состоянии, запутываясь среди других водорослей, на литорали и в верхней части сублиторали у поверхности воды в полузащищенных и защищенных местах. Часто встречающийся вид.

Берингово море, Командорские о-ва, Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

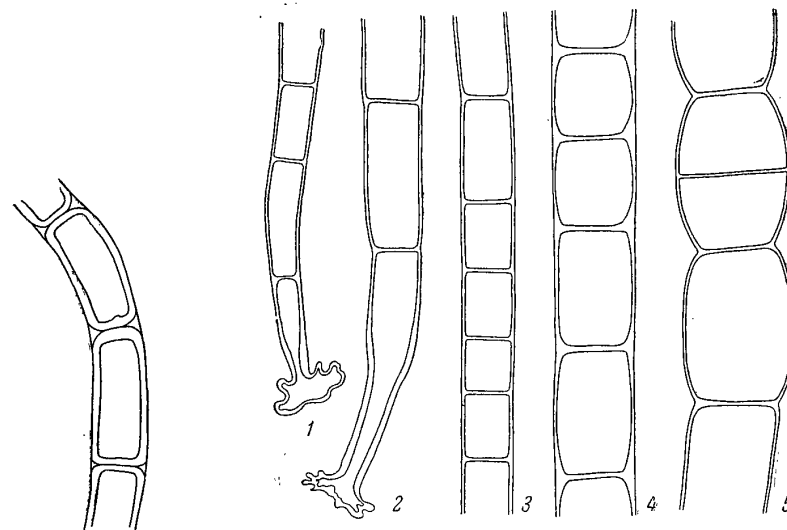


Рис. 18. *Chaetomorpha cannabina* (Aresch.) Kjellm.: 1, 2 — основание нитей, 3, 4 — средняя часть нитей, 5 — верхняя часть нитей.

Рис. 19. *Chaetomorpha linum* (Müll.) Kütz.

1, 2 — основание нитей, 3, 4 — средняя часть нитей, 5 — верхняя часть нитей.

2. *Chaetomorpha linum* (Müll.) Kütz. — Хетоморфа льняная (рис. 19, табл. IV, 1).

Kützling, 1845: 204; 1853: tab. 55; Е. Зинова, 1928: 36, pr. p.; 1954b: 369, pr. p.; Christensen, 1957: 313, fig 1, 2. — *Conferva linum* Müller in Fl. Dan. 1778: tab. 771. — *Chaetomorpha spiralis* f. *recta* Sinova (Е. Зинова), 1954b: 369, pr. p. — *Ch. crassa* auct. non Kütz.: Е. Зинова, 1928: 36, pr. p.

Нити 10—40 см дл., светло- или темно-зеленые, жесткие, прикрепленные и тогда прямостоячие или полегающие или неприкрепленные, в виде скоплений тины. Клетки в нижней части нитей цилиндрические, со слабо выраженными перетяжками в местах соединения, 200—350 мкм шир., отношение длины к ширине 1—3 : 1, оболочка толстая, 13—20 мкм. Выше клетки цилиндрические или слегка раздутые, 300—500 (700) мкм шир., отношение длины к ширине (0.5) 1—2 (3) : 1, оболочка тонкая, реже утолщенная. Базальная клетка 300—900 мкм дл., (80) 100—240 мкм шир., отношение длины к ширине 1.5—4 (6) : 1. У неприкрепленной формы одни нити могут иметь признаки верхних частей прикрепленных нитей, другие — нижних, и тогда клетки более узкие, длинные и темнее окрашены.

В сублиторали до глубины 8 м и в лужах литорали в кутах бухт, часто на песчано-галечном грунте среди *Zostera*. Растения с глубины отличаются от литоральных более жесткими и темноокрашенными нитями.

Юго-вост. Камчатка, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

3. *Chaetomorpha melagonium* (Web. et Mohr) Kütz. — Хетоморфа черноногая (рис. 20).

Kützling, 1845: 204; Kjellman, 1889: 55; Е. Зинова, 1930: 91; 1940: 183; 1954a: 269. — *Conferva melagonium* Weber et Mohr, 1804: 194, tab. 3, fig. 2; Ruprecht, 1850: 204. — *Chaeto-*

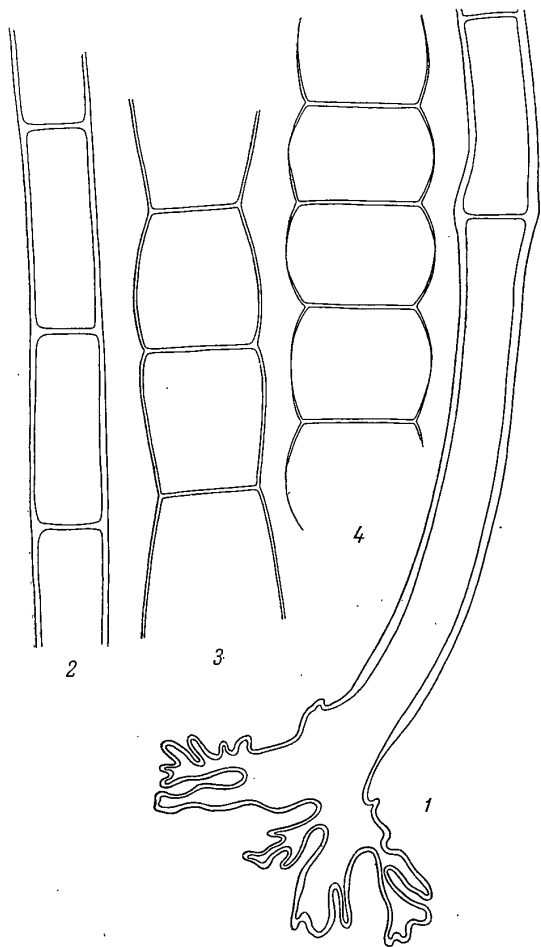


Рис. 20. *Chaetomorpha melagonium* (Web. et Mohr) Kütz.

1 — базальная клетка, 2—4 — клетки нижней, средней и верхней частей нитей.

morpha torta f. *moniliformis* Sinova (Е. Зинова), 1940: 184 (по опубликованному образцу, исключая описание и рисунок).

Нити 5—25 см дл., оливково-зеленые, грубые, прикрепленные, прямостоячие. Клетки в нижней части нитей цилиндрические, отношение длины к ширине 2—5 (7) : 1, с толстой оболочкой. Выше клетки цилиндрические или слегка эллипсоидные, более толстые и короткие, 500—900 мкм шир., отношение длины к ширине 1.5—2 (3) : 1, с более тонкой оболочкой. Плодоносящие клетки располагаются сериями. Базальная клетка 900—3000 (4000) мкм дл., (110) 160—400 мкм шир., отношение длины к ширине 6—10 : 1.

В верхней части сублиторали и в ваннах литорали на каменистом и каменисто-песчаном грунтах, часто среди ризоидов ламинариевых.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское море, Сахалин, Японское море.

4. *Chaetomorpha moniligera* Kjellm. — Хетоморфа четконосная (рис. 21).

Kjellman, 1897c: 24, tab. 4, fig. 17—23; Okamura, 1929: 15, tab. 260, fig. 1—8; Nagai, 1940: 29; Tokida, 1954: 41. — *Ch. spiralis* f. *recta* Sinova (Е. Зинова), 1928: 36, pr. p.

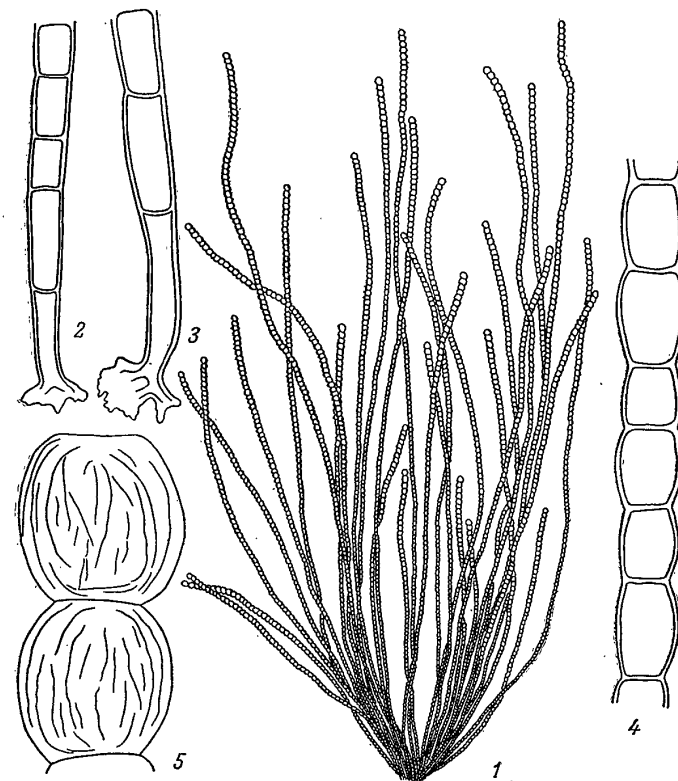


Рис. 21. *Chaetomorpha moniligera* Kjellm. (По: Okamura, 1929).

1 — внешний вид растений, 2, 3 — основание нитей, 4 — клетки средней части нити, 5 — клетки верхней части нити.

Нити 5—30 см дл., ярко- или бледно-зеленые, прикрепленные, прямостоячие или полегающие. Клетки в нижней части нитей цилиндрические, отношение длины к ширине 2—4 : 1, с оболочками (13) 25—30 (60) мкм толщ., выше укорачиваются, становятся бочонкообразными, с оболочками 5—8 мкм толщ., отношение длины к ширине 1.2—2 : 1; в верхней части почти сферические, 700—1000 (2000) мкм шир., тонкостенные, легко спадающиеся, отношение длины к ширине 1 : 1.

Растет густыми или разреженными дерновинами на литорали и в сублиторальной кайме на каменистом и илисто-песчаном грунтах в кутах и в открытых частях бухт. На мысах образует дерновины в ваннах и в расщелинах скал.

Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Примечание. Хорошо отличается от других видов бочонкообразной и сферической формой клеток, короткой базальной клеткой, тонкими клеточными оболочками и цветом слоевища.

Класс CHLOROPHYCEAE — Зеленые водоросли

Формы одноклеточные, колониальные, многоклеточные, амeboидной, монадной, пальмеллоидной, коккоидной, нитчатой и паренхимной структуры. Клетки одноядерные, многоядерные, содержащие, как правило, один осевой или пристенный хлоропласт с пиреноидами, одетые целлюлозо-пектиновой оболочкой, у низкоорганизованных одноклеточных форм голые. Клеточное деление у многоклеточных форм тесно связано с делением ядер и происходит одновременно с митозом или сразу после него.

Половой процесс — изогамия, анизогамия, оогамия, у низкоорганизованных форм отсутствует. Смена форм развития отсутствует или имеется, гетероморфная или изоморфная. Цитологический цикл диплогаплофазный; мейоз спорический, редко соматический. При гетероморфной смене форм развития зигота обычно развивается в одноклеточный спорофит, переживающий стадию покоя.

Организмы пресноводные, частично вторичноморские, наземные, почвенные.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОРЯДКОВ

- I. Слоевище одноклеточное и колониальное. Vegetативные клетки неподвижные.
 1. Протопласт монадного типа. Морские формы колониальные, сидячие, нитчатые **Tetrasporales** (с. 46).
 2. Протопласт коккоидного типа. Морские формы одноклеточные **Chlorococcales** (с. 49).
- II. Слоевище многоклеточное, нитчатое или паренхимное.
 1. Слоевище однорядно нитчатое, разветвленное или не разветвленное.
 - А. Нити не разветвленные, не дифференцированные на стелющуюся и вертикальную части.
 - а. Клетки одноядерные. Хлоропласт цельный, с 1—3 пиреноидами **Ulotrichales** (с. 54).
 - б. Клетки многоядерные. Хлоропласт сетчатый, со многими пиреноидами **Acrosiphoniales** (частично) (с. 74).
 - Б. Нити разветвленные.
 - а. Слоевище у морских представителей микроскопическое, разноритчатое, в стелющейся части нередко псевдопаренхимное, часто с волосками **Chaetophorales** (с. 58).
 - б. Слоевище макроскопическое, кустистое, с многоклеточными ризоидами в основании **Acrosiphoniales** (частично) (с. 74).
 2. Слоевище многорядно нитчатое, часто с однорядно нитчатой стадией, трубчатое, пластинчатое, мешковидное.
 - А. Хлоропласт пристенный, с 1 или несколькими пиреноидами **Ulinales** (с. 94).
 - Б. Хлоропласт осевой, с 1 центральным пиреноидом **Schizogoniales** (с. 116).

Порядок **TETRASPORALES** Lemm. — Тетраспоровые

Lemmertmann, 1915 : 21; Fott, 1972b : 4.

Слоевище одноклеточное и колониальное. Vegetативные клетки неподвижные, одетые типичной клеточной оболочкой, нередко заключенные в слизистую обертку, как исключение голые. У сидячих форм слизистые образования служат средством прикрепления к субстрату. Протопласт монадного типа, содержит 1 пристенный хлоропласт с пиреноидами, 1 ядро, сократительные вакуоли и стигму. Vegetативные клетки способны переходить в жгутиковую подвижную стадию и вести себя как репродуктивные клетки. На переднем конце клетки имеются слизистые жгутики (псевдоцилии), которые как орган движения не функционируют.

Бесполое размножение двух- и четырехжгутиковыми зооспорами и апланоспорами. Половой процесс, там, где он известен, — изогамия и анизогамия.

Организмы пресноводные, как исключение встречающиеся в водах на границе моря и суши.

Сем. PRASINOCALDACEAE Fott — Празинокладовые

Fott, 1972a : 196. — *Chlorangiaceae* auct. pr. p. — *Chlorodendraceae* auct. pr. p.

Слоевище колониальное, сидячее. Vegetативные клетки на простых или разветвленных трубчатых слизистых стебельках. Хлоропласт пристенный, чашевидный, лопастный по краю. Пиреноид 1, окруженный крахмальной обкладкой, прерывающейся на стороне, обращенной к ядру, вследствие проникновения в пиреноид выростов оболочки ядра. Стигма расположена в передней трети клетки. В клеточных стенках отсутствует целлюлоза. Репродуктивные клетки подвижные, с углублением на переднем конце, в которое погружены 2 пары жгутиков. Жгутики снабжены мастигонемами и чешуйками.

Семейство монотипное, включает 1 род.

Род PRASINOCALDUS Kuck. — Празинокладус

Kuckuck, 1894 : 261; Fott, 1972b : 97; Abbott a. Holtenberg, 1976 : 52.

Колонии древовидные или в форме простой нити, состоящие из клеток, сидящих на концах дихотомически разветвленных или неразветвленных слизистых стебельков. Стебельки трубчатые, возникающие в результате разрастания клеточных покровов. Клетки эллипсоидные, ориентированные морфологически передним концом в сторону стебелька, одиночные или по несколько вместе, последовательно заключенные в систему оболочек. Хлоропласт выстилающий заднюю часть клетки. Клетки делятся продольно с образованием двух дочерних клеток, которые остаются рядом в общей оболочке или расходятся, давая начало новым, дихотомическим ветвям в древовидной колонии, или превращаются в апланоспоры и зооспоры. Зооспоры покидают колонию, затем оседают передним концом, теряют жгутики и прорастают в новую колонию или инцистируются. Половое размножение неизвестно.

Виды морские и солоноватоводные, выдерживающие низкие концентрации солености, населяющие верхний горизонт литорали.

Примечание. Взгляды на систематическое положение рода *Prasinocladus* отличаются в настоящее время чрезвычайной пестротой. Первоначально, на основании древовидного облика колонии и развитой слизистой обертки, его связывали преимущественно с тетраспоровыми, но в последние годы все больше проявляется тенденция считать *Prasinocladus* вместе с *Platymonas* и некоторыми другими близкими к нему родами представителями самостоятельного класса *Prasinophyceae* (Chadefaud, 1960; Christensen, 1962, и др.). Выделение этого класса основывается на таких

особенностях указанных родов, как, во-первых, наличие углубления на переднем конце клетки, в которое погружены жгутики (у тетраспоровых и других зеленых водорослей у репродуктивных клеток, наоборот, жгутики располагаются на выпуклой части переднего конца), во-вторых, наличие мастигоном, а главное, чешуек на жгутиках и, в-третьих, отсутствие целлюлозы в клеточных покровах.

Классификация отдела *Chlorophyta* в целом, и в первую очередь одноклеточных и колониальных представителей, в настоящее время далека от совершенства и вряд ли может считаться естественной системой. Многие водоросли отдела остаются изученными недостаточно и неравномерно, особенно на субмикроскопическом уровне. Исследования тонкой структуры водорослей практически только начинаются, поэтому скоропалительное создание на их основе новых таксонов не вносит ясности в существующую систему, а может лишь еще более запутать ее. Выделение таксонов высокого ранга не может основываться на отдельных признаках, так как их недостаточно для суждения о филогенезе водорослей, тем более что таксономический вес этих признаков не до конца проверен. Наличие чешуек на жгутиках — один из главных критериев для выделения класса *Prasinophyceae*, но оказывается, что подобными чешуйками обладают различные представители отдела *Chlorophyta* и, наоборот, некоторые бесспорные представители *Prasinophyceae* таких чешуек лишены. Наличие или отсутствие целлюлозы пока не может служить критерием для выделения класса, так как, например, среди сифоновых водорослей есть водоросли, как имеющие целлюлозу, так и лишенные ее.

Итак, считая особенности обсуждаемых водорослей весьма интересными и важными для познания филогенетических связей водорослей, мы оставляем вслед за Фоттом (Fott, 1972b) род *Prasinocladus* в порядке *Tetrasporales* как представителя отдельного семейства *Prasinocladaceae*, которое благодаря неподвижной вегетативной фазе не может быть отнесено к монадным водорослям.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Клетки на конце неразветвленных, лишенных поперечных перегородок слизистых стебельков 1. *P. ascus*.
- II. Клетки на концах дихотомически разветвленных перегородчатых слизистых стебельков 2. *P. marinus*.

1. *Prasinocladus ascus* Prosk. — **Празинокладус сумчатый** (рис. 22).

Proskauer, 1950 : 65, fig. 1—40; Chihara, 1963 : 19, fig. 2, 3, B—D.

Колонии неразветвленные или изредка скудно разветвленные. Слизистые ножки лишенные поперечных перегородок, 0.2—0.35 (0.8) мм дл., при неблагоприятных условиях очень короткие. Клетки 19—30 мкм дл. и 8—16 мкм шир.

На камнях и раковинах в лужах верхней литорали и супралиторали. В дальневосточных морях не обнаружен, указывается в Японии и на тихоокеанском побережье Сев. Америки.

2. *Prasinocladus marinus* (Cienk.) Waern — **Празинокладус морской** (рис. 23).

Waern, 1952 : 85; Fott, 1972b : 99; Abbott a. Hollenberg, 1976 : 52. — *P. lubricus* Kuckuck, 1894 : 261; Scagel, 1966 : 24, tab. 11, fig. F—H. — *Chlorangium marinum* Cienk. (Ценковский), 1881 : 152, табл. 1, рис. 7—11.

Колонии древовидные. Слизистые ножки дихотомически разветвленные, до 250 мкм дл., разделенные поперечными перегородками на отдель-

ные камеры 12—32 мкм дл. и 6—8 мкм шир. Клетки 12—25 мкм дл. и 4—11 мкм шир.

На камнях и искусственных сооружениях в верхней части литорали, а также в аквариумах с морской водой.

В дальневосточных морях не обнаружен, указывается в Японии и на тихоокеанском побережье Сев. Америки.

Порядок CHLOROCOCCALES Marchand emend. Pascher — Хлорококковые

Pascher, 1915 : 2; Papenfuss, 1955 : 123. — *Chlorococcoidées* Marchand, 1895 : 12.

Слоевище одноклеточное или колониальное (це-нобиальное). Вегетативные клетки неподвижные, одетые типичной клеточной оболочкой, голые клетки отсутствуют. Протопласт коккоидного типа, содержит 1 пристенный или осевой хлоропласт с пиреноидами, 1 или множество ядер; свойственные жгутиковым формам органеллы отсутствуют.

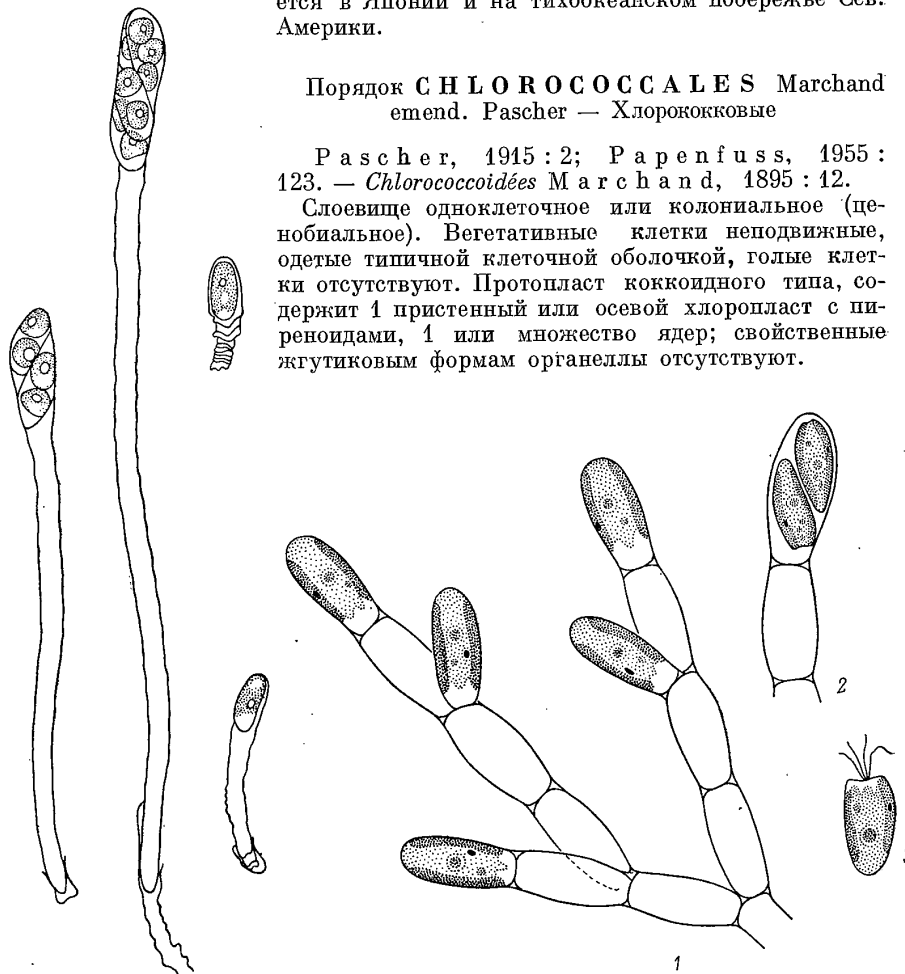


Рис. 22. *Prasinocladus ascus* Prosk.: колонии на разных стадиях развития. (По: Proskauer, 1950).

Рис. 23. *Prasinocladus marinus* (Cienk.) Waern. (По: Scagel, 1966).

1 — часть колонии, 2 — верхушка веточки с 2 клетками, 3 — зооспора.

Бесполое размножение двухжгутиковыми зооспорами, апланоспорами, автоспорами. Половой процесс, там, где он известен, — изогамия, анизогамия и оогамия.

Организмы пресноводные, наземные, очень редко морские.

Во флоре дальневосточных морей присутствует 1 семейство *Chlorochytriaceae* с 2 родами: *Codiolum* и *Chlorochytrium*.

Setchell a. Gardner, 1920b : 146. — *Planosporaceae* West, 1916 : 209.

Слоевище одноклеточное, не образующее колоний. Клетки крупные, с толстой оболочкой, часто образующей слизистый стебелек. Хлоропласт пристенный, со многими пиреноидами, ядро 1, или их много.

Известны бесполое размножение двух- или четырехжгутиковыми зооспорами и апланоспорами и половое размножение двухжгутиковыми изогаметами.

Организмы пресноводные и морские, часто эпифиты и эндофиты.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Клетки со слизистой ножкой, овальные или булавовидные, свободно живущие или эндофиты **Codiolum** (с. 50).
- II. Клетки без слизистой ножки, шаровидные или яйцевидные, всегда эндофиты **Chlorochytrium** (с. 52).

Род **CODIOLUM** Braun — Кодиолум

Braun, 1855 : 19.

Клетки одиночные, живущие свободно или в тканях водорослей, овальной или булавовидной формы. Нижняя часть клетки вытянута в короткую или длинную слизистую ножку. Хлоропласт цилиндрический, сетчатый, с 1 или несколькими пиреноидами. Зрелые клетки содержат несколько ядер.

Размножение бесполое, зооспорами, реже апланоспорами.

Морские виды рода известны как спорофитная стадия или форма роста видов *Urospora*, *Acrosiphonia*, *Ulothrix* и, возможно, других родов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Клетки свободноживущие, с более или менее длинной ножкой 1. **C. gregarium**.
- II. Клетки, живущие эндофитно, с короткой ножкой 2. **C. petrocelidis**.

1. **Codiolum gregarium** Braun — Кодиолум собранный (рис. 24).

Braun, 1855 : 20; Scagel, 1966 : 105, tab. 7, fig. F—M; tab. 8, fig. A—E.

Клетки яйцевидные или эллипсоидальные, 25—150 мкм шир., 150—500 мкм дл., в 2—3 раза короче ножки или в несколько раз длиннее. Ножка 10—50 мкм шир., длинная до 1100 мкм дл. или короткая, слабо развитая, постепенно переходящая в клетку или резко от нее отграниченная.

На камнях, часто вместе с *Urospora penicilliformis*.

Берингово море, Командорские и Курильские о-ва, Охотское и Японское моря.

Примечание. Вид является бесполой формой развития *U. penicilliformis*. Стадии *Codiolum* других видов *Urospora*, а также некоторых видов *Ulothrix* имеют подобное строение. Поскольку в литературе описано несколько свободноживущих видов *Codiolum*, а *C. gregarium* считается спорофитом *U. penicilliformis* (Jorde, 1933), логично предположить, что каждый вид *Urospora* должен иметь свою стадию *Codiolum*, имеющую

определенное строение. Однако изучение природного материала из дальневосточных морей показало, что такой связи, по-видимому, нет, так как морфология *C. gregarium* (длина ножки, форма клетки и т. п.), растущего вместе с заведомо одним видом — *U. penicilliformis*, варьирует в значительной степени.

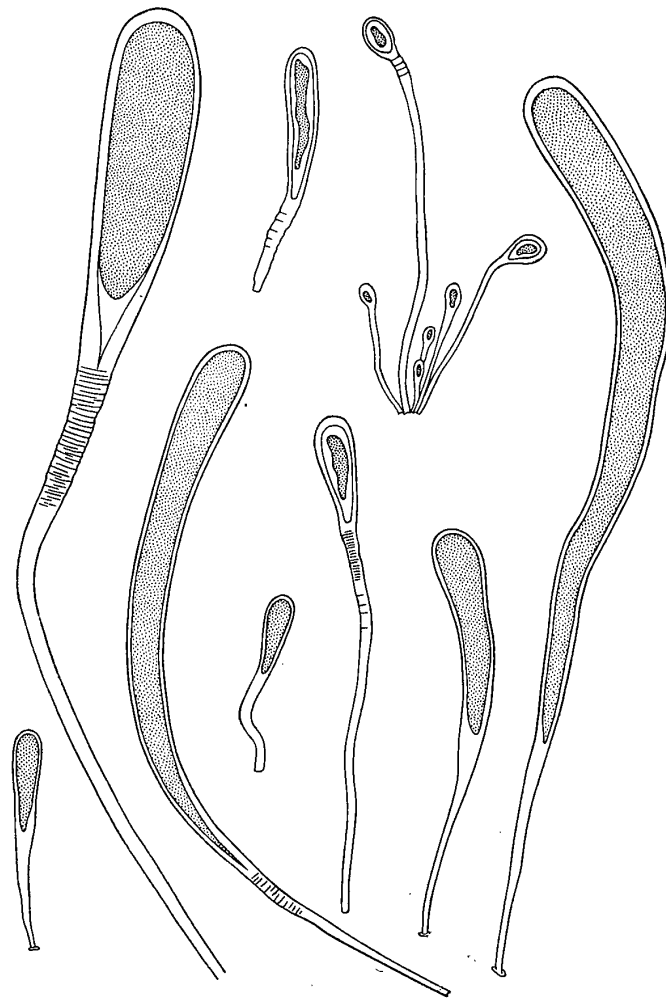


Рис. 24. *Codiolum gregarium* Braun.

2. **Codiolum petrocelidis** Kuck. — Кодиолум петроцелисовый (рис. 25).

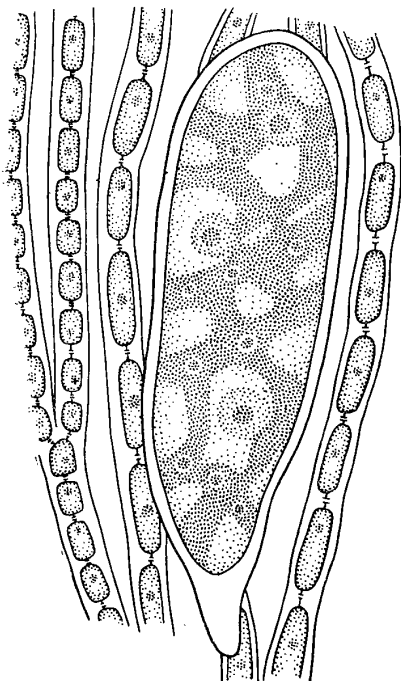
Kuckuck, 1894 : 259, fig. 27; Setchell a. Gardner, 1920b : 152; Scagel, 1966 : 106, tab. 8, fig. F, G; Abbott a. Holenberg, 1976 : 99.

Клетки яйцевидные или шаровидные, 20—50 мкм шир., 65—175 мкм дл., часто с резко суживающимся нижним концом. Ножка короткая, 25—50 мкм, нередко отсутствует.

Эндофит, растет в слоевище корковой красной водоросли *Petrocelis*.

В дальневосточных морях не обнаружен. Встречается в северных частях Атлантического и Тихого океанов.

Примечание. Как было обнаружено (Fan, 1957, 1959; Hollenberg, 1957), вид является спорофитной стадией в цикле развития *Spongomorpha* (*Acrosiphonia*) *coalita* (Rupr.) Coll. Такой же, подобный *Codiolum petrocelidis* спорофит имеет *Acrosiphonia spinescens* (= *A. arcta*) (Jónsson, 1962) и, возможно, другие виды *Acrosiphonia*.



Род **CHLOROCYTRIUM** Cohn —
Хлорохитриум

Cohn, 1872 : 102.

Клетки одиночные, живущие в тканях водорослей, крупные, шаровидные или яйцевидные, с тонкой или толстой оболочкой. Слизистая ножка отсутствует. Хлоропласт чашевидный или сетчатый, с 1 или несколькими пиреноидами. Ядро 1, или их несколько.

Размножение бесполое, четырехжгутиковыми зооспорами. Отмечено

Рис. 25. *Codiolum petrocelidis* Kuck. среди нитей красной водоросли *Petrocelis*. (По: Scagel, 1966).

также половое размножение двухжгутиковыми гаметами. Половой процесс изогамный.

Виды рода известны как самостоятельно живущие и как форма развития в жизненном цикле видов *Acrosiphonia* и *Spongomorpha*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Клетки с бородавчатым утолщением оболочки на конце, обращенном к поверхности слоевища водоросли-хозяина. Растет в пластинчатых красных водорослях 1. *Ch. inclusum*.
- II. Клетки без утолщений оболочки. Растет в корковых красных водорослях 2. *Ch. schmitzii*.

1. *Chlorochytrium inclusum* Kjellm. — Хлорохитриум погруженный (рис. 26).

Kjellman, 1883 : 320, tab. 31, fig. 8—17; Scagel, 1966 : 103, tab. 9, fig. A; Abbott a. Hollenberg, 1976 : 99, fig. 56.

Клетки шаровидные, яйцевидные или неопределенных очертаний, 30—80 мкм шир., 50—100 мкм дл., в зрелом состоянии с бородавчатым утолщением оболочки на конце, обращенном к поверхности слоевища водоросли-хозяина. Хлоропласт со многими пиреноидами. Ядра многочисленные.

В тканях пластинчатых красных водорослей (*Kallymenia*, *Turnerella*, *Gigartina*, *Rhodoglossum* и др.) на литорали и в верхнем горизонте сублиторали.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Примечание. По наблюдениям Джонсона (Jónsson, 1959), водоросль, известная как *Chlorochytrium inclusum* Kjellm., является одноклеточным спорофитом в цикле развития *Spongomorpha lanosa* (Roth) Kütz. Чихара (Chihara, 1969) нашел, что *Ch. inclusum* с тихоокеанского побережья Сев. Америки представляет собой спорофитную стадию *Acrosiphonia* sp. Поскольку род *Spongomorpha* в дальневосточных морях отсутствует, в то время как в них широко представлены *Chlorochytrium inclusum* и виды *Acrosiphonia*, можно предположить, что именно они связаны здесь как спорофит и гаметофит.

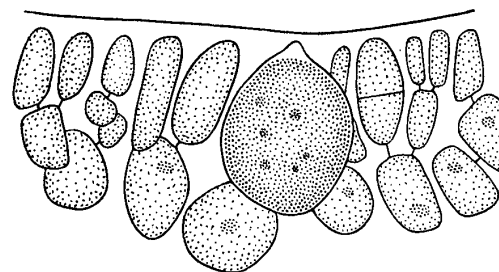


Рис. 26. *Chlorochytrium inclusum* Kjellm. в ткани *Schizymenia*. (По: Scagel, 1966).

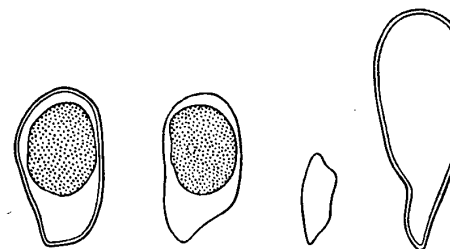


Рис. 27. *Chlorochytrium schmitzii* Rosenv. (По: Rosenvinge, 1893).

2. *Chlorochytrium schmitzii* Rosenv. — Хлорохитриум Шмитца (рис. 27). Rosenvinge, 1893 : 964, fig. 56; Setchell a. Gardner, 1920b : 149.

Клетки яйцевидные или булавовидные, до 60—90 мкм шир. и до 200—300 мкм дл., с тонкой оболочкой, без утолщения на переднем конце. Хлоропласт с 2 или более пиреноидами.

В тканях корковых красных водорослей (*Petrocelis*, *Cruoria*) и ряда других водорослей.

Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское и Японское моря.

Примечание. Вид приводится для дальневосточных морей на основании литературных указаний (Е. Зинова, 1940, 1953, 1954а, 1954б). Не исключено, что за этот вид принимались, с одной стороны, клетки *Ch. inclusum*, с другой — клетки *Codiolum petrocelidis* с неразвитой ножкой. Интересно в этой связи отметить, что в работе Сетчелла и Гарднера (Setchell, Gardner, 1920b) указывается, что тихоокеанские образцы не совсем соответствовали описанию вида (Rosenvinge, 1893) и многие характеризовались заостренным задним концом.

Borzi, 1895 : 348.

Слоевище по типу однорядной недифференцированной нити, неразветвленное. Нити неопределенной длины, легко распадающиеся на фрагменты и отдельные клетки, прикрепляющиеся к субстрату базальной клеткой или свободноживущие. Рост диффузный. Клетки одинаковые по форме и функции, за исключением верхушечной у некоторых форм и базальной у прикрепленных форм. Клетки плотно прилегающие друг к другу в нити или рыхло соединенные, расположенные в слизистом чехле или лишенные его, с тонкими или сильно утолщенными оболочками. Хлоропласт 1, пластинчатый, различной конфигурации, пристенный; пиреноиды имеются. Ядро 1, расположенное по продольной оси клетки.

Вегетативное размножение фрагментацией, путем образования пальмеллоидных стадий, акинетами. Бесполое размножение двух- или четырехжгутиковыми зооспорами, апланоспорами, гипноспорами, образующимися в любой клетке нити, кроме базальной. Половое размножение, известное только у некоторых родов, двухжгутиковыми гаметами, образующимися в клетках нитей подобно зооспорам. Половой процесс — изогамия и анизогамия. Смена форм развития, там, где она известна, гетероморфная и изоморфная. Гаметофит гаплоидный нитчатый, спорофит диплоидный, одноклеточный или нитчатый, подобный гаметофиту.

Организмы преимущественно пресноводные, наземные, в меньшей мере солоноватоводные и морские, распространенные в прибрежной зоне морей Мирового океана.

Сем. ULOTRICHACEAE Kütz. — Улотриковые

Ulotricheae Kütz. in g., 1843a : 90; 1843b : 179, 251.

См. характеристику порядка.

Во флоре дальневосточных морей семейство представлено 1 родом.

Род ULOTRICH Kütz. — Улотрик

Kütz. in g., 1833 : 517; Ramanathan, 1964 : 22; Scagel, 1966 : 26.

Нити неопределенной длины, на ранних этапах развития прикрепленные к субстрату базальной клеткой, позднее свободноплавающие. Клетки плотно прилегающие, с тонкими или незначительно утолщенными оболочками, по наружным контурам цилиндрические, иногда слегка раздутые, по внутренним — различной формы: прямоугольной, квадратной, округлой, вытянуто-овальной, почковидной, серповидной, гантелевидной. Длина клеток равна ширине, несколько больше ее или, часто, заметно меньше. Хлоропласт в форме замкнутого или незамкнутого пояса, занимающего всю длину клетки или только часть ее; пиреноидов 1 или несколько.

Вегетативное размножение частое, фрагментацией; нередко наблюдается образование акинет — шаровидных клеток с толстой оболочкой. Бесполое размножение четырехжгутиковыми зооспорами и апланоспорами, образующимися по 2—32 в клетках нитей. Среди зооспор различаются макрозооспоры с заостренным задним концом и расположенной в передней части стигмой и микрозооспоры с округлым задним концом и срединной стигмой. Половой процесс изогамный, приурочен обычно к окончанию периода активной вегетации растения. Гаметы, так же как и зооспоры, выходят через отверстие в боковой стенке клетки заключенными в общий слизистый чехол, который вскоре после освобождения гамет и спор разрушается. Зигота проходит стадию покоя и развивается в спорофит. Смена форм развития имеется, гетероморфная или изоморфная. Гаметофит гаплоидный, нитчатый; спорофит одноклеточный (шаровидный или на слизи-

стой ножке, подобный *Codiolum*) или многоклеточный, нитчатый, подобный гаметофиту. Мейоз спорический.

Виды пресноводные, реже морские. Морские виды растут на мелководье, преимущественно в условиях заметного влияния суши, распространены в морях всех широтных зон, но главным образом в холодных и умеренных водах.

Примечание. Таксономия видов *Ulothrix* основывается на таких признаках, как размеры клеток, форма хлоропласта, число пиреноидов, толщина оболочек. Неудовлетворительность этих морфологических признаков, которая обнаруживается даже при определении и разграничении сравнительно небольшого числа морских видов, заставляет искать новые видовые критерии, в частности биологические. Корнман (Kornmann, 1963, 1964) различает виды *Ulothrix* на побережье Гельгоlanda и описывает новые, опираясь на особенности размножения и циклов развития (наличие или отсутствие половых и бесполой форм развития, однодомность или двудомность половых растений, характер спор и т. п.). Однако вряд ли эти интересные сами по себе данные могут способствовать внесению ясности в систематику видов *Ulothrix*; до сих пор она остается весьма запутанной и произвольной.

В настоящем Определителе приводятся 3 вида *Ulothrix*, которые, основываясь на данных Хазена (Hazen, 1902), Коллинса (Collins, 1909), Сетчелла и Гарднера (Setchell, Gardner, 1920b), следует называть *U. pseudoflacca* Wille, *U. implexa* (Kütz.) Kütz., *U. flacca* (Dillw.) Thur. Различия между этими видами в местной флоре в целом достаточно заметны; вместе с тем степень выражения характерных для них признаков не всегда позволяет с уверенностью идентифицировать тот или иной образец *Ulothrix*. Это объясняется тем, что признаки, используемые как диагностические, варьируют в зависимости от возраста и состояния растений. У всех видов *Ulothrix* молодые нити всегда более тонкие и постепенно утолщаются по мере роста и с переходом в стадию размножения. На начальных этапах роста нити происходит интенсивный рост клеток в длину, тогда как на более поздних клеточные деления учащаются и клетки становятся короче. В результате этого в молодых нитях *Ulothrix* независимо от видовой принадлежности относительная длина клеток (отношение длины к ширине) всегда больше, чем в зрелых нитях. У последних более длинные клетки сохраняются в нижней части нитей, так как зона интенсивного роста располагается преимущественно в средних и верхних частях нитей. Форма хлоропласта, видимая с поверхности, зависит во многом от его местоположения и потому легко меняется при разных условиях освещения и т. п. Учитывая изменчивость диагностических признаков, определение этих видов следует вести на достаточно полном материале, содержащем растения на разных стадиях развития.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Пиреноид 1. Клетки 8—25 (45) мкм шир. Оболочка тонкая.
 1. Клетки (6) 8—12 (15) мкм шир. Длина клеток равна ширине или несколько больше ее 1. *U. implexa*.
 2. Клетки (10) 15—22 (45) мкм шир. Длина клеток равна ширине или меньше ее 2. *U. pseudoflacca*.
- II. Пиреноидов 2—3. Клетки (10) 20—45 (70) мкм шир. Оболочка грубая.
 - Длина клеток заметно меньше ширины 3. *U. flacca*.

1. *Ulothrix implexa* (Kütz.) Kütz. — Улотрик перепутанный (рис. 28).
Kütz. in g., 1849 : 349; 1852 : tab. 94, fig. 2; Hazen, 1902 : 153, tab. 24, fig. 1, 2; Collins, 1909 : 185; Setchell a. Gardner, 1920b : 283. — *Hormidium implexum* Kütz. in g., 1847 : 177.

Нити (6) 8—12 (15) мкм шир. Клетки по внутренним контурам квадратные или прямоугольные, оболочки тонкие, до 3 мкм толщ., отношение длины к ширине 1—2 (3) : 1; клетки, длина которых меньше ширины, встречаются реже и в целом не характерны. Плодоносящие клетки почти не отличаются по толщине и форме от вегетативных. Хлоропласт в форме незамкнутого цилиндра, часто неправильных очертаний, выемчато-лопастный по продольному краю, занимающий всю длину клетки или только часть ее. Пиреноид 1, некрупный, плохо различимый.

В верхних горизонтах пологой защищенной литорали, предпочитает условия эстуариев и лиманов. Встречается редко.

Берингово и Японское моря.

Примечание. Отличается от *U. pseudoflacca* тонкими нитями, более длинными клетками и характерной выемчато-лопастной формой хлоропласта. Не исключено, что *U. implexa* и *U. pseudoflacca* являются всего лишь формами одного вида.

2. *Ulothrix pseudoflacca* Wille — Улотрикс ложноповислый (рис. 29, табл. IV, 6, 7).

Wille, 1901a : 22, tab. 2, fig. 64—81; Setchell a. Gardner, 1920b : 285, tab. 9, fig. 6.

Нити (10) 15—22 (45) мкм шир., длинные, прямые или несколько закрученные. Клетки по внутренним очертаниям квадратной, прямоугольной, вытянуто-овальной, серповидной и гантелевидной формы, отношение длины к ширине в молодых и нижних частях нитей 1—2 : 1, у большинства вегетативных клеток и клеток в стадии размножения (0.3) 0.5—1 : 1. Оболочки тонкие или утолщенные до 5 (12) мкм. Хлоропласт цилиндрический или, реже, в форме незамкнутого пояса, занимающий всю длину клетки. Пиреноид 1, крупный, четко различимый, расположенный сбоку или в середине хлоропласта.

На литорали и в верхнем горизонте сублиторали в кутовых и открытых частях бухт в загрязненных и чистых водах, на различных грунтах.

Берингово и Охотское моря, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море. В южных районах преимущественного развития достигает в холодное время года.

3. *Ulothrix flacca* (Dillw.) Thur. — Улотрикс повислый (рис. 30).

Thuret in Le Jolis, 1863 : 56; Wille, 1901a : 18, tab. 1, fig. 54—57; tab. 2, fig. 58—63; Collins, 1909 : 185; Setchell a. Gardner, 1920b : 284. — *Conferva flacca* Dillwyn, 1802—1809 : tab. 49.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1895 : n° 17; 1903 : n° 1123.

Нити (10) 20—45 (70) мкм шир., короткие или длинные, часто в стадии размножения сильно закрученные. Клетки по внутренним очертаниям прямоугольной, вытянуто-овальной, палочковидной, серповидной формы, заметно укороченные, 10—30 мкм шир., отношение длины к ширине в вегетативных и плодоносящих нитях преимущественно 0.5—0.2 : 1. Оболочки 4—8 (15) мкм толщ., четкие, относительно грубые. Хлоропласт чаще в форме хорошо выраженного незамкнутого пояса, занимающего всю клетку. Пиреноиды четко различимые, расположенные в один ряд поперек хлоропласта по (1) 2—3 (4) в клетке.

На литорали и в верхних горизонтах сублиторали на песчано-галечном и каменистом грунтах с признаками заиления, чаще в условиях опреснения и загрязнения. Встречается редко.

Берингово и Охотское моря, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Примечание. Отличается от *U. pseudoflacca* более толстыми нитями, укороченными, вытянутыми в ширину клетками, формой хлоропласта, который, как правило, имеет вид четко различимого незамкнутого пояса, и числом пиреноидов. Однако эти различия не являются абсолют-

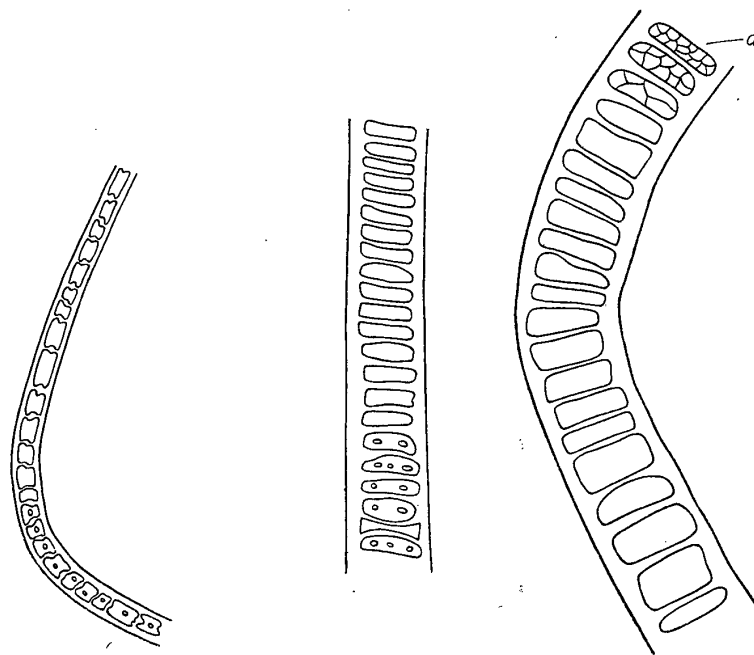


Рис. 28. *Ulothrix implexa* (Kütz.) Kütz.

Рис. 30. *Ulothrix flacca* (Dillw.) Thur.

a — фертильные клетки.

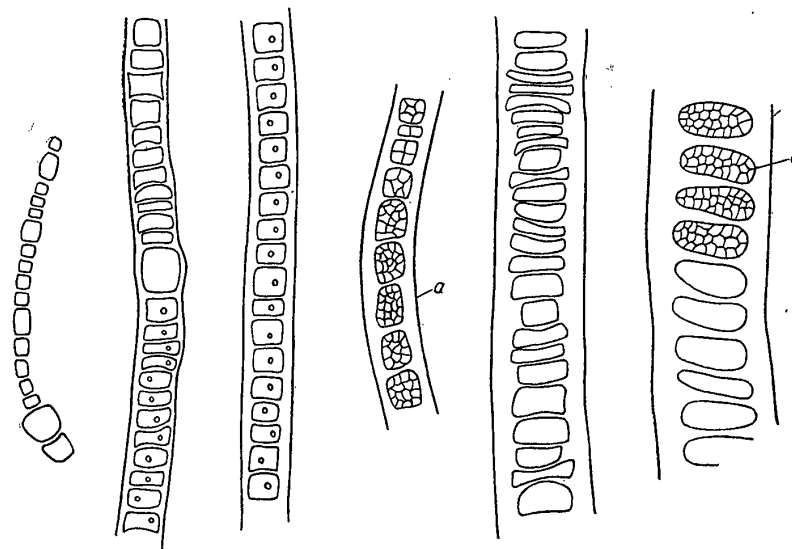


Рис. 29. *Ulothrix pseudoflacca* Wille.

a — фертильные клетки.

ными, так как 1) толщина относительно молодых нитей *U. flacca* не превышает размеров, свойственных *U. pseudoflacca*, 2) у *U. pseudoflacca* встречаются нити, особенно в стадии размножения, размеры и форма клеток которых такие же, как у *U. flacca*, 3) в молодых нитях *U. flacca* нередко в клетке содержится только 1 пиреноид.

Данные о распространении взяты в основном из литературы. В изученных коллекциях представлен материал только из залива Креста (Берингово море). Не исключено, что нередко за *U. flacca* принимались растения *Urospora penicilliformis*, имеющие уплощенные короткие клетки.

Порядок СНАЕТОРНОРАLES Wille — Хетофоровые

Wille, 1901b : 13.

Слоевище по типу однорядных разветвленных нитей, разноритчатое, дифференцированное на стелющиеся по субстрату и вертикальную систему нитей. Разноритчатое строение выражено не всегда полно; как вертикальная, так и стелющаяся части могут быть слабо развитыми или отсутствовать совсем, что приводит к многообразию форм слоевища. Нити свободно разветвленные или, у стелющихся форм, часто образующие более или менее плотную псевдопаренхимную структуру. Рост диффузный и апикальный. Клетки одинаковые по форме и функции или дифференцированные на крупные в главных ветвях и более мелкие — в боковых, с тонкими или заметно утолщенными, специфически построенными оболочками. Подавляющее большинство представителей имеет на слоевище волоски или щетинки двух типов: у одних это сильно вытянутые и лишенные содержимого конечные клетки веточек, у других выросты самой оболочки. Хлоропласт 1, пристенный, пластинчатый, различной конфигурации, с 1 или несколькими пиреноидами, и только изредка встречаются многочисленные, неправильно дисковидные хлоропласты без пиреноидов. Ядро 1, расположенное по продольной оси клетки, изредка их несколько.

Вегетативное размножение фрагментацией, акинетами, гипноспорами и путем образования пальмеллоидных стадий. Бесполое размножение двух- или четырехжгутиковыми зооспорами и апланоспорами, образующимися в любой вегетативной клетке или в специальных спорангиях. Половое размножение неподвижными двух- или четырехжгутиковыми гаметами, образующимися подобно зооспорам в любых или специальных клетках. Половой процесс — изогамия, анизогамия, реже оогамия. Смена форм развития изоморфная или гетероморфная. Спорофит подобен гаметофиту или одноклеточный.

Организмы в подавляющем большинстве пресноводные или наземные, только небольшое число вторично упрощенных форм проникает в море. Встречаются в морях всех широт.

В порядке несколько семейств, во флоре дальневосточных морей представлено 1.

Сем. СНАЕТОРНАСЕАЕ (Harv.) De Toni et Levi — Хетофоровые

De Toni et Levi, 1888 : 171. — *Chaetophoroideae* Harvey, 1841 : 10, 121.

Слоевище стелющееся, разноритчатое или вертикальное с редуцированной стелющейся частью. Стелющиеся формы нитчатые, свободно разветвленные или псевдопаренхимные, одно- или многослойные. Вертикальные формы свободно разветвленные, часто дифференцированные на длинные и короткие веточки, при слабом развитии стелющейся части прикрепляющиеся ризоидами; у некоторых форм все слоевище заключено в слизь. Клетки неправильно цилиндрические, с тонкими оболочками. Волоски одно- или многоклеточные, у стелющихся эндофитных форм могут отсут-

ствовать. Хлоропласт — цельная или изрезанная по краю пластинка, часто расположенная пояском по экватору клетки.

Бесполое размножение двух- или четырехжгутиковыми зооспорами и апланоспорами, образующимися в обычных вегетативных клетках, кроме терминальных и ризоидных. Зооспоры одного размера, или среди них различаются микро- и макрозооспоры. Половой процесс — изогамия, редко анизогамия. Смена форм развития изоморфная.

Единственное семейство порядка, имеющее морских представителей. Последние в подавляющем большинстве стелющиеся формы, ведущие эпифитный, эндофитный и эндозоидный образ жизни.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Слоевище макроскопическое, свободноживущее. Нити собраны в слизистые колонии шаровидной или распростерто бугорчатой формы. Вертикальные нити хорошо развиты **Chaetophora** (с. 60).
- II. Слоевище микроскопическое, растущее на растениях и животных. Нити свободные или образующие псевдопаренхимную структуру. Вертикальные нити редуцированные или отсутствуют.
 1. Слоевище только из свободных нитей, не образующее псевдопаренхимы.
 - A. Нити глубоко проникающие в ткань хозяина. Конечные клетки яйцевидные или веретеновидные **Endophyton** (с. 64).
 - B. Нити распростертые по поверхности субстрата или в поверхностных тканях хозяина, не проникающие вглубь. Конечные клетки не отличаются заметно от остальных.
 - a. Нити извилистые, ветвящиеся под прямым углом, слагающиеся в сетчатую структуру **Pseudodictyon** (с. 63).
 - б. Нити неправильно разветвленные, не слагающиеся в сетчатую структуру.
 - а. Нити более или менее радиально расходящиеся. Волоски отсутствуют **Entocladia** (частично) (с. 65).
 - б. Нити неопределенно расходящиеся. Волоски, как правило, имеются.
 - + Волоски прямые, отходят от специальных конических клеток, часто расположенных группами **Bolbocoleon** (с. 61).
 - ++ Волоски прямые, отходят от верхушки конических клеток коротких вертикальных нитей **Acrochaete** (с. 62).
 - +++ Волоски часто спирально скрученные в основании, отходят сбоку от обычных вегетативных клеток **Phaeophyla** (с. 63).
 2. Слоевище из свободных нитей и псевдопаренхимы.
 - A. Нити 1—3-рядные, срастающиеся боковыми веточками в сетчатую структуру, местами в псевдопаренхиме **Zygomitus** (с. 69).
 - B. Нити однорядные, не срастающиеся, часто радиально расходящиеся от псевдопаренхимы.
 - a. Волоски отсутствуют **Entocladia** (частично) (с. 65).
 - б. Волоски имеются, прямые, отходящие сбоку от клеток стелющихся нитей **Ectochaete** (с. 68).
 3. Слоевище только псевдопаренхимное, компактное, дисковидное, подушковидное или корковидное.
 - A. Слоевище дисковидное, всегда однослойное. Клетки в середине слоевища вертикально вытянутые **Pringsheimiella** (с. 70).
 - B. Слоевище дисковидное или подушковидное, однослойное по краю и многослойное в середине.

- а. Клетки в многослойной части расположенные вертикальными рядами. Краевые клетки базального слоя заметно не отличаются от остальных.
 α. Ризоиды отсутствуют *Pseudulvella* (с. 71).
 β. Ризоиды имеются, проникающие в субстрат *Pseudopringsheimia* (с. 70).
 б. Клетки в многослойной части (2—3 слоя) не собранные в вертикальные ряды. Краевые клетки базального слоя вытянутые в длину, клиновидные *Ulvella* (с. 73).
 в. Слоевище корковидное, в виде компактных скоплений неправильно разветвленных нитей с ризоидными выростами по краю *Pseudendoclonium* (с. 73).

Род **CHAETOPHORA** Schrank — Хетофора

Schrank, 1783 : 124.

Слоевище макроскопическое, образующее шаровидные или неправильно бугорчатые колонии из разветвленных нитей, радиально расходящихся

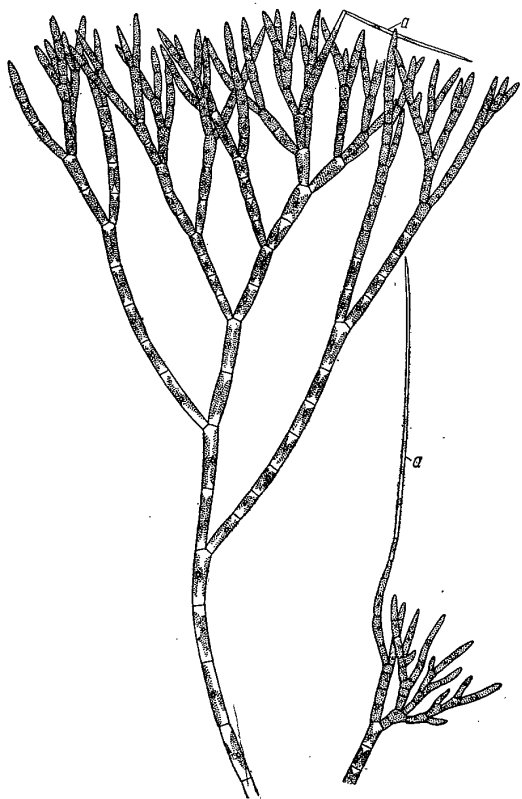


Рис. 31. *Chaetophora elegans* (Roth) Ag.: части слоевища. (По: Hazen, 1902).
 а — волосок.

от пальмеллоидного основания и заключенных в эластичную студенистую субстанцию, благодаря которой колония имеет определенную форму. Нити повторно, часто дихотомически разветвленные, собранные пучками

на вершине. Конечные клетки нитей заостренные, часто несущие многоклеточные волоски. Хлоропласт с 1 или несколькими пиреноидами.

Четырехжгутиковые зооспоры и двухжгутиковые гаметы образуются в клетках верхушечных веточек, акинеты — в любых клетках нитей.

Виды пресноводные, случайно встречаются на границе моря и суши в солоноватой воде.

1. *Chaetophora elegans* (Roth) Ag. — Хетофора изящная (рис. 31).

Agardh, 1812 : 42; Kützinger, 1853 : tab. 20, fig. 1; Hazen, 1902 : 211, tab. 37. — *Rivularia elegans* Roth, 1802 : 269.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1903 : n° 1026.

Слоевище 1—10 мм в диам., распростертое, мелкобугорчатое, относительно мягкое. Главные нити радиально расходящиеся, дихотомически и трихотомически разветвленные; боковые веточки отходящие поперечно, односторонние и дихотомически, собранные в щитковидные пучочки на вершине, часто с волосками. Клетки главных нитей цилиндрические, (6) 8—10 (13) мкм шир., отношение длины к ширине 3—10 : 1, клетки конечных веточек более узкие, цилиндрические, 4—7 мкм шир. или бочковидные, 8—13 мкм шир., отношение длины к ширине 1—3 : 1. Апоикальные клетки заостренные.

Найден в верхнем горизонте литорали в каменистых ямах с солоноватой водой.

Японское море.

Род **BOLBOCOLEON** Pringsh. — Больбоколеон

Pringsheim, 1862 : 2; Huber, 1892 : 308.

Слоевище микроскопическое, из стелющихся, редко и неправильно разветвленных нитей и отходящих от них одиночных клеток или групп клеток, ориентированных вверх и несущих волоски. Клетки нитей неопределенных очертаний, горизонтально овальные, неправильно округлые, часто раздутые или удлиненные на одном конце; специальные клетки, несущие волоски, более мелкие, конические или луковиче-

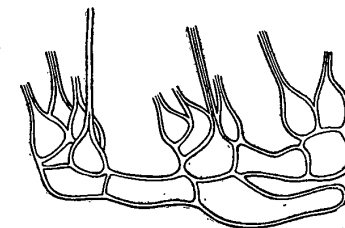


Рис. 32. *Bolbocoleon piliferum* Pringsh.: часть слоевища с клетками, несущими волоски.

образные, с редуцированным хлоропластом или бесцветные, часто с утолщенной оболочкой, которая переходит в волосок. Волоски прямые, длинные, толстостенные в нижней части. Хлоропласт перфорированный, с несколькими пиреноидами.

Известно только бесполое размножение. Четырехжгутиковые зооспоры образуются в любых клетках слоевища, кроме несущих волоски.

Эпифиты или эндофиты, в коровом слое крупных с рыхлым слоевищем бурых и красных водорослей, в прибрежной части моря.

1. *Bolbocoleon piliferum* Pringsh. — Больбоколеон волосконосный (рис. 32).

Pringsheim, 1862 : 2, tab. 1; Huber, 1892 : 308, tab. 13, fig. 8—12.

Клетки стелющихся нитей без волосков, 12—25 мкм шир., 15—75 мкм дл.; клетки, несущие волоски, 14—25 (40) × 14—30 (40) мкм. Волоски 4—8 мкм шир. Клетки в стадии размножения крупнее вегетативных.

Эндофит в межклетниках *Punctaria*, *Sphaerotrichia* и других водорослей, на литорали и в верхней части сублиторали.

Сахалин, Японское море.

Примечание. Род *Bolbocoleon* часто встречается вместе с *Acrochaete* и близок к последнему по строению. Не исключено, что это формы роста или фазы в цикле развития одного и того же таксона. Однако имеющиеся в литературе данные (Kermarrec, 1970) о разном числе хромосом в клетках *A. repens* и *Bolbocoleon piliferum* и отсутствие каких-либо точных данных о конспецифичности этих видов заставляют рассматривать их традиционно как отдельные таксоны.

Род *ACROCHAETE* Pringsh. — Акрохете

Pringsheim, 1862: 8; Huber, 1892: 306.

Слоевище микроскопическое, из свободно стелющихся, неправильно разветвленных коротких нитей. Боковые веточки короткие, из нескольких клеток или в форме не отделенных перегородкой клеточных выростов.

Клетки неопределенных очертаний, с прямыми или извилистыми боковыми стенками. Волоски прямые, образуются на вершине конечных клеток вертикальных веточек как утолщение и вырост оболочек, реже отсутствуют. Хлоропласт занимает всю поверхность клетки, с 1 или несколькими пиреноидами.

Зооспоры двухжгутиковые, образующиеся в конечных клетках боковых веточек, лишенных волосков. Половое размножение с достоверностью неизвестно.

Эпифиты или эндофиты, в коровом слое крупных бурых и, реже, красных водорослей, в прибрежной части моря.

1. *Acrochaete repens* Pringsh. — Акрохете ползучий (рис. 33).

Pringsheim, 1862: 8, tab. 2, fig. 1—9; Huber, 1892: 306, tab. 13, fig. 1—7.

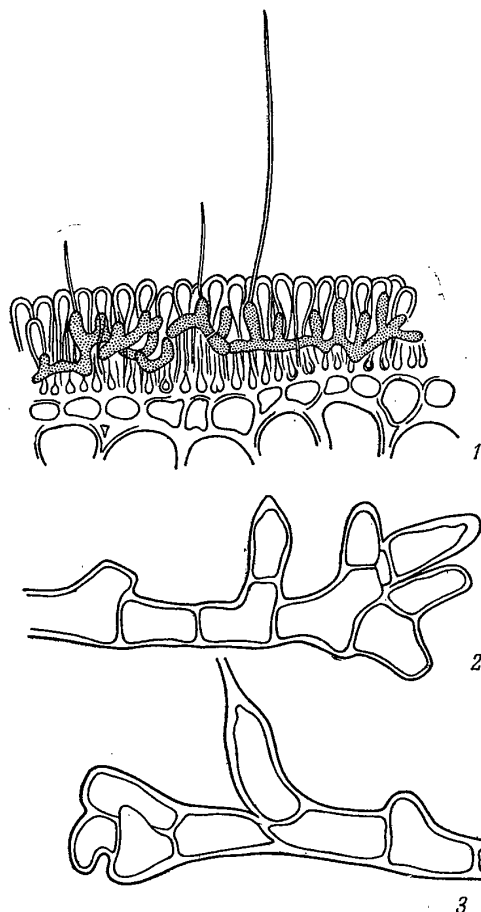


Рис. 33. *Acrochaete repens* Pringsh.

1 — нити с волосками в ткани *Chorda* (по: Huber, 1892), 2, 3 — части нитей.

Клетки стелющихся нитей 7—14 мкм шир., вертикальных — до 20 мкм; отношение длины к ширине 2—5 (7): 1. Конечные клетки с утолщенной на вершине оболочкой или с волосками.

Эндофит, в межклетниках коровых клеток *Punctaria* и других бурых водорослей, вместе с *Bolbocoleon piliferum*.

Японское море.

Род *PHAEOPHYLA* Hauck — Феофила

Hauck, 1876: 57.

Слоевище микроскопическое, из свободных, неправильно разветвленных стелющихся нитей; вертикальные нити отсутствуют. Клетки неправильно цилиндрические, с ровными или извилистыми боковыми стенками. Волоски прямые или извилистые, часто спирально скрученные в основании, очень длинные, нечленистые, отходящие по 1—3 сбоку от клетки как вырост оболочек. Хлоропласт неправильно лопастный по краю, с несколькими пиреноидами.

Размножение только бесполое, зооспоры четырехжгутиковые, известны апланоспоры. Спорангии крупнее вегетативных клеток.

Эпифиты, эндофиты, эпизойды и эндозойды, не проникающие глубоко в ткани хозяина.

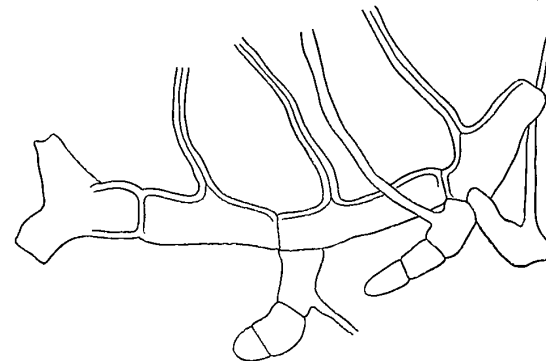


Рис. 34. *Phaeophyla dendroides* (Crouan) Batt.

1. *Phaeophyla dendroides* (Crouan) Batt. — Феофила древовидная (рис. 34).

Batters, 1902: 13; Hamel, 1930—1931: 27, fig. 7, A—C; Taylor, 1957: 51; tab. 2, fig. 4—5. — *Ph. floridearum* Hauck, 1876: 56; 1885: 464, fig. 200. — *Ochlochaete dendroides* Crouan, 1867: 128.

Слоевище обильно разветвленное. Клетки цилиндрические, часто с неровными стенками, 9—40 мкм шир., 15—50 (80) мкм дл. Волоски длинные, прямые или извилистые, по 1 (3) на клетке. Спорангии цилиндрические или слегка раздутые, 30—85×16—40 мкм.

Эпифит и эндофит в поверхностных тканях морских трав. Сахалин.

Род *PSEUDODICTYON* Gardn. — Псевдодиктион

Gardner, 1909: 374; Setchell a. Gardner, 1920b: 293.

Слоевище микроскопическое, из свободных, стелющихся и вертикальных нитей. Стелющиеся нити извилистые, ветвящиеся под прямым углом, слагающиеся в виде сети. Вертикальные ветви короткие, 2—3-клеточные, с более крупными верхушечными клетками, отходящие почти от каждой клетки горизонтальных нитей в срединной части слоевища. Клетки цилиндрические. Волоски отсутствуют. Хлоропласт с 1 пиреноидом.

Размножение неизвестно.

Эндофиты, среди коровых клеток водоросли-хозяина.

Примечание. Род установлен по виду, строение клеток и размножение которого неизвестны. По строению слоевища весьма близок к *Entocladia*, единственное заметное различие заключается в сетевидной структуре слоевища у *Pseudodictyon*.

1. *Pseudodictyon geniculatum* Gardn. — Псевдодиктион коленчатый (рис. 35).

Gardner, 1909 : 374, tab. 14, fig. 5, 6; Collins, 1909 : 283, fig. 120; Setchell a. Gardner, 1920b : 293, tab. 11, fig. 5, 6.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1910 : n° 1628.

Клетки стелющихся нитей 2—7 мкм шир., отношение длины к ширине 2—3 : 1, конечные клетки вертикальных нитей 8—12 мкм шир.

В коровой ткани различных пластинчатых водорослей, особенно ламинариевых и делессериевых.

Курильские о-ва, Сахалин.

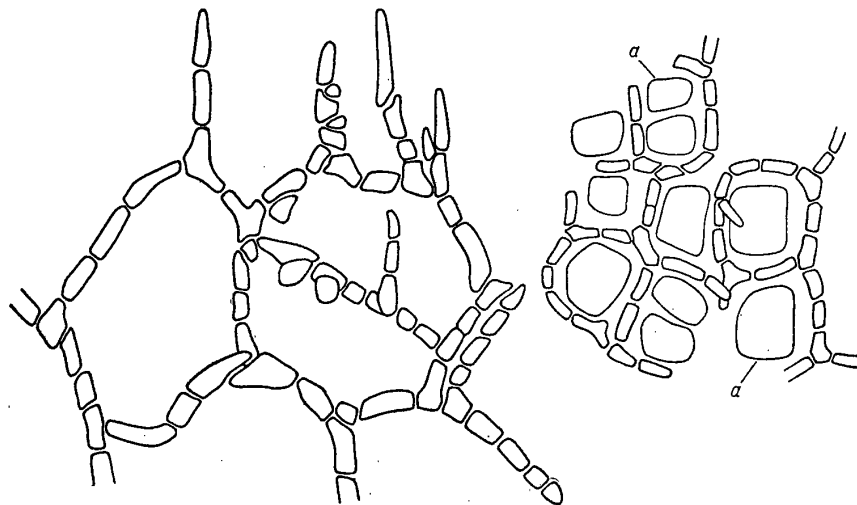


Рис. 35. *Pseudodictyon geniculatum* Gardn.

a — клетки водоросли-хозяина.

Род *ENDOPHYTON* Gardn. — Эндофитон

Gardner, 1909 : 371; Setchell a. Gardner, 1920b : 292.

Слоевище микроскопическое, из рыхло расположенных, неправильно разветвленных горизонтальных и вертикальных нитей; вертикальные нити ориентированы перпендикулярно поверхности водоросли-хозяина. Клетки цилиндрические; конечные клетки вертикальных нитей яйцевидные или веретеновидные. Волоски отсутствуют. Хлоропласт поясковидный, с 1 пиреноидом.

Двухжгутиковые зооспоры и двухжгутиковые гаметы образуются в конечных клетках вертикальных нитей.

Эндофиты, пронизывающие кору и проникающие глубоко в медуллярные ткани водорослей-хозяев.

1. *Endophyton ramosum* Gardn. — Эндофитон ветвистый (рис. 36).

Gardner, 1909 : 372, tab. 14, fig. 3, 4; Setchell a. Gardner, 1920b : 292, tab. 11, fig. 3, 4.

Нити скудно разветвленные внутри и более густо у поверхности тканей водоросли-хозяина, извилистые. Клетки цилиндрические или искривленные, 3—8 мкм шир., отношение длины к ширине 2—8 : 1. Конечные клетки 5—12 мкм шир., веретеновидные, с заостренной вершиной в молодом состоянии, или яйцевидные.

В тканях красных и бурых водорослей, особенно гигартиновых.

Берингово море.

Род *ENTOCLADIA* Reinke — Энтокладия

Reinke, 1879 : 476. — *Endoderma* Lagerheim, 1883 : 74. — *Endoderma* sect. *Entocladia* Huber, 1892 : 316.

Слоевище микроскопическое, только из стелющихся нитей. Нити неправильно разветвленные, свободные, часто более или менее радиально расходящиеся или вторично образующие компактную однослойную псевдопаренхиму. Клетки различных очертаний, прямоугольные, многоугольные, удлинённые в зоне роста (по периферии слоевища) и почти изодиаметрические в середине. Волоски отсутствуют. Хлоропласт с 1 или несколькими пиреноидами.

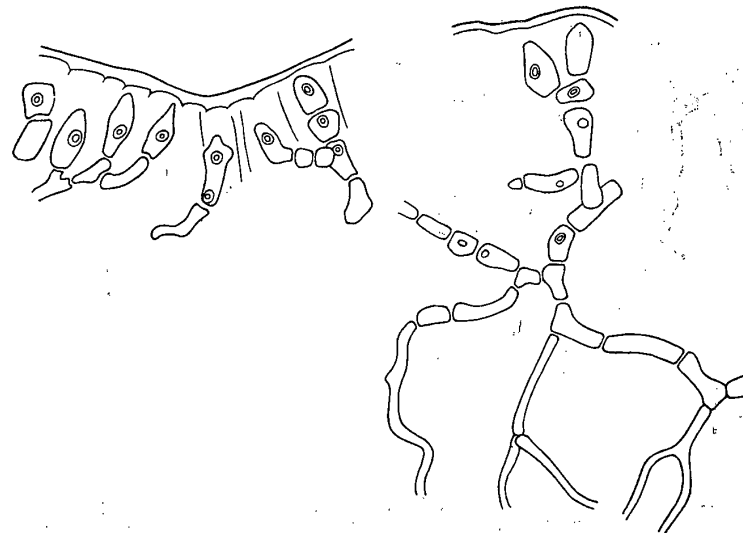


Рис. 36. *Endophyton ramosum* Gardn.

Известны акинеты, образующиеся в клетках, расположенных ближе к центру слоевища. Зооспоры четырехжгутиковые, образующиеся в любой недифференцированной клетке слоевища, которая при этом округляется и увеличивается в размерах. Половой процесс, по-видимому, изогамный; двухжгутиковые гаметы образуются как зооспоры.

Преимущественно морские эндофиты и эндозойды, реже эпифиты, во внешних оболочках зеленых, бурых и красных водорослей, морских трав, а также на гидроидах, мшанках, раковинах моллюсков.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Нити свободные, не образующие паренхимы.
 1. Нити длинные, обильно разветвленные, (3) 6—8 (14) мкм шир. Преимущественно на зеленых и красных водорослях 1. *E. viridis*.
 2. Нити короткие, простые или слабо разветвленные, (5) 8—10 (15) мкм шир. Преимущественно на бурых водорослях 2. *E. wittrockii*.
- II. Нити свободные по краю и образующие псевдопаренхиму в середине слоевища.
 1. Клетки 4—7 (12) мкм шир., пиреноид 1 3. *E. flustrae*.
 2. Клетки 9—17 (25) мкм шир., пиреноидов 2—3 4. *E. pterosiphoniae*.

1. *Entocladia viridis* Reinke — Энтокладия зеленая (рис. 37).
Reinke, 1879: 476, tab. 6, fig. 6—9; Setchell a. Gardner, 1920b: 289; Abbott a. Hollenberg, 1976: 64, fig. 18. — *Endoderma viride* Lagerheim, 1883: 74; Hamel, 1930—1931: 38, fig. 13, A, B.

Нити обильно разветвленные, ориентированные во всех направлениях, реже радиальные, свободные, не образующие псевдопаренхимы даже при плотном расположении. Клетки многоугольные, часто неправильно раздутые, лопастные, искривленные, (3) 6—8 (14) мкм шир., отношение длины к ширине (1) 2—4 (6) : 1, конечные клетки нитей более сильно вытянутые. Пиреноидов 1 (2).

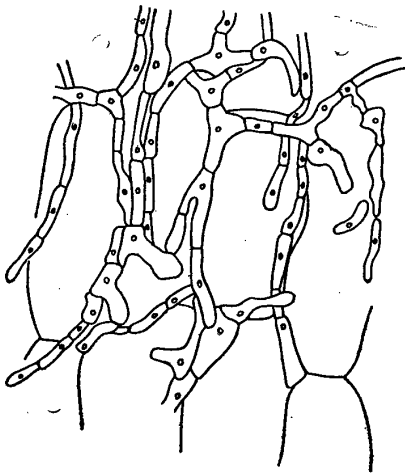


Рис. 37. *Entocladia viridis* Reinke. (По: А. Зинова, 1967).

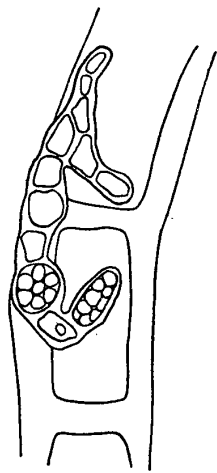


Рис. 38. *Entocladia wittrockii* Wille в слоевище *Ectocarpus*. (По: Wille, 1880).

Во внешних оболочках различных водорослей, преимущественно зеленых (*Cladophora*, *Chaetomorpha*) и красных.

Берингово и Охотское моря, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

2. *Entocladia wittrockii* Wille — Энтокладия Виттрока (рис. 38).
Wille, 1880: 3, tab. 1. — *Endoderma wittrockii* Lagerheim, 1883: 75; Hamel, 1930—1931: 39, fig. 13, C, D. — *Ectochaete wittrockii* (Wille) Kylin, 1938: 72; 1949: 37, fig. 38B; А. Зинова, 1967: 26, рис. 8Б.

Нити короткие, простые или слабо разветвленные, свободные или прилегающие друг к другу боковыми сторонами. Клетки почти цилиндрические, 5—15 мкм, преимущественно около 9 мкм шир., отношение длины к ширине 1—2 : 1. Пиреноид 1.

Эндофит, преимущественно в оболочках нитчатых бурых водорослей (*Pylaiella*, *Ectocarpus*, *Elachista*).
Охотское море.

Примечание. Отличается от *E. viridis* более короткими и слабо разветвленными нитями, более крупными размерами и правильной формой клеток и преимущественным произрастанием в оболочках нитчатых бурых водорослей. Вид неопределенного систематического положения. Кюлин (Kylin, 1938), обнаружив на водоросли, построенной по типу *E. wittrockii*, щетинки, перевел этот вид в род *Ectochaete*, несмотря на то

что он отличается от остальных видов *Ectochaete* размерами клеток и количеством пиреноидов. У ряда авторов (Hamel, 1930—1931; А. Зинова, 1967) он приводится как не имеющий волосков. Можно предположить, что образование щетинок происходит не всегда, а лишь в определенных условиях, и тогда этот признак не может рассматриваться как родовой. В данном Определителе по наличию 1 пиреноида в клетке этот вид помещается в род *Entocladia*. По размеру клеток он также ближе к роду *Entocladia*, чем к *Ectochaete*.

3. *Entocladia flustrae* (Reinke) Batt. — Энтокладия флюстровая (рис. 39).

Batters, 1902: 14; Hamel, 1930—1931: 44, fig. 14, C. — *Epicladia flustrae* Reinke, 1889a: 86; 1889b: 31, tab. 24, fig. 5—9.



Рис. 39. *Entocladia flustrae* (Reinke) Batt. (По: Reinke, 1889b).

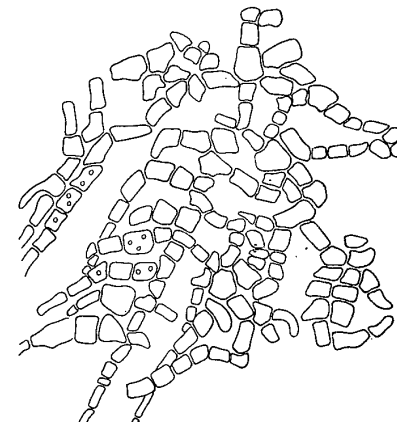


Рис. 40. *Entocladia pterosiphoniae* Nagai.

Нити короткие или длинные, обильно разветвленные, радиально расходящиеся, образующие в центре псевдопаренхимную структуру. Клетки почти квадратные или неправильно четырехугольные, 4—7 (12) мкм шир., почти изодиаметрические, одинаковой формы и размеров по всему слоевищу. Оболочки тонкие. Пиреноид 1.

Эндозоид, в хитиновых оболочках гидроидов, мшанок и т. п.

Берингово море.

4. *Entocladia pterosiphoniae* Nagai — Энтокладия птеросифоновая. (рис. 40).

Nagai, 1940: 22, tab. 1, fig. 16, 17.

Нити короткие, состоящие из нескольких клеток или длинные, обильно двусторонне неправильно разветвленные, ориентированные в разных направлениях или радиально расходящиеся; псевдопаренхимные участки рыхлого строения, часто с просветами между клетками. Клетки многоугольные, лопастные, неправильно раздутые по периферии слоевища, удлинено-цилиндрические, изогнутые или искривленные, в псевдопаренхиме более короткие и широкие, 9—17 (25) мкм шир., отношение длины к ширине 1—2 : 1, в конечных клетках нитей 5—7 : 1. Пиреноидов (1) 2—3 (4).

Эндофит, во внешних оболочках *Pterosiphonia*, *Rhodomela* и других красных водорослей.

Командорские и Курильские о-ва, Японское море.

Примечание. Этот вид занимает обособленное место среди других видов *Entocladia*. Общей морфологией, сравнительно крупными клетками, наличием нескольких пиреноидов в клетке он больше тяготеет к видам рода *Ectochaete*. Последний был выделен как секция рода *Endoderma* (Huber, 1892 : 319), а позднее как самостоятельный род (Wille, 1909 : 79) по наличию нескольких пиреноидов в клетке, а также наличию щетинок. В изученном материале щетинки обнаружены не были, и только поэтому вид *E. pterosiphoniae* оставлен в роде *Entocladia*. Вместе с тем наблюдения в культуре (Yarish, 1975) показывают, что наличие или отсутствие щетинок в значительной мере зависит от возраста культуры, состава среды и т. п. и не может поэтому служить родовым признаком. В старой культуре в среде, лишенной нитратов и фосфатов, образование щетинок отмечалось и у *Entocladia viridis*. По-видимому, правильнее было бы формы с более крупными клетками и несколькими пиреноидами выделить в род *Ectochaete* независимо от наличия или отсутствия щетинок. Однако среди эндофитных и эпифитных хетофоровых существует целая группа родов, принцип выделения которых не до конца ясен, граница между которыми определена нечетко, размножение и развитие которых неизвестны. Поэтому любые таксономические перестройки в этой группе водорослей целесообразно производить лишь в результате изучения сразу всех, а не отдельно взятых родов.

Род **ЕСТОХАЕТЕ** (Huber) Wille — Эктохете

Wille, 1909 : 79. — *Endoderma* sect. *Ectochaete* Huber, 1892 : 319.

Слоевище микроскопическое, только из стелющихся нитей. Нити обильно разветвленные, свободные, на отдельных участках образующие однослойную псевдопаренхиму. Ветвление преимущественно двустороннее,

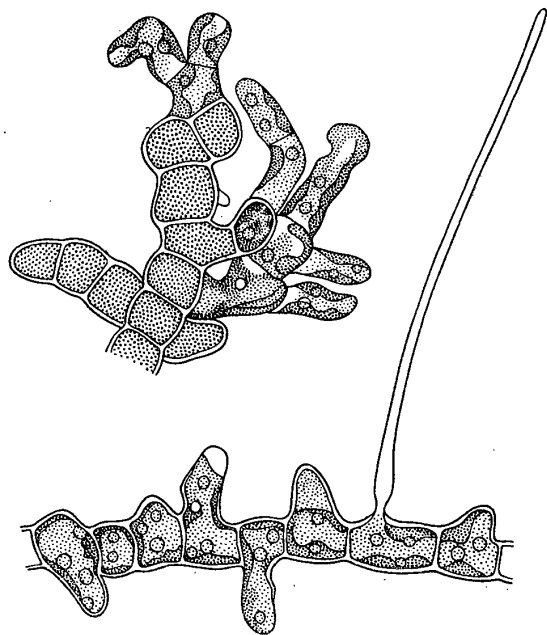


Рис. 41. *Ectochaete leptochaete* (Huber) Wille. (По: Huber, 1892).

моноподиальное или, реже, дихотомическое. Клетки различных, часто неопределенных очертаний. Волоски обильные или редкие, длинные или короткие, отходящие сбоку от обычных вегетативных клеток как вырост

оболочки. Хлоропласт в виде цельной или рассеченной пластинки, пиреноидов 1 или несколько.

Зооспоры двухжгутиковые, образуются в обычных, но более крупных клетках слоевища. Половой процесс — изогамия и анизогамия, гаметы образуются так же, как и зооспоры.

Виды морские и пресноводные, эндофиты, во внешних оболочках других водорослей.

1. *Ectochaete leptochaete* (Huber) Wille — Эктохете тонкощетиный (рис. 41).

Wille, 1909 : 79, fig. 39, A—D; Hamel, 1930—1931 : 28, fig. 8, D, E; Kulin, 1949 : 36, fig. 38A. — *Endoderma leptochaete* Huber, 1892 : 319, tab. 15, fig. 1—9.

Клетки 5—15 мкм шир., 10—30 мкм дл., более вытянутые в свободных нитях и почти изодиаметрические на псевдопаренхимных участках. Волоски обильные, длинные, слегка раздутые и перетянутые в основании. Пиреноидов 2—3. Спорангии с утолщенной, на верхушке клювообразной оболочкой.

Эндофит, в оболочках зеленых и бурых водорослей.

В дальневосточных морях не обнаружен. Распространен в морях бореальной зоны.

Род **ZYGOMITUS** Born. et Flah. — Зигомитус

Bornet et Flahault, 1889 : 160; Wille, 1909 : 91.

Слоевище микроскопическое, только из стелющихся нитей. Нити однорядные, позднее, в результате продольных и косых делений, преобразующиеся в 2—3-рядные нити и однослойную псевдопаренхиму, обильно раз-

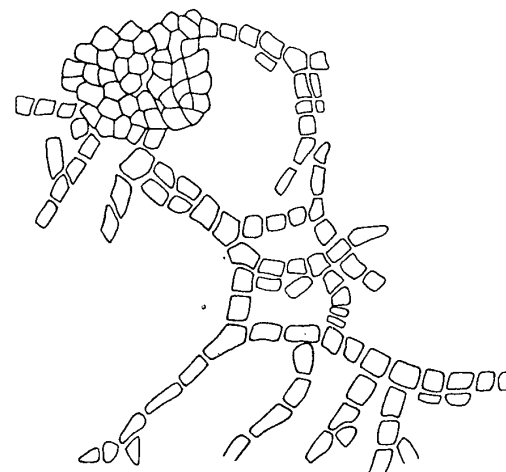


Рис. 42. *Zygomitrus reticulatus* Born. et Flah.

ветвленные, ориентированные в разных направлениях, смыкающиеся посредством боковых веточек и приобретающие тем самым сетчатую структуру с ячейками разного размера и конфигурации. Клетки неправильно четырехугольные, разделенные часто косыми перегородками. Пиреноид 1. Волоски отсутствуют.

Размножение неизвестно.

Монотипный род.

1. *Zygomitrus reticulatus* Born. et Flah. — Зигомитус сетчатый (рис. 42).

Bornet et Flahault, 1889 : 160, tab. 8, fig. 1—4. — *Entocladia codicola* auct. non S. et G.: Виноградова, 1973 : 33.

Нити длинные, ориентированные в разных направлениях в оболочках вокруг клеток водоросли-хозяина, отходящие часто под прямым углом друг к другу и образующие густую сеть: паренхимные участки неопределенных или округлых очертаний. Клетки 4—6 (8) мкм шир., отношение длины к ширине 1—1.5 (2) : 1. Хлоропласт занимает всю поверхность клетки или только среднюю часть ее.

Эндифит, во внешних оболочках *Phycodrys*, *Ulva* и других водорослей. Берингово море, Сахалин.

Примечание. Род обнаруживает сходство, с одной стороны, с родом *Entocladia*, с другой — с родом *Internoretia*. От первого он отличается более определенно выраженной паренхимной структурой, наличием многорядных участков нитей и соединением нитей в сетчатую структуру, от второго — однослойным строением и менее правильной формой паренхимных участков.

Род PRINGSHEIMIELLA Höhn. — Прингсхеймиелла

Höhnel, 1920 : 97. — *Pringsheimia* Reinke, 1888 : 241.

Слоевище микроскопическое, стелющееся, в форме псевдопаренхимной дисковидной пластины, всегда однослойное. Краевые клетки уплощенные, радиально расположенные, горизонтально вытянутые, часто клиновидные, центральные клетки цилиндрические или яйцевидные, вытянутые в высоту, беспорядочно расположенные. Волоски отсутствуют или изредка встречаются на молодых слоевищах. Хлоропласт занимает всю видимую поверхность клетки. Пиреноидов 1 (2).

Гаметы и зооспоры четырехжгутиковые, образуются в центральных клетках слоевища. Гаметофит отличается от спорофита более рыхлым расположением клеток.

Морские эпифиты и эпизоиды.

1. *Pringsheimiella scutata* (Reinke) Marschew. — Прингсхеймиелла щитовидная (рис. 43).

Marschewianka, 1924 : 42; Schmidt u. Petrack in Schmidt, 1935 : 29. — *Pringsheimia scutata* Reinke, 1888 : 241; 1889b : 33, tab. 25; Hamel, 1930—1931 : 46, fig. 18C.

Слоевище дисковидное или неправильных очертаний, у старых растений до 1—2 мм в диам. Клетки по краю пластины уплощенные, неправильно прямоугольные или клиновидные, часто вильчато рассеченные на вершине, заметно вытянутые в длину, 12—18 (25) мкм дл., 4—11 мкм шир. Клетки в середине пластины вытянутые в высоту, 11—20×6—11 мкм (на вертикальном разрезе), спорангии более крупные, с поверхности почти изодиаметрические, до 38 мкм дл., 22 мкм шир. Пиреноид 1, в длинных краевых клетках иногда их 2.

На различных водорослях, травах, гидроидах.

Японское море.

Род PSEUDOPRINGSHEIMIA Wille — Псевдопрингсхеймия

Wille, 1909 : 88; Setchell a. Gardner, 1920b : 299.

Слоевище микроскопическое, подушковидное, из стелющихся и вертикальных нитей, псевдопаренхимное, многослойное. Стелющаяся часть однослойная, из плотно соединенных, радиально расходящихся нитей с верхушечным ростом, снабженных короткими ризоидами, проникающими в ткани хозяина. Вертикальные нити простые или, редко, разветвленные, плотно прилегающие друг к другу, отходящие от всех клеток базаль-

ного слоя, за исключением периферических. Волоски отсутствуют. Пиреноид 1.

Спорангии преимущественно терминальные, на вертикальных нитях. Половое размножение неизвестно.

Морские эпифиты.

Примечание. Один из сомнительных родов хетофоровых. Единственным признаком, отличающим этот род от других, особенно от *Pseudulvella*, является наличие ризоидов. Вместе с тем в настоящее время очень мало известно о размножении и развитии этих родов.

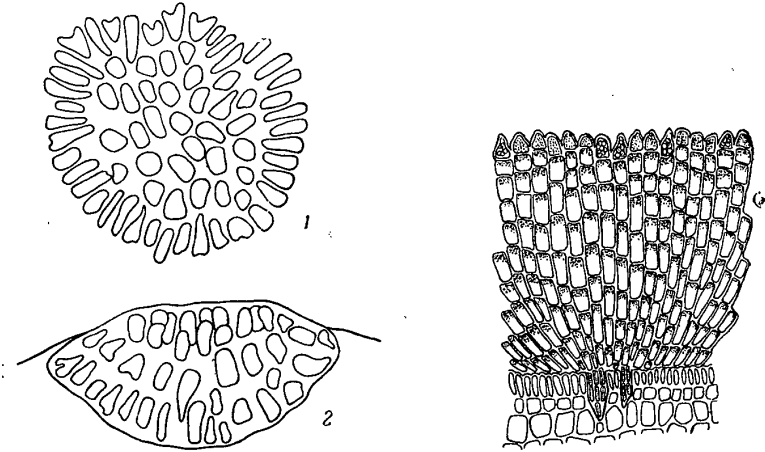


Рис. 43. *Pringsheimiella scutata* (Reinke) Marschew.

1 — вид сверху, 2 — вид сбоку.

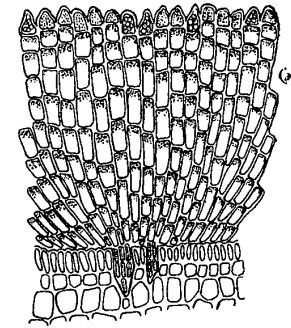


Рис. 44. *Pseudopringsheimia apiculata* S. et G.: вертикальный срез через слоевище. (По: Setchell, Gardner, 1920b).

1. *Pseudopringsheimia apiculata* S. et G. — Псевдопрингсхеймия остроконечная (рис. 44).

Setchell a. Gardner, 1920a : 297, tab. 22, fig. 1, 2; 1920b : 299, tab. 17, fig. 1, 2; Abbott a. Hollenberg, 1976 : 61, fig. 13.

Слоевище в начале роста полусферическое, позднее неправильно подушковидное, до 2—3 мм в диам., 100—160 мкм толщ. Вертикальные нити 8—12 мкм шир, состоящие из 9—12 цилиндрических или слегка бочонковидных клеток. Конечные клетки нитей от конических до остроконечных. Ризоиды собраны в пучки конической формы.

Эпифит, на крупных бурых водорослях.

В дальневосточных морях не обнаружен. Широко распространен на тихоокеанском побережье Сев. Америки.

Примечание. От близкого вида *P. confluens* (Rosenv.) Wille отличается формой и размерами конечных клеток вертикальных нитей. У *P. apiculata* они более короткие, несколько раздутые, с четко выраженным остроконечным выростом на вершине.

Род PSEUDULVELLA Wille — Псевдоульвелла

Wille, 1909 : 90.

Слоевище микроскопическое, из стелющихся и вертикальных нитей, дисковидное, псевдопаренхимное, однослойное по краю и многослойное в средней части, лишенное ризоидов. Краевые клетки расположены вертикально, в многослойной части клетки собраны в вертикальные ряды. Волоски отсутствуют.

Зооспоры четырехжгутиковые, образуются в поверхностных клетках в середине слоевища. Половое размножение неизвестно.

Эпифиты и эпизоиды, обитающие в морских и пресных водах.

П р и м е ч а н и е. Сомнительный род. Отличия его от рода *Ulvella* весьма неопределенны. Был выделен как имеющий одноядерные клетки и четырехжгутиковые зооспоры, так как считалось, что для *Ulvella* характерны многоядерные клетки и двухжгутиковые зооспоры. Однако позднее было найдено, что типовой вид *Ulvella* — *U. lens* имеет 1 ядро, кроме того, имеются подобные *Ulvella* виды, имеющие четырехжгутиковые споры.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Базальный слой отчетливо нитчатого строения.
 1. Нити базального слоя рыхло соединенные . . . 1. *P. prostrata*.
 2. Нити базального слоя плотно соединенные . . . 2. *P. consociata*.
- II. Базальный слой псевдопаренхимного строения . . . 3. *P. applanata*.

1. *Pseudulvella prostrata* (Gardn.) S. et G. — Псевдоульвелла стелющаяся (рис. 45).

Setchell a. Gardner, 1920a : 295; 1920b : 297, tab. 11, fig. 1, 2. — *Ulvella prostrata* Gardner, 1909 : 373, tab. 14, fig. 1, 2.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1910 : n° 1629.

Слоевище 2—3 мм в диам., 2—3-слойное в середине. Нити базальной части плотно расположенные в центре и свободные по краю слоевища, плотно прикрепленные к субстрату, разветвленные, 6—7 мкм шир., одинаковой ширины по всей длине. Клетки изодиаметрические в центре слоевища и вытянутые в длину в 1.5—2.5 раза на периферии.

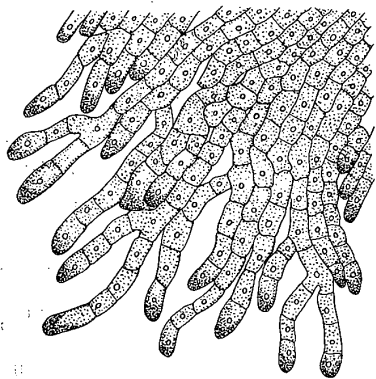


Рис. 45. *Pseudulvella prostrata* (Gardn.) S. et G.: часть слоевища с поверхности. (По: Setchell, Gardner, 1920b).

Эпифит, на *Iridaea*, Сахалин.

2. *Pseudulvella consociata* S. et G. — Псевдоульвелла объединенная. Setchell a. Gardner, 1920a : 296, tab. 24, fig. 4—6; 1920b : 297, tab. 19, fig. 4—6.

Слоевище до 100—140 мкм толщ., многослойное в середине. Базальные нити беспорядочно и плотно расположенные. Клетки вертикальных нитей 7—10 мкм шир., цилиндрические или слегка неправильной формы, отношение длины к ширине 1—2 : 1.

Эпизоид, на раковинах моллюсков.

В дальневосточных морях не обнаружен. Распространен на тихоокеанском побережье Сев. Америки.

1. *Pseudulvella applanata* S. et G. — Псевдоульвелла уплощенная. Setchell a. Gardner, 1920a : 295; 1920b : 298; Abbott a. Hollenberg, 1976 : 61, fig. 10.

Слоевище до нескольких миллиметров в диаметре, многослойное, 45—55 мкм толщ. Базальный слой псевдопаренхимного строения. Клетки

вертикальных нитей изодиаметрические, четырехугольные, 6—7.5 мкм в диам., расположенные четкими вертикальными рядами.

Эпизоид, образует ярко-зеленые пятна на раковинах *Littorina*.

В дальневосточных морях не обнаружен. Распространен на тихоокеанском побережье Сев. Америки.

П р и м е ч а н и е. Отличается от других видов рода мелкими клетками и псевдопаренхимным слоевищем, в базальном слое которого нельзя проследить радиально расходящихся нитей.

Род *ULVELLA* Croan — Ульвелла

Croan, 1859 : 288.

Слоевище микроскопическое, стелющееся, псевдопаренхимное, дисковидное, однослойное по краю слоевища и 2—3-слойное в середине. Краевые клетки, особенно у молодых растений, радиально расходящиеся, вытянутые горизонтально, часто клиновидной формы. Клетки в середине слоевища беспорядочно расположенные, с поверхности почти изодиаметрические, в многослойной части не собранные в вертикальные ряды или образующие нечеткие короткие вертикальные нити. Волоски отсутствуют. Пиреноид 1 или отсутствует.

Двухжгутиковые (и четырехжгутиковые) зооспоры образуются как в краевых, так и в центральных клетках.

Морские (и пресноводные?) эпифиты и литофиты.

1. *Ulvella lens* Croan — Ульвелла линзообразная (рис. 46).

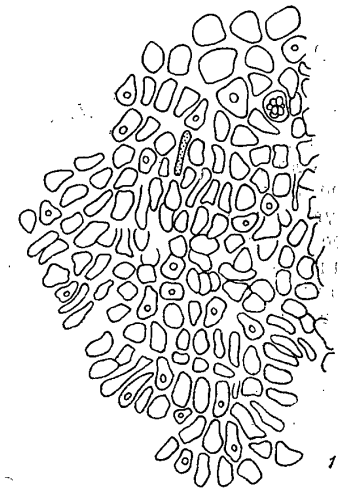
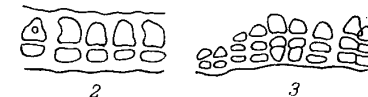


Рис. 46. *Ulvella lens* Croan.

1 — часть слоевища с поверхности, 2, 3 — часть слоевища на вертикальном срезе. (По: Celan).



Croan, 1859 : 288, tab. 22E, fig. 25—28; Huber, 1892 : 294, tab. 11, fig. 4—6; Collins, 1909 : 286, fig. 102.

Слоевище дисковидное, до 1.5 мм в диам., клетки по краю слоевища прямоугольные и клиновидные, вильчато разделенные, 10—30 × 3—5 мкм, в середине слоевища почти изодиаметрические, 5—15 мкм в диам. Пиреноид 1 или отсутствует.

На камнях, раковинах, водорослях.

В дальневосточных морях не обнаружен. Широко распространенный в boreальных морях вид.

Род *PSEUDENDACLONIUM* Wille — Псевдоэндоклоний

Wille, 1901a : 29.

Слоевище микроскопическое, корковидное, псевдопаренхимное, неправильных очертаний, образованное короткими, густо разветвленными нитями, ориентированными горизонтально и вертикально, одно- и многослойное, с очень короткими одно- или многоклеточными ризоидоподоб-

ными выростами по краю, часто напоминающее колонии *Pleurococcus*. Волоски отсутствуют. Пиреноид 1.

Известны четырехжгутиковые зооспоры и акинеты. Морские эпифиты и литофиты.

1. *Pseudendoclonium submarinum* Wille — Псевдоэндоклониум подводный.

Wille, 1901a : 29, tab. 3, fig. 101—134; Collins, 1909 : 284.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1903 : n° 1124.

Клетки неправильно округлые или угловатые, 5—9 мкм шир.

На камнях, деревянных сооружениях и водорослях у уреза воды, на поверхности субстрата, частично проникая внутрь.

В дальневосточных морях не обнаружен. Часто отмечается в северных частях Атлантического и Тихого океанов.

Порядок ACROSIPHONIALES Jónsson —
Акросифониевые

Jónsson, 1962 : 249.

Слоевище многоклеточное, по типу однорядной нити, неразветвленное или разветвленное, прикрепленное, дифференцированное на стелющуюся и вертикальную системы нитей. Стелющаяся часть развита менее вертикальной и представлена протонемой на ранних стадиях развития слоевища, а также многоклеточными ризоидами, служащими органом прикрепления и вегетативного размножения, у некоторых форм редуцированная. Вертикальное слоевище у разветвленных форм состоит из ветвей неограниченного и ограниченного роста. Рост апикальный и интеркалярный (диффузный). Клетки цилиндрические, плотно соединенные, одинаковые по форме, кроме конечных клеток ветвей ограниченного роста, с тонкими или утолщенными оболочками. Хлоропласт 1, пристенный, цилиндрический, цельный в молодых клетках и вторично перфорированный, сетчатый в сформировавшихся клетках. Пиреноиды многочисленные. Ядро в клетках проростков 1, в клетках сформировавшихся слоевищ их много, реже 1.

Вегетативное размножение акинетами, путем прорастания стелющихся нитей и ризоидов, а также фрагментацией — отделением и последующим прорастанием частей слоевища и отдельных клеток. Бесполое размножение четырех- и двухжгутиковыми зооспорами и апланоспорами. Половое размножение двухжгутиковыми гаметами; половые растения, как правило, двудомные. Половой процесс изогамный или анизогамный. Гаметы и зооспоры образуются в любой клетке слоевища, кроме ризоидных и апикальных, и выходят через одну пору в боковой стенке клетки. Характерна гетероморфная смена форм развития, при которой макроскопические нитчатые растения являются гаметофитом, а спорофит микроскопический, одноклеточный, типа *Codiolum* или *Chlorochytrium*. Смена форм развития сопровождается диплогаплофазным цитологическим циклом, мейоз происходит перед образованием зооспор в одноклеточном спорофите. Смена форм развития не всегда обязательна, одна из форм может вторично редуцироваться. Если при слиянии гамет не происходит слияния ядер, зигота прорастает снова в нитчатое слоевище и смена форм развития становится изоморфной.

Организмы только морские, широко распространены в прибрежной полосе морей. Характерны для холодных и умеренных вод Мирового океана.

Порядок содержит единственное семейство с 3 родами.

Сем. ACROSIPHONIACEAE Jónsson — Акросифониевые

Jónsson, 1959 : 1567; 1962 : 249.

См. характеристику порядка.

В дальневосточных морях СССР семейство представлено 2 родами: *Urospora* и *Acrosiphonia*. Род *Spongomorpha*, распространенный в северных морях Атлантического океана, здесь не обнаружен.

Примечание. До недавнего времени роды *Urospora*, *Spongomorpha* и *Acrosiphonia* помещались, как правило, вместе с родами *Chaetomorpha* и *Cladophora* в сем. *Cladophoraceae* (Feldmann, 1938; Fritsch, 1956; Scagel, 1966, и др.). Основанием для этого служили сходная морфология (неразветвленные и кустисто разветвленные нити) и многоядерные (в большинстве случаев) клетки. После всестороннего сравнительного изучения всех названных родов (Jónsson, 1962 и др.) стало совершенно очевидно, что между родами *Urospora*, *Spongomorpha* и *Acrosiphonia*, с одной стороны, и *Chaetomorpha*, *Rhizoclonium*, *Cladophora* — с другой, существуют принципиальные различия, на основании которых первые три рода выделяются в отдельное семейство (*Acrosiphoniaceae*) и порядок (*Acrosiphoniales*), близкие к порядку *Ulotrichales* (Jónsson, 1959, 1962). Все три рода составляют несомненно единую группу. Они характеризуются гетероморфной сменой форм развития, наличием протонемы на ранних стадиях развития, своеобразным строением оболочек (которое выражается в отсутствии истинной целлюлозы и преобладании пектиновых веществ, а также в том, что вещество мембраны лишено ориентации), сплошным цилиндрическим, в разной мере перфорированным хлоропластом, полипирамидальными пиреноидами, тенденцией к многоядерности, обитанием в морских условиях.

Корнман, изучая особенности размножения и развития этих родов, отделяет род *Urospora* от двух остальных и помещает его в отдельное семейство *Codiolaceae* Den Hartog и в отдельный порядок *Codiolales* (Kornmann, 1965), отличающийся от *Acrosiphoniales* неразветвленным слоевищем, наличием зооспор с заостренным задним концом и преимущественным размножением бесполом путем. Поскольку признаки сходства, свидетельствующие о родстве этих трех родов (Jónsson, 1962), преобладают над признаками различия (Kornmann, 1965), выделение для рода *Urospora* отдельного семейства и порядка вряд ли в настоящее время целесообразно, точно так же несколько односторонним и искусственным представляется выделение в отдельный класс *Codiolophyceae* порядков *Ulotrichales*, *Monostomatales*, *Codiolales* и *Acrosiphoniales* только на том основании, что в цикле развития их представителей присутствует одноклеточная бесполовая форма развития.

С открытием гетероморфной смены форм развития у *Urospora*, *Acrosiphonia* и *Spongomorpha* выяснилось, что их спорофитные стадии до сих пор фигурировали в литературе как отдельные виды и роды, при этом гаметофит и спорофит вследствие резких различий в строении оказывались не только в разных семействах, но и в разных порядках. В настоящее время такое положение создает целую номенклатурную проблему. Существуют сторонники объединения ранее существующих названий по приоритету. Так, на основании того, что *Urospora penicilliformis* связана с *Codiolum gregarium* как гаметофит и спорофит, Сильва (Silva, 1957a) создает новую комбинацию *C. penicilliforme* (Roth) Silva. Джонсон (Jónsson, 1962) в отличие от Сильвы предлагает ввести принцип мультиномиальной номенклатуры, например *Spongomorpha lanosa*—*Chlorochytrium inclusum*. Предлагаемые изменения названий далеко не всегда можно расценивать как удачные и правильно отражающие положение в природе. Сложность этой номенклатурной проблемы состоит в том, что та или иная водоросль, наряду с тем, что она является формой развития в жизненном цикле того или иного вида, может существовать самостоятельно и в таком случае отрицать ее самостоятельность как таксона преждевременно. Кроме

того, не всегда какая-то одна форма развития имеет строго определенную, соответствующую ей другую форму развития. Стадия *Codiolum* характерна для видов *Urospora*, *Acrosiphonia*, *Ulothrix*. В этом случае комбинации, подобные той, что произвел Сильва, представляют собой номенклатурный нонсенс. Таким образом, пока окончательно не выяснен вопрос о взаимоотношении водорослей, которые могут быть формами развития в одном и том же жизненном цикле, целесообразно оставлять их под установившимися родовыми и видовыми названиями. А это влечет за собой необходимость условно оставить одноклеточные формы в том месте системы, в котором они до сих пор находились в качестве таксономически самостоятельных организмов (см. порядок *Chlorococcales*, сем. *Chlorochytriaceae*).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Слоевище нитчатое, не разветвленное. Ризоиды одноклеточные *Urospora* (с. 76).
 II. Слоевище кустистое, разветвленное, ветви отходят от боковой стенки клеток основной оси. Ризоиды многоклеточные, длинные, многочисленные *Acrosiphonia* (с. 81).

Род UROSPORA Aresch. — Уроспора

Areschoug, 1866: 15.

Слоевище нитчатое, неразветвленное, нити заметно утолщающиеся от основания к верхушке. Ризоиды тонкие, нечленистые, отходящие от нескольких клеток в основании слоевища, расположенные снаружи нитей или под наружной их оболочкой. Рост преимущественно интеркалярный. Клетки цилиндрические, более или менее раздутые до бочонковидных, особенно в верхней части нитей, по внутренним контурам квадратные или удлиненно-прямоугольные. Хлоропласт более или менее перфорированный, с ровными или неровными краями, занимающий всю клетку или, реже, только часть ее. Пиреноиды многочисленные, в молодых клетках по 2—4, разбросанные по всему хлоропласту. Ядра многочисленные.

Вегетативное размножение фрагментацией или акинетами. Бесполое размножение макро- и микрозооспорами. Зооспоры четырех- и двухжгутиковые, образующиеся в клетках нитчатого слоевища, с широким передним и заостренным задним концом. Известны также и апланоспоры. Половое размножение сравнительно редкое. Гаметы двухжгутиковые, грушевидной формы. Смена форм развития необязательна. Нитчатое растение — гаметофит, спорофит одноклеточный, типа *Codiolum gregarium*, характеризующийся в вегетативном состоянии одноядерными клетками. В зависимости от внешних условий, кроме смены половой и бесполой форм развития, может происходить также последовательная смена одних нитчатых поколений, размножающихся только зооспорами, или гетероморфная смена обычной нитчатой, карликовой и одноклеточной стадий, также размножающихся только бесполом путем. Характерно партеногенетическое развитие женских гамет.

В дальневосточных морях СССР обнаружено 4 вида.

Примечание. Номенклатура и синонимика этого рода сложны. Название *Urospora*, данное Арескугом в 1866 г., является сохраняемым названием (*nomina conservanda*) вместо данного ему ранее названия *Hormiscia* Fries (1835). Род *Hormiscia* был установлен на видах *Conferva penicilliformis* Roth и *C. wormskjoldii* Mert., но позднее название *Hormiscia* стало употребляться в более широком смысле — не только для упомянутых видов, но и для ряда видов *Ulothrix*. Арескуг (Areschoug, 1866) поместил в этот род рядом с *Hormiscia penicilliformis* и *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr) Kütz. Вместе с тем одновременно он же установил

новый род *Urospora* с типовым видом *U. mirabilis* Aresch. В 1874 г. Арескуг обнаружил, что виды *U. mirabilis* и *Hormiscia penicilliformis* (Roth) Fries конспецифичны, однако, вместо того чтобы свести название *Urospora* в синонимы, создал новую комбинацию *U. penicilliformis* (Roth) Aresch.

В настоящее время в роде *Urospora* можно насчитать около 20 видовых названий, но, по-видимому, не за всеми из них стоят действительные виды. Так же как и в таксономии видов *Ulothrix*, основными признаками, на основании которых разделяются виды, являются ширина клеток, их форма и относительная длина, способ отхождения ризоидов (ризоиды внешние или внутренние) и свойства хлоропласта. Изучение обширного материала из дальневосточных морей показало, что такие признаки, как ширина и относительная длина клеток, обладают достаточным постоянством, чтобы служить диагностическими. Остальные из перечисленных признаков имеют меньшее диагностическое значение, но вместе с тем могут служить полезными дополнительными характеристиками. Для рода в целом характерно, что клетки в более старых частях нити, особенно при плодоношении, раздуваются и в зависимости от длины клеток приобретают различную форму: бочонковидную или шаровидную у видов с короткими клетками и эллипсоидную — с длинными. Тот или иной способ отхождения ризоидов — снаружи или внутри оболочек нити — весьма характерный видовой признак, хотя у некоторых видов можно встретить оба способа. Менее всего в качестве видового признака может служить характер хлоропласта. Наличие перфораций, их число и размеры — все эти признаки зависят от возраста клеток, их размеров, условий обитания и имеют разную степень выражения у одного и того же вида.

В последнее время некоторые авторы (Kornmann, 1961, 1966) придают решающее значение признакам, связанным с биологией видов: размерам гамет, наличию и форме спорозита и т. п. Так, например, в популяции *Urospora penicilliformis* с Гельголанда Корнман различает 2 вида. Один из них — новый вид *Hormiscia neglecta* Kornm. — отличается, по Корнману, от другого размерами гамет и наличием в природе спорозитной стадии *Codiolum gregarium*. В то же время отмечается, что оба вида растут всегда вместе и ничем другим друг от друга не отличаются. Учитывая, что всем просто организованным зеленым водорослям свойственны разнообразные формы размножения, которые легко меняются под влиянием условий среды, вряд ли такие признаки можно считать достаточными для выделения видов.

Нельзя согласиться с разделением рода *Urospora* на два, которое произвел Корнман (Kornmann, 1966). В роде *Urospora* он оставил виды, у которых гаметы не образуются, нитчатые растения вегетируют при низких температурах, при 15° они сменяются карликовыми растениями. Стадия *Codiolum* возникает из бесполой двухжгутиковой зооспор, которые образуются на карликовых растениях (*Urospora wormskjoldii*). Для видов с анیزогамным половым процессом, которые имеют нитчатое строение при культивировании от 15 до 5°, Корнман образует род, который называет *Hormiscia* (*Urospora penicilliformis*). Однако изучение биологии видов *Urospora* в культуре обнаруживает такое многообразие особенностей размножения и развития, что строить на них таксономию рода в настоящее время представляется преждевременным.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Нити в нижней части 8—30 мкм, в верхней до 100 (120) мкм шир. Ризоиды наружные.
 1. Отношение длины клеток к ширине в нижней части нитей 0.5—2 : 1 1. *U. penicilliformis*.
 2. Отношение длины клеток к ширине в нижней части нитей 2—6 : 1 2. *U. elongata*.

- II. Нити в нижней части 30—80 мкм, в верхней 200—700 (1000) мкм шир. Ризоиды внутренние и наружные 3. *U. wormskjoldii*.
 III. Нити в нижней части 75—130 мкм, в верхней 500—1500 (3000) мкм шир. Ризоиды внутренние и наружные 4. *U. vancouveriana*.

1. *Urospora penicilliformis* (Roth) Aresch. — Уроспора кисточковидная (рис. 47, табл. IV, 3—5; V, 2).

Areschoug, 1874 : 4, tab. 1, fig. 1—6; Е. Зинова, 1928 : 37, pr. p.; 1940 : 185; 1954a : 270, pr. p. — *U. mirabilis* Areschoug, 1866 : 16; Scagel, 1966 : 78, tab. 36, fig. A—D. — *Hormiscia penicilliformis* (Roth) Fries, 1835 : 327; Setchell a. Gardner, 1920b : 191, tab. 9, fig. 4. — *Conferva penicilliformis* Roth, 1806 : 272.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1895 : n° 18, *Ulothrix isogona*; 1903 : n° 1125, *U. incrassata*.

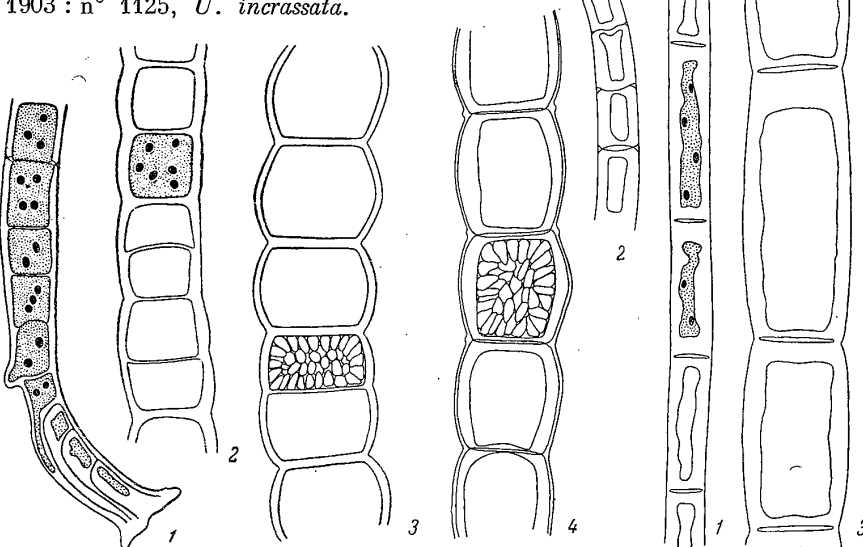


Рис. 47. *Urospora penicilliformis* (Roth) Aresch. Рис. 48. *Urospora elongata* (Rosenv.) Hagem.

1 — основание нити, 2 — вегетативные клетки нити, 3 — фертильные клетки нити.

1, 2 — нижние части нитей, 3, 4 — плодоносящие части нитей.

Нити 0.3—5 см дл., темно-оливкового или оливково-зеленого цвета, не скрученные в пряди. Ризоиды наружные, отходящие по 1, реже по 2 от нескольких клеток в основании нитей. Клетки в нижней части и в молодых нитях цилиндрические, со слабо выраженными перетяжками в местах соединения, 15—30 мкм шир., отношение длины к ширине 0.5—2 : 1, в верхних частях нитей и плодоносящие — бочонкообразные, 50—90 (120) мкм шир., отношение длины к ширине 0.5—1 : 1. Оболочка до 8—15 мкм толщ. Хлоропласт грубый, занимает всю клетку, цельный в молодых клетках и в разной степени перфорированный — в старых, с 2—4 или многими крупными пиреноидами, разбросанными по всему хлоропласту.

В верхнем горизонте литорали и в супралиторали на открытых прибойных берегах, на валунах и скалах, часто образуя пояс. На защищен-

ных участках побережья иногда спускается в средний и нижний горизонты литорали. В северных районах вегетирует с ранней весны до поздней осени.

Берингов пролив, Берингово море, Командорские и Курильские о-ва, Охотское море, Сахалин, Японское море.

Примечание. Вид встречается преимущественно в нитчатой стадии. Одноклеточный спорофит, описанный как *Codiolium gregarium* A. Br., менее известен в природе, возможно, вследствие микроскопических размеров. Нередко стадия *Urospora* и стадия *Codiolium* растут вместе.

2. *Urospora elongata* (Rosenv.) Hagem — Уроспора удлиненная (рис. 48, табл. V, 3, 4).

Hagem, 1908 : 295, tab. 1, fig. 5, 10. — *U. mirabilis* var. *elongata* Rosenvinge, 1893 : 918, fig. 35. — *U. penicilliformis* auct. non Aresch.: Е. Зинова, 1928 : 37, pr. p.; 1930 : 92, pr. p.; 1954a : 270, pr. p.

Нити длинные, 3—10 (20) см дл., желто-зеленого или оливкового цвета, скрученные в нижней части с образованием прядей, в верхней более или менее свободные. Ризоиды наружные. Клетки в нижних частях и в молодых нитях цилиндрические, без перетяжек в местах соединения, 8—25 мкм шир., отношение длины к ширине 2—4 (6) : 1, в верхних частях нитей и плодоносящие — слегка раздутые, реже бочонковидные, 50—80 (100) мкм шир., отношение длины к ширине (1) 1.5—2 (4) : 1. Оболочка до 4—10 мкм толщ., часто грубая, слоистая. Хлоропласт грубый, занимающий всю клетку или редуцированный (в длинных клетках), с неровными краями, почти цельный или мелко перфорированный, со многими пиреноидами, разбросанными по всему хлоропласту.

В полузащищенных, хорошо аэрируемых условиях на валунах и скалах в верхнем и нижнем горизонтах литорали и в верхней части сублиторали.

Берингово, Охотское и Японское моря.

Примечание. Отличается от *U. penicilliformis* длинными, слабо раздутыми клетками. В свое время Розенвинге (Rosenvinge, 1893) распенил формы с удлиненными клетками как вариегат *U. mirabilis* var. *elongata* Rosenv. на том основании, что среди нитей с длинными клетками встречаются нити, плодоносящие клетки которых сравнительно коротки и мало отличаются от клеток *U. penicilliformis* (= *U. mirabilis*). Действительно, в изученном нами материале наряду с выборками, состоящими сплошь из длинноклеточных нитей, встречались выборки, в которых верхние части зрелых нитей почти не отличались по форме и размерам от таковых *U. penicilliformis*. Несмотря на это представляется целесообразным рассматривать длинноклеточную форму как самостоятельный вид *U. elongata*. Если в верхних частях нитей отличие от *U. penicilliformis* проявляется не всегда, то в нижних частях и в молодых клетках признак удлиненных клеток проявляется постоянно, при этом переходных форм между двумя типами строения не обнаружено. При произрастании обоих видов вместе смешивания признаков не происходит и отличить друг от друга не представляется труда. Кроме того, *U. elongata* отличается длинными нитями, собранными в нижней части в спирально скрученные пряди, чего никогда нельзя наблюдать у *U. penicilliformis*.

3. *Urospora wormskjoldii* (Mert.) Rosenv. — Уроспора Вормскьолда (рис. 49, табл. V, 5, 6).

Rosenvinge, 1893 : 920, fig. 36, 37; Scagel, 1966 : 81, tab. 35, fig. G, H; tab. 36, fig. E—I. — *U. incrassata* Kjellman, 1897b : 7. — *U. grandis* Kylin, 1907 : 18. — *Conferva wormskjoldii* Mertens in Fl. Dan. 1818 : 6, tab. 1547. — *Hormiscia wormskjoldii* (Mert.) Fries, 1835 : 328; Setchell a. Gardner, 1920b : 196. — *Urospora*

penicilliformis auct. non Aresch.: Е. З и н о в а, 1940 : 185, пр. р. — *Chaetomorpha tortuosa* auct. non Kütz.: Е. З и н о в а, 1940 : 184.

Нити 5—25 см дл., от светло-зеленых до темно-оливковых. Ризоиды внутренние, отходят от 5—20 нижних клеток, реже наружные. Клетки в нижних частях слоевища цилиндрические, со слабо выраженными перетяжками, 30—80 мкм шир., отношение длины к ширине (1) 2—4 (10) : 1, в верхних частях нитей бочонковидные, вытянуто-эллипсоидные или, реже, сферические, 200—700 (1000) мкм шир., отношение длины к ширине

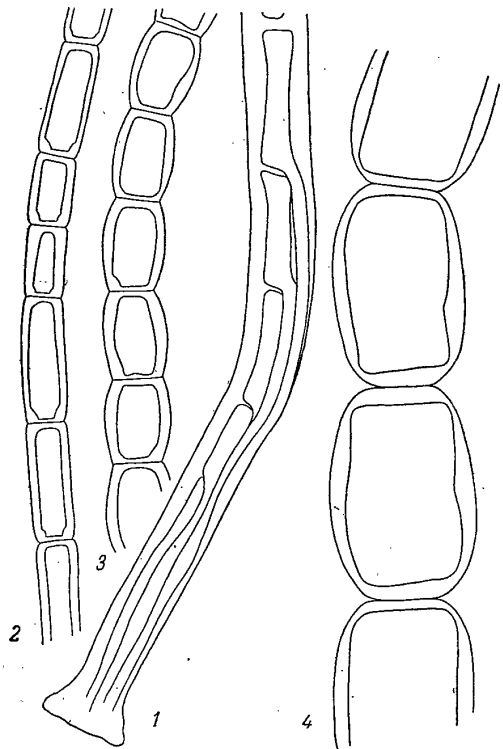


Рис. 49. *Urospora wormskjoldii* (Mert.) Rosenv.

1 — основание нити, 2—4 — средняя и верхняя части нитей.

1—3 : 1. Хлоропласт тонкий, занимающий всю клетку, мелкоперфорированный, с многочисленными мелкими пиреноидами.

На камнях или других водорослях в среднем и нижнем горизонтах литорали и в сублиторальной кайме на открытых и полузащищенных местах в условиях хорошей аэрации. Встречается с февраля по октябрь. Берингово море, Командорские и Курильские о-ва, Японское море.

Примечание. Обычно *U. wormskjoldii* легко определяется по характерной толщине нитей, особенно в нижней части слоевища, по форме клеток и мягкому слоевищу. Судя по подавляющему числу образцов в изученных коллекциях, для вида характерны вытянутые клетки, длина которых превышает ширину в 2—4 (10) раз. Однако иногда у зимних растений встречаются более короткие клетки (отношение длины к ширине 1—2 : 1). В какой-то мере наличие более коротких клеток можно объяснить также влиянием прибойности. Одноклеточная стадия подобна *Codiolum gregarium* A. Br.

4. *Urospora vancouveriana* (Tilden) Scagel — Уроспора ванкуверанская (табл. V, J).

Scagel, 1957 : 51; 1966 : 80, tab. 33, fig. 1; tab. 34, fig. D—F; tab. 35, fig. A—F. — *Hormiscia vancouveriana* (Tilden) Setchell a. Gardner in Gardner, 1919 : 494; Setchell a. Gardner, 1920b : 197. — *Urospora wormskjoldii* f. *vancouveriana* Tilden, 1900 : n° 381. — *Chaetomorpha torta* f. *moniliformis* Sinova (Е. З и н о в а), 1940 : 184, рис. 1. — *Ch. spiralis* f. *recta* Sinova (Е. З и н о в а), 1940 : 184, пр. р.; 1954b : 369, пр. р.

Нити 5—25 см дл., темно-оливковые, резко расширяющиеся от основания к верхушке, четковидные. Ризоиды внутренние, отходят от 10—15 (30) нижних клеток, реже наружные. Клетки в самой нижней части нитей цилиндрические, 75—130 мкм шир., отношение длины к ширине 1—2 (3) : 1, выше клетки быстро приобретают бочонковидную форму, ширина их увеличивается, отношение длины к ширине уменьшается — 0.5—1.5 : 1, становится заметной четковидность, в верхних частях нитей сильно перетянутые на сочленениях, эллипсоидные или, часто, сферические (особенно при плодоношении), 500—1500 (3000) мкм шир., отношение длины к ширине 1—1.5 (2) : 1. Хлоропласт цельный, слабо перфорированный или с крупными перфорациями, занимает всю клетку.

В нижнем горизонте литорали и в сублиторали до глубины 5 м на камнях на открытых прибою и полузащищенных местах.

Командорские и Курильские о-ва, Японское море.

Примечание. *U. vancouveriana* не всегда четко отличается от *U. wormskjoldii*. Сетчелл и Гарднер (Setchell, Gardner, 1920b) большое значение при разделении этих видов придавали характеру хлоропласта, считая, что *U. vancouveriana* характеризуется тонким, слабо перфорированным хлоропластом, тогда как у *U. wormskjoldii* хлоропласт грубый, сетчатый, имеющий форму кольцевидного пояса. Однако, как показывают наблюдения (Scagel, 1966), степень и характер перфорированности хлоропласта сильно варьируют у обоих видов. Единственное различие между ними заключается в толщине нитей, особенно в их нижней части. Несмотря на значительное сходство по целому ряду признаков в настоящей работе *U. wormskjoldii* и *U. vancouveriana* указываются как два самостоятельных вида, так как имеются данные (Hanic, 1965) о разном у них числе хромосом (у *U. wormskjoldii* $n=12$, у *U. vancouveriana* $n=9$).

Род ACROSIPHONIA J. Ag. emend. Wille — Акросифония

J. A g a r d h, 1846 : 12; Wille, 1899 : 281.

Слоевище нитчатое, обильно разветвленное, растущее дерновинками. Ризоиды многоклеточные, длинные, развивающиеся в основании дерновин и дополнительно сбоку и на верхушках ветвей. Ветвление поочередное, одностороннее, реже супротивное. Ветви образуются в результате выпячивания боковой стенки клетки и в ходе развития сохраняют латеральное положение. Различаются ветви неограниченного и ограниченного роста. Ветви неограниченного роста, или основные, прямые, туповершинные, с длинными клетками, рост у них апикальный и интеркалярный. Боковые веточки ограниченного роста различной формы: прямые или повислые, крючковидные, с тупой и шиповатой верхушкой, рост у них интеркалярный. Молодая дерновина вся состоит из ветвей неограниченного роста. Взрослая дерновина заметно отличается от молодой, так как растущие ветви сохраняются лишь в верхней части дерновины или совсем опадают, тогда как в нижней и средней частях формируются ветви ограниченного роста, клетки укорачиваются, увеличивается количество ризоидов, образуются гаметангии. Клетки цилиндрические, растущие — длинные, закончившие рост — часто укороченные; апикальные клетки растущей дерновины до 1 мм дл. и более. Хлоропласт сильно перфори-

рованный, занимающий всю клетку, с множеством крупных пиреноидов. Клетки протонемы одноядерные, клетки вертикального слоевища многоядерные.

Вегетативное размножение частями дерновин или ризоидами. Бесполое размножение редкое, зооспоры двух- или четырехжгутиковые, образуются в клетках нитчатого слоевища. Половые растения однодомные или двудомные. Гаметы двухжгутиковые, образуются в клетках основных и боковых ветвей одиночно или помногу в ряд, сериями. Смена форм развития имеется или нарушена. Гаметофит типа *Acrosiphonia*, спорофит типа *Codiolum* и *Chlorochytrium*. Отсутствие кариогамии при слиянии гамет ведет к прорастанию «ложной» зиготы непосредственно в нитчатый таллом. Известно партеногенетическое развитие гамет в гаметофиты и агамное размножение гаметофитов в течение ряда поколений.

П р и м е ч а н и е. Род *Acrosiphonia* — один из наиболее трудных в таксономическом отношении среди морских зеленых водорослей. Это связано, с одной стороны, с относительной эволюционной молодостью рода, т. е. с тем, что процессы видообразования в нем, по-видимому, еще не закончены, с другой — с рядом биологических особенностей рода. При дерновинном росте не исключено, что в одной дерновине может оказаться более чем один вид (примеры этого можно найти и у других водорослей). Значительное и непостоянное число ядер в клетке делает весьма непостоянным признак размеров клеток, особенно у крупноклеточных видов, таких как *A. duriuscula*. Характер роста дерновины таков, что в разные периоды облик ее заметно меняется, при этом характерные признаки вида проявляются только на каком-то определенном этапе, как правило в закончившей рост плодоносящей дерновине, тогда как молодые и старые дерновины разных видов могут не обнаруживать достоверных различий. Изучение дальневосточных представителей рода показало, что многие признаки, на которых основывается разграничение видов, подвержены изменчивости и имеют ограниченный таксономический вес. Не может служить диагностическим сам по себе обычно широко используемый признак наличия или отсутствия загнутых и закрученных веточек. Способность в определенных условиях образовывать такие веточки проявляется у многих дальневосточных видов *Acrosiphonia*, что с очевидностью удалось проследить на примере *A. arcta* и *A. duriuscula*. Точно так же образование бичевидных ризоидоподобных веточек не является характерным признаком какого-то одного вида, в определенных условиях оно происходит у многих видов. У любого из изученных видов встречаются различные типы ветвления: и поочередное, и одностороннее, поэтому при характеристике видов имеет значение не сам тип ветвления, а тот характер отхождения ветвей, который складывается из относительной длины ветвей, частоты их расположения, ориентации вокруг оси и т. п. От условий роста могут меняться размеры апикальных клеток; с возрастом связана относительная длина вегетативных клеток — обычно период роста клеток в длину сменяется периодом их интенсивных делений; в зависимости от того, в какой период роста и в каком состоянии дерновины началось плодоношение, в какой-то мере варьируют размеры гаметагмиев и их обилие; от условий освещения и состояния дерновины зависит характер хлоропласта, и т. п. В результате остается весьма незначительное количество диагностических признаков, доступных морфологическому методу, да и эти признаки могут иметь разную степень выражения, что приводит к образованию форм промежуточных, переходных, затемняющих хаизус между видами и затрудняющих их определение.

В результате сравнительного изучения обширных коллекций из разных мест и хранящихся в Ботаническом институте АН СССР типовых образцов ряда видов, описанных Рупрехтом, для флоры дальневосточных морей указывается 5 видов *Acrosiphonia*. Однако следует отметить, что граница между ними не всегда проявляется с достаточной четкостью

и что систематика рода требует дальнейшего пересмотра с применением более тонких, чем морфологический, современных методов исследования.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Ветви в зрелой дерновине 140—400 (500—700) мкм шир. 1. *A. duriuscula* (частично).
- II. Ветви в зрелой дерновине менее 130 (160) мкм шир.
 1. Боковые веточки шиловидные, прямые или крючковидно загнутые, 40—60 (80) мкм шир. 2. *A. arcta* (частично).
 2. Боковые веточки с ризоидоподобной верхней частью, повислые, 20—50 мкм шир.
 - A. Клетки ветвей цилиндрические, без перетяжек на сочленениях. Дополнительные ризоиды многочисленные 2. *A. arcta* (частично).
 - B. Клетки ветвей с небольшими перетяжками на сочленениях. Дополнительные ризоиды отсутствуют 3. *A. saxatilis* (var. *tenuissima*).
 3. Боковые веточки туповершинные, прямые или крючковидно загнутые, 45—120 мкм шир.
 - A. Боковые веточки преимущественно прямые. Плодоносящие клетки по несколько, до 10 в ряд.
 - a. Веточки 80—120 мкм шир., одинаковой ширины по всей длине или только слегка суживающиеся у верхушки, часто собранные в щитовидные пучочки. В зрелой дерновине отношение длины клеток к ширине преимущественно 0.5—1 : 1 1. *A. duriuscula* (частично).
 - б. Веточки 60—90 мкм шир., заметно суживающиеся от основания к верхушке, не собранные в пучочки. В зрелой дерновине отношение длины клеток к ширине преимущественно больше 1 : 1 3. *A. saxatilis*.
 - B. Боковые веточки в массе крючковидно загнутые или отогнутые. Гаметагмии длинными рядами, до 40 в ряд.
 - a. Клетки веточек в зрелой дерновине короткие, отношение длины к ширине 0.5—1.2 : 1, с кольцевидными утолщениями на поперечных стенках. Веточки суживаются от основания к верхушке в 2 раза 4. *A. heteroclada*.
 - б. Клетки веточек в зрелой дерновине удлиненные, отношение длины к ширине 1.5—3 : 1, без кольцевидных утолщений на поперечных стенках. Веточки менее резко суживаются к верхушке 5. *A. ochotensis*.

1. *Acrosiphonia duriuscula* (Rupr.) Yendo — Акросифония жестковатая (рис. 50, 51, табл. VI, 4—6).

Yendo, 1916 : 246. — *Conferva duriuscula* Ruprecht, 1850 : 212. — *C. cartilaginea* Ruprecht, 1850 : 212. — *C. mertensii* Ruprecht, 1850 : 211. — *Spongomorpha duriuscula* (Rupr.) Collins, 1909 : 375; Tokida, 1954 : 43; Е. Зинова, 1954b : 370. — *S. duriuscula* var. *tenuis* Yamada, 1935 : 11; Sakai, 1954 : 74, fig. 4. — *S. duriuscula* var. *cartilaginea* (Rupr.) Yamada, 1935 : 11; Tokida, 1954 : 45. — *S. hystrix* Stromf. in Nagai, 1940 : 33, tab. 2, fig. 4—5. — *S. breviararticulata* Sakai, 1954 : 74, fig. 1—3. — *S. arcta* auct. non Kütz.: Е. Зинова, 1940 : 182, pr. p.; 1954a : 267, pr. p.; 1954b : 318, pr. p.; 1954в : 369. — *S. spinescens* auct. non Kütz.: Е. Зинова, 1940 : 182, pr. p. — *S. saxatilis* auct. non Coll.: Е. Зинова, 1940 : 182.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1902 : n° 917, *Cladophora alaskana*. Дерновины 2—15 см выс., грубые, торчащие, при высушивании прилипающие к бумаге лишь молодыми частями. Молодые дерновины кисте-

видные, не распадающиеся на отдельные пучки, сформировавшиеся — рыхлые, неспутанные или слабо спутанные в нижней части и свободные, легко разделяющиеся на отдельные нити — в верхней, часто обра-

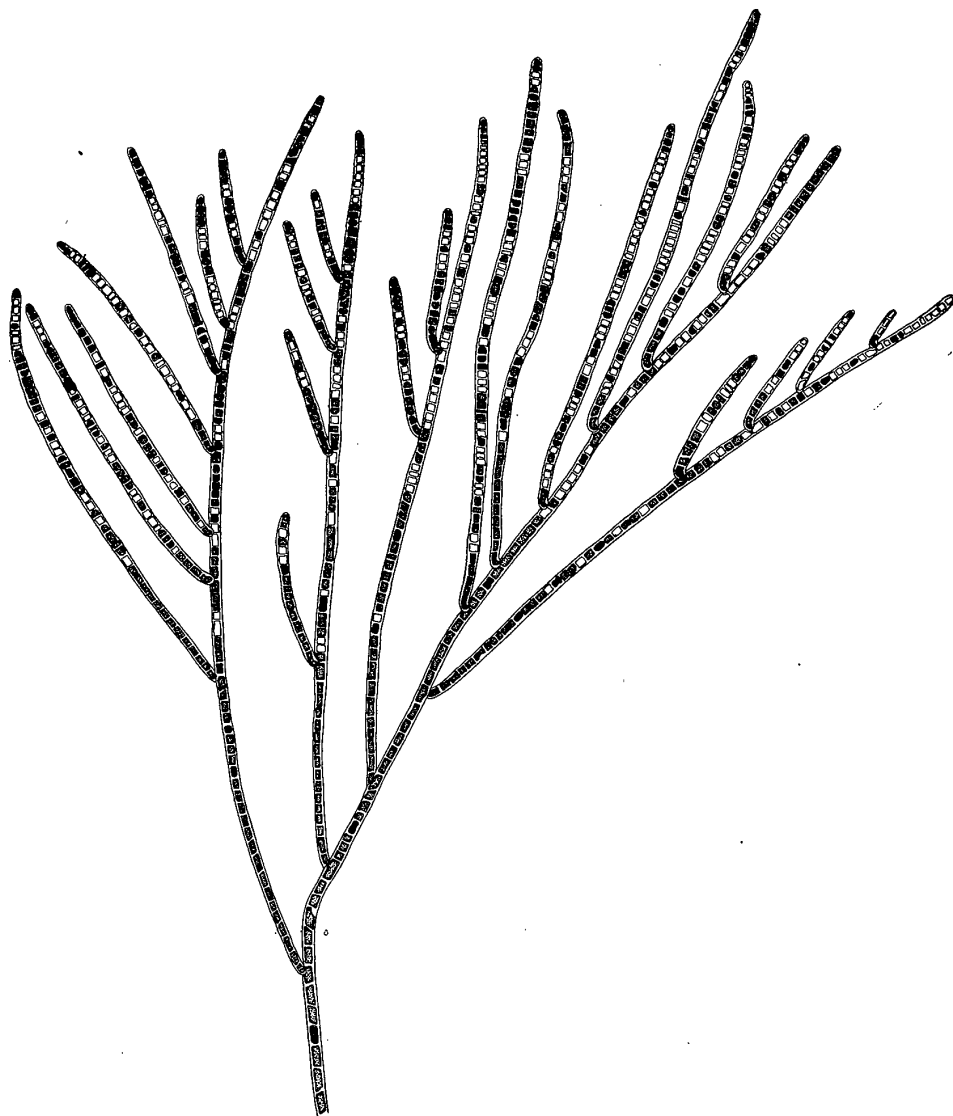


Рис. 50. *Acrosiphonia duriuscula* (Rupr.) Yendo: часть слоевища со зрелыми и пустыми гаметангиями.

зующие щитковидные пучки в верхней части дерновины. Ризоиды (35) 40—65 мкм шир. Основные ветви (80) 100—200 мкм шир. в нижней части и (100) 140—400 (700) мкм шир. — в средней, прямые, туповершинные, разветвленные односторонне или поочередно. Одностороннее ветвление характерно для ветвей всех порядков. Боковые веточки ограниченного роста тоньше основных ветвей, 80 мкм шир. и более, длинные или короткие, часто расположенные почти щитковидно, прямые, туповершин-

ные, иногда слегка суживающиеся к верхушке или несколько раздутые в верхней части и даже булабовидные у толстых растений. Кроме того, встречаются крючковидно загнутые боковые веточки, скрепляющие дерновину. После плодоношения в старой дерновине верхушки веточек обламываются и оставшиеся части ветвей могут прорастать в ризоиды, при этом обычно развивается большое количество дополнительных ризо-

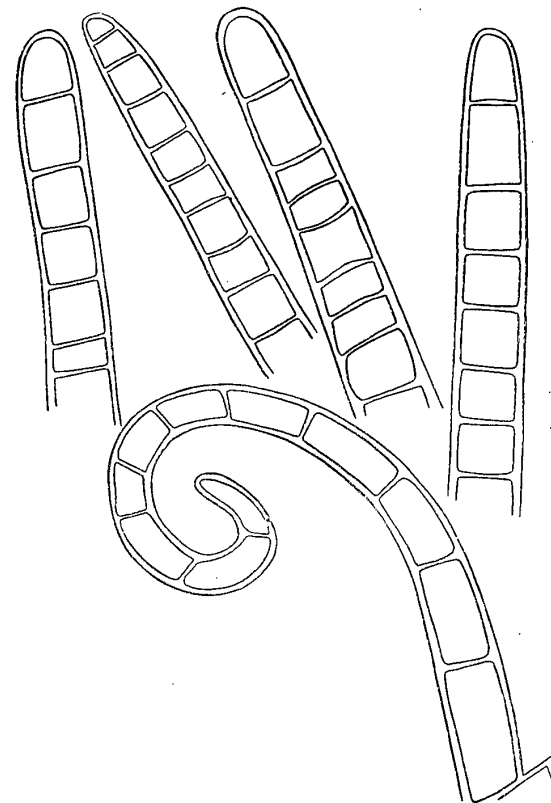


Рис. 51. *Acrosiphonia duriuscula* (Rupr.) Yendo: верхушки прямых и загнутых веточек.

идов сбоку ветвей. Клетки цилиндрические, с прямыми или косыми поперечными стенками, часто с толстыми слоистыми оболочками (до 50—60 мкм толщ.) и с кольцевидными утолщениями на поперечных стенках, отношение длины клеток к ширине в молодой дерновине и в нижней части взрослой дерновины 2—4 : 1, в закончивших рост ветвях (0.25) 0.5—1 (2) : 1. В молодой дерновине верхние клетки ветвей вытянуты в длину в 8—15 раз. Гаметангии располагаются одиночно или по несколько вместе так, что между 1—3 гаметангиями остается одна или несколько вегетативных клеток, и только при очень обильном плодоношении гаметангии располагаются сериями до 10 и более в ряд.

В среднем и нижнем горизонтах литорали на скалах и каменисто-валунных россыпях, нередко в ваннах, при разных степенях прибойности. Предпочитает хорошо промываемые прибойные и полузатищенные местообитания, где нередко является поясообразующим видом. Заходит в верхние горизонты сублиторали до глубины 5 м. Иногда эпифит.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское море, Сахалин, Курильские о-ва, Японское море.

Примечание. *A. duriuscula* — наиболее массовый представитель рода во флоре азиатских морей. Описанные в литературе для тихоокеанских морей *A. duriuscula*, *Spongomorpha breviarticulata*, *S. hystrix*, *Conferva cartilaginea*, как показало сравнительное изучение, по-видимому, отражают полиморфизм одного вида. Прежде всего бросается в глаза изменчивость толщины нитей, слагающих слоевище, выраженная в гораздо больших пределах, чем у других видов этого рода. На литорали вид представлен преимущественно в наиболее типичной форме — здесь чаще всего можно встретить растения (130) 160—240 (300) мкм шир. с более или менее четко выраженным односторонним отхождением ветвей всех порядков и с прямыми боковыми веточками. Закрученные веточки в нижней части дерновин встречаются реже и главным образом в островных популяциях (Курильские и Командорские о-ва), а также иногда у эпифитных форм. В нижнем горизонте литорали, а также в сублиторальной кайме преобладает более толстая форма, с ветвями 250—500 (700) мкм. При этом у более толстых растений может несколько меняться степень выраженности других признаков. Одностороннее ветвление меняется на поочередное, и первое остается лишь на отдельных участках слоевища; отношение длины клетки к ширине уменьшается, и клетки выглядят более короткими; появляются косые поперечные стенки; верхушки ветвей легче обламываются, и тогда нередко ветви приобретают булавовидную форму. Однако несмотря на имеющиеся различия тонкая и толстая формы не могут быть выделены как самостоятельные таксоны ни в ранге вида, ни в ранге разновидностей. Во-первых, не удалось выявить строгой приуроченности их к разным экологическим условиям, можно говорить лишь о преимущественном развитии одной формы на литорали, а другой — в верхней части сублиторали. Во-вторых, между ними не существует hiatus, и одна переходит в другую весьма постепенно. В-третьих, обе формы можно встретить рядом как части одной и той же дерновины, а также как части одного слоевища, когда отдельные ветви или участки ветвей в целом тонкого слоевища сильно утолщаются. Это позволяет думать, что различия в толщине нитей и связанные с ними различия в характере других признаков объясняются индивидуальной изменчивостью.

Вид *A. duriuscula* очень близок к атлантическому виду *A. sonderi* (Kütz.) Kornm. (Kornmann, 1962; Перестенко, 1965). Под этим названием он встречается в ряде работ по водорослям Дальнего Востока последних лет. Признаки отдельно взятых дерновин того и другого видов могут совпадать полностью, но в целом, насколько известно в настоящее время, дальневосточный вид отличается от атлантического характером изменчивости, например наличием слоевищ свыше 300 мкм толщ., согнутых ветвей и др. Поэтому целесообразно пока сохранить видовой статус за обоими видами.

2. *Acrosiphonia arcta* (Dillw.) J. Ag. — Акросифония прилегающая (рис. 52, 53, табл. VI, I).

J. Agardh, 1846: 12; Kornmann, 1962: 220, 232, 238, fig. 1—4, 10. — *Conferva arcta* Dillwyn, 1809: 67, tab. E. — *C. cohaerens* Ruprecht, 1850: 210. — *Spongomorpha arcta* (Dillw.) Kütz. in g., 1849: 417; Scagel, 1966: 96, tab. 37, A—D; tab. 38, A. Exsicc. Collins, Holden, Setchell, 1902: n° 918, *Cladophora arcta* var. *pulvinata*.

Дерновины 15 см выс., густые, мягкие. Молодые дерновины кистевидные, не распадающиеся на отдельные пучки, часто равновершинные, сформировавшиеся — сильно спутанные, ватообразные в нижней части и более свободные в верхней, распающиеся на отдельные неравновершинные пряди, пучки и пучочки. Ризоиды 15—35 (50) мкм шир. Основные ветви 60—90 (120) мкм шир., прямые или, реже, извилистые, туповершинные, разветвленные поочередно или местами односторонне. В верхней

части сформировавшихся дерновин ветви покрыты многочисленными короткими боковыми веточками 40—60 (80) мкм шир., часто торчащими или отогнутыми, отходящими поочередно или односторонне и собранными в пучочки. При одностороннем отхождении веточек ветви приобретают гребенчатый вид. Молодые боковые веточки булавовидные, закончив-



Рис. 52. *Acrosiphonia arcta* (Dillw.) J. Ag.: часть слоевища.

шие рост — суживающиеся к вершине. Вершины веточек заостренные, шиповатые, изредка тупые. Кроме того, по всей дерновине, особенно в нижней ее части, встречаются закрученные или крючковидно загнутые боковые веточки с тупой или заостренной верхушкой. В определенных условиях верхушки основных и боковых веточек вытягиваются в длинные ризоиды 20—40 мкм шир. и становятся бичевидными; при этом наблюдается обильное образование дополнительных ризоидов по всей высоте дерновины. Клетки цилиндрические, с тонкими оболочками 3—8 мкм, с прямыми поперечными стенками, без кольцевидных утолщений, отношение длины к ширине 2—5:1 в молодой дерновине и в нижней части

взрослой дерновины и 1—2:1 — в верхней и плодоносящей частях взрослой дерновины. Клетки, длина которых заметно меньше ширины, встречаются редко и в целом не характерны. Апикальные клетки в расту-

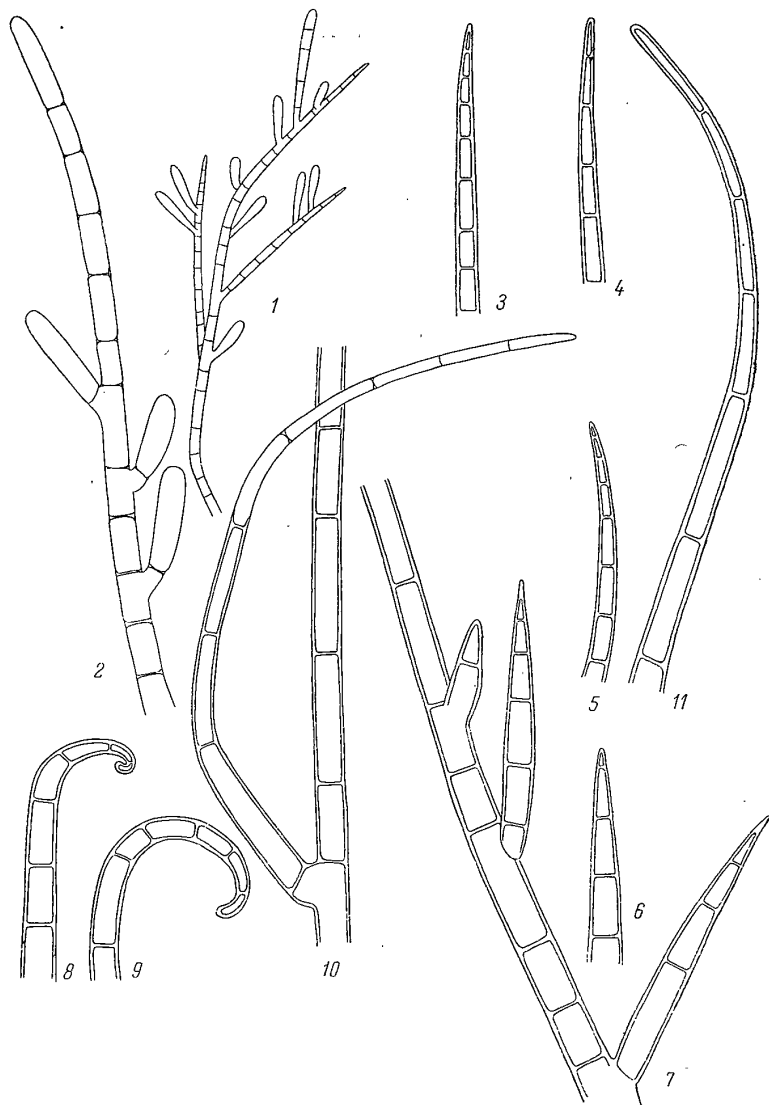


Рис. 53. *Acrosiphonia arcta* (Dillw.) J. Ag.

1, 2 — верхушки ветвей молодой дерновины при разном увеличении, 3—7 — шиповатые верхушки веточек, 8, 9 — загнутые верхушки веточек, 10, 11 — ризоидоподобные верхушки веточек.

щей дерновине могут достигать 1 мм дл. Гаметангии располагаются одиночно или небольшими сериями, отношение длины к ширине 1—1.5:1.

В нижнем горизонте литорали в хорошо промываемых полузащищенных или прибойных местах, на скалистых рифах и каменистых россыпях.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Японское море.

Примечание. При наличии пучочков шиловатых и закрученных веточек определение вида не представляет трудностей. Однако облик растений *A. arcta* постоянно меняется как с возрастом дерновины, так и с изменением условий местообитания. В начале роста дерновина состоит из прямых длиноклеточных туповершинных, поочередно разветвленных ветвей неограниченного роста, при этом закрученные веточки в нижней части дерновины развиваются не всегда. В этом случае растения *A. arcta* с трудом отличаются от других видов *Acrosiphonia*, имеющих такую же толщину ветвей. В то же время для *A. arcta* характерны цилиндрические клетки с тонкой оболочкой и хлоропластом, занимающим всю полость клетки, а также тонкие ризоиды, не более 30—40 мкм шир. В процессе роста дерновины в верхней части основных ветвей развиваются пучки веточек, покрытых в свою очередь короткими шиловатыми веточками, и дерновина, особенно при наличии закрученных веточек, приобретает характерный для вида облик. После плодоношения эти пучки веточек могут опадать, и тогда остается лишь нижняя часть дерновины, имеющая войлокообразный вид благодаря большому количеству ризоидов. Условия произрастания накладывают свой отпечаток на характер роста дерновины и могут нарушать отмеченную последовательность смены ее облика. На прибойных скалах вершины закончивших рост ветвей часто ризоидоподобно вытягиваются и сбоку ветвей развивается большое количество дополнительных ризоидов.

3. *Acrosiphonia saxatilis* (Rupr.) Vinogr. comb. nov. — Акросифония скальная.

Conferva saxatilis Ruprecht, 1850: 211, pr. p.

Дерновины небольшие, до 5—7 см выс., мягкие, густые, слабо спутанные, не распадающиеся на отдельные пучки. Ризоиды 20—60 мкм шир. Ветвление неправильно поочередное, на отдельных участках одностороннее, изредка супротивное. Ветви и веточки часто отходят под острым углом и ориентированы почти параллельно друг другу, не собранные в пучочки. Основные ветви 40—80 мкм шир. в нижней и 80—130 мкм в средней части сформировавшейся дерновины. Боковые веточки 30—60 или 60—90 мкм шир., короткие или длинные, суживающиеся к вершине, но не шиловатые, прямые или повислые и тогда состоящие из вытянутых, слабо пигментированных ризоидоподобных клеток. Клетки цилиндрические или слегка бочонковидные, с прямыми поперечными стенками, с тонкой оболочкой 3—15 мкм толщ. Кольцевидные утолщения на поперечных стенках не развиты. Отношение длины клеток к ширине в нижней части основных ветвей 2.5—5 (8):1, в средней части сформировавшейся дерновины 1—3:1, в молодой дерновине и в повислых ветвях 2—5 (7):1, в апикальных клетках растущих ветвей до 15:1. Гаметангии удлинённые, отношение длины к ширине около 2:1, располагаются по 1 или по 2—4, главным образом на основных ветвях, часто разделены более короткими вегетативными клетками. Плодоношение не обильное.

На песчано-каменистой и каменистой литорали, на мысах и в бухтах, в полузащищенных и защищенных условиях.

Охотское море, Курильские о-ва, Японское море.

Примечание. При описании *Conferva saxatilis* Рупрехт ссылается на несколько образцов из разных районов Охотского моря. При просмотре имеющегося в Ботаническом институте АН СССР материала Рупрехта из бухты Нихта и с о-ва Бол. Шантар среди образцов *C. saxatilis* были обнаружены образцы *C. duriuscula*. В качестве типового материала Рупрехт указывает образцы из бухты Нихта. В гербарии их несколько, собственно типовой образец Рупрехтом не отмечен, однако большинство их относится к *C. saxatilis*. Это молодые дерновины с редкими гаметангиями, которые характеризуются поочередным ветвлением, ветвями 80—110 мкм шир., отходящими под острым углом, и прямыми

боковыми веточками, суживающимися к вершине. При этом вершины остаются тупыми и никогда не приобретают шпиговидную форму, как у *Acrosiphonia arcta*. Кроме того, встречаются веточки, у которых несколько верхушечных клеток вытягивается, утончается и приобретает более светлую по сравнению с соседними клетками окраску, что придает верхушкам веточек ризоидоподобный вид. Такие веточки могут слегка отгибаться, хотя нигде в просмотренном материале не закручиваются. Как показало изучение коллекций из разных районов дальневосточных морей, признаки вида не исчерпываются типовой формой. Если у последней ризоидоподобный характер вершин проявляется в начальной стадии, то в других популяциях, как например из бухты Лебяжьей, описанной Рупрехтом как *Conferva saxatilis* var. *tenuissima*, на верхушках ветвей развиваются длинные бичевидные отростки, повислые или крючковидно изогнутые на вершине. При обильном их развитии, которое чаще всего наблюдается в защищенных местах на песчаном грунте, вся дерновина выглядит более тонкой, мягкой, пониклой.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАЗНОВИДНОСТЕЙ

- I. Основные ветви 60—130 мкм шир. Боковые веточки 60—80 мкм шир., прямые, слегка суживающиеся к вершине var. *saxatilis*.
- II. Основные веточки 40—80 мкм шир., боковые веточки 30—60 мкм шир., повислые var. *tenuissima*.

Var. *saxatilis* (рис. 54, 55, табл. VI, 2).

Conferva saxatilis Ruprecht, 1850 : 241, pr. p. — *Spongomorpha saxatilis* (Rupr.) Collins, 1909 : 360; Yendo, 1916 : 245; Nagai, 1940 : 34, tab. 2, fig. 6, 7; Sakai, 1954 : 76, fig. 5.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1902 : n° 921b, *Spongomorpha saxatilis*.

Основные ветви 60—80 мкм шир. в нижней и 80—130 мкм в средней части сформировавшейся дерновины. Боковые веточки прямые, слегка суживающиеся к верхушке, 60—80 мкм шир. Клетки преимущественно цилиндрические, отношение длины к ширине 2.5—4 (6) : 1 в нижней части основных ветвей, (1) 1.5—2.5 (3) : 1 в средней части основных ветвей и в веточках.

На каменистой литорали в полужащищенных условиях.

Var. *tenuissima* (Rupr.) Vinogr. comb. nov.

Conferva saxatilis var. *tenuissima* Ruprecht, 1850 : 212. — *Spongomorpha arcta* auct. non Kütz.: E. Зинова, 1954a : 267, pr. p.

Основные веточки 40—60 мкм шир. в нижней части и 70—80 мкм — в средней части сформировавшейся дерновины; боковые веточки 30—60 мкм шир., суживающиеся от самого основания, повислые, состоящие из удлиненных, слабо пигментированных клеток, напоминающих ризоидные. Клетки слегка бочонковидные, с небольшими перетяжками у поперечных стенок, отношение длины к ширине 4—5 (7—8) : 1 в нижней части основных ветвей и (1) 2—3 (4) : 1 в средней части основных ветвей и в веточках.

На песчано-каменистой литорали в защищенных местах, эпифит.

4. *Acrosiphonia heteroclada* (Sakai) Vinogr. comb. nov. — **Акросифония разветвистая** (рис. 56, табл. VI, 3).

Spongomorpha heteroclada Sakai, 1954 : 78, fig. 6. — *S. ochotensis* f. *tenuis* Tokida, 1932 : 7, tab. 1, fig. d. — *S. lanosa* auct. non Kütz.: E. Зинова, 1928 : 33, pr. p.; 1954a : 268.

Дерновины маленькие, 0.3—4 см выс., мягкие, часто белесоватые, кистевидные, густые, неспутанные, часто распадающиеся на отдельные равновершинные пряди. Ризоиды 25—50 мкм шир. Ветвление неправильно

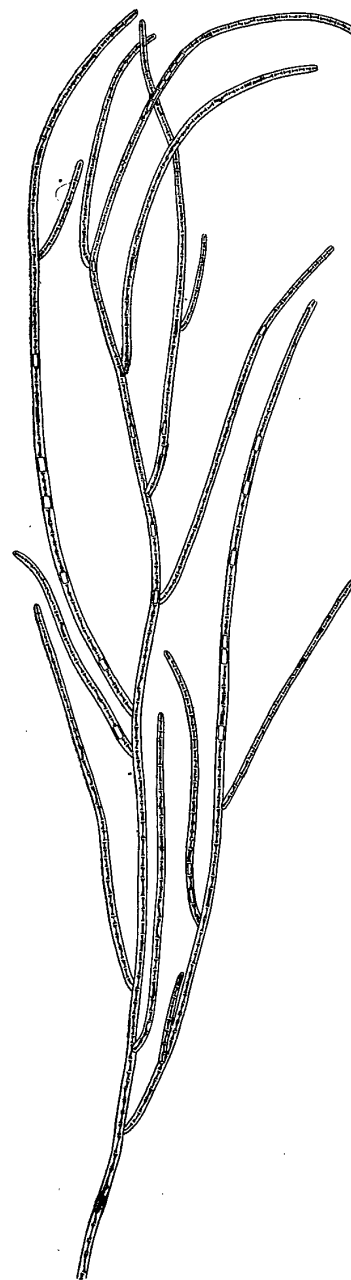


Рис. 54. *Acrosiphonia saxatilis* (Rupr.) Vinogr. var. *saxatilis*: часть слоевища.

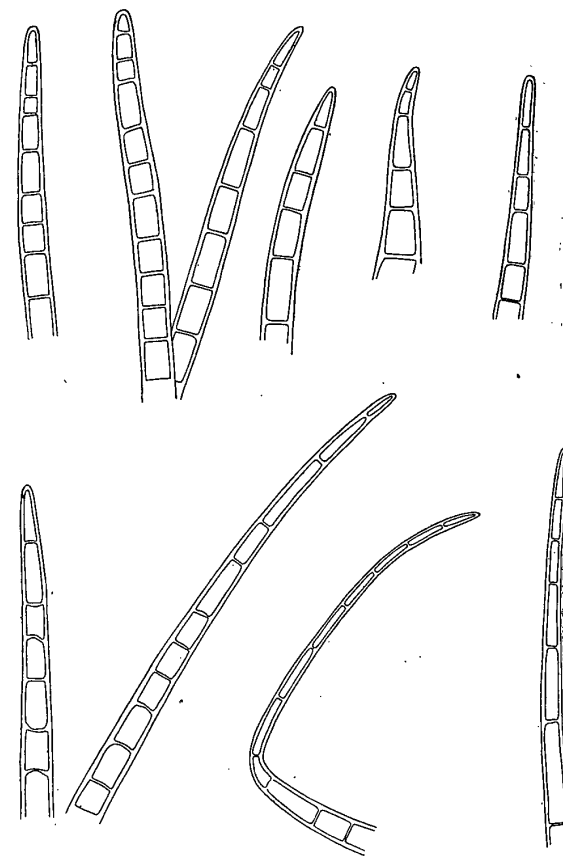


Рис. 55. *Acrosiphonia saxatilis* (Rupr.) Vinogr. var. *saxatilis*: верхушки веточек.

поочередное, реже, на отдельных участках ветвей, одностороннее; ветви часто отходят в одной плоскости и в верхней части дерновины собраны в более или менее четкие пучочки. Основные ветви 70—100 (115) мкм шир. Боковые веточки 50—70 мкм шир. у основания и 25—45 мкм шир. у вершины, утончающиеся от основания к вершине приблизительно в 2 раза. В нижней половине боковые веточки короткочленистые, в верхней состоят из вытянутых утончающихся клеток, на вершине отогнутые или крючковидно загнутые. В сформировавшейся дерновине все ветви имеют

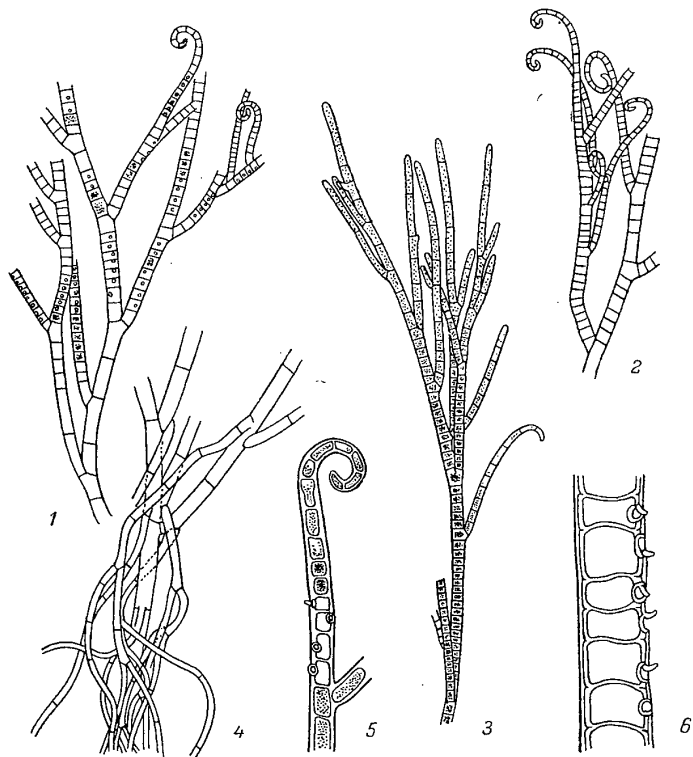


Рис. 56. *Acrosiphonia heterocladia* (Sakai) Vinogr. (По: Sakai, 1954).

1 — часть зрелого слоевища с гаметами, 2 — часть слоевища с загнутыми веточками, 3 — верхняя часть молодого слоевища, 4 — базальная часть слоевища с ризоидами, 5 — загнутая веточка с гаметами, 6 — пустые гаметы с «крышечками».

тенденцию утончаться от основания к вершине, в молодой апикальные части растущих ветвей несколько толще — до 130 мкм шир. Клетки цилиндрические, с толстыми оболочками, 8—25 мкм шир., с прямыми поперечными стенками и с хорошо заметными кольцевидными утолщениями на поперечных стенках, особенно в зрелых клетках, отношение длины к ширине в молодых вегетативных клетках, включая апикальные, равно 2—3 (4) : 1. При созревании дерновины клетки усиленно делятся и в массе становятся короче диаметра. В сформировавшейся и плодоносящей дерновине отношение длины клеток к ширине в нижней части основных ветвей равно 1.5—2.5 : 1, в ветвях и веточках в средней части дерновины 0.5—1.2 : 1. Гаметы образуются в коротких клетках сериями, в начале плодоношения по 3—8, позднее помногу в ряд, на основных и боковых ветвях. Плодоношение обильное.

Эпифит, на *Sargassum*, *Cystoseira*, *Chondrus*, *Phyllospadix* и пр. на каменисто-валунной и скалистой литорали и в сублиторальной кайме в местах с сильным движением воды.

Охотское море, Сахалин, Японское море.

Примечание. Хорошо отличается от других тонких видов *Acrosiphonia* кистевидной или пучковидной формой дерновины, неправильно поочередным отхождением ветвей и веточек в одной плоскости и образованием пучочков на вершине ветвей. У *A. saxatilis* и *A. ochotensis* ветвление также преимущественно неправильно поочередное и односторон-

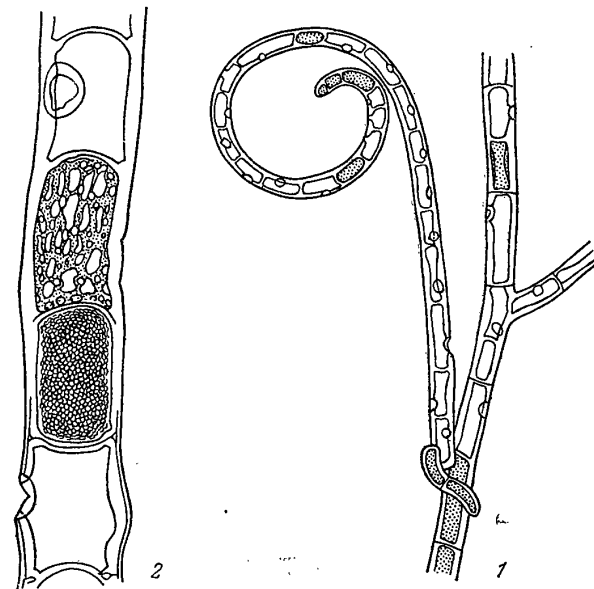


Рис. 57. *Acrosiphonia ochotensis* (Tokida) Vinogr. (По: Tokida, 1932).

1 — часть зрелого слоевища с пустыми гаметами, 2 — часть зрелой нити при большем увеличении.

нее, но пучочков никогда не образуется. Кроме того, для этого вида характерны такие признаки, как укороченные клетки в сформировавшейся дерновине, обильное плодоношение, расположение гаметангиев длинными сериями и почти постоянное наличие загнутых на вершине боковых веточек.

5. *Acrosiphonia ochotensis* (Tokida) Vinogr. comb. nov. — **Акросифония охотская** (рис. 57).

Spongomorpha ochotensis Tokida, 1932 : 5, fig. 1, tab. 1, fig. c. — *S. lanosa* auct. non Kütz.: E. Зинова, 1940 : 183. — *S. spinescens* auct. non Kütz.: E. Зинова, 1940 : 182, гр. р.

Дерновины небольшие, 2—5 см выс., мягкие, густые или редкие, не распадающиеся на отдельные пучки. Ризоиды 20—90 мкм шир. Ветвление поочередное или одностороннее, ветви отходят от всех сторон оси. Основные ветви 60—90 мкм шир. в нижней части и 80—140 мкм в средней части сформировавшейся дерновины. Боковые веточки 50—90 мкм шир., отогнутые или закручивающиеся, редко прямые, туповершинные, незначительно утончающиеся к вершине или одной ширины по всей длине. Клетки цилиндрические, с прямыми поперечными стенками, с тонкими или утолщенными оболочками 5—30 мкм толщ.; кольцевидные утолщения

на поперечных стенках отсутствуют, отношение длины к ширине по всей дерновине преимущественно 2—4 (5) : 1, реже 1—3 : 1, в веточках 1.5—3 : 1. Гаметангии вытянутые в длину (отношение длины к ширине 1.5—3 : 1), располагаются длинными сериями по 5—40 в ряд и только в самом начале плодоншения по 1—3. Плодоншение обильное, захватывает обычно как основные, так и боковые веточки до самой вершины, включая крючковидные.

На литорали на камнях и других водорослях.

Командорские и Курильские о-ва, Сахалин.

Примечание. Вид *A. ochotensis* полностью совпадает по описанию и изображению с описанным Токида видом *Spongomorpha ochotensis* (Tokida, 1932). В 1954 г. Токида (Tokida, 1954) переводит свой вид в синонимы вида *S. mertensii* (Rupr.) S. et G., руководствуясь довольно кратким описанием, данным Рупрехтом, и придавая первостепенное диагностическое значение признаку согнутых и закрученных веточек. Однако изучение коллекций Рупрехта, хранящихся в Ботаническом институте АН СССР, показало, что типовой образец *Conserva mertensii* Rupr. относится к виду *Acrosiphonia duriuscula*, которому также свойственны загнутые веточки. Поэтому представляется логичным восстановить самостоятельность вида, описанного в 1932 г. Токида.

A. ochotensis отличается от *A. arcta* полным отсутствием шиповатых веточек и, наоборот, постоянным наличием в разной мере загнутых ветвей и веточек (у *A. arcta* обычно развитие загнутых веточек сопряжено с развитием шиповатых веточек), слегка бочонковидной формой клеток и серийным расположением гаметангиев.

Порядок ULVALES Blackm. et Tansl. — Ульвовые

Blackman a. Tansley, 1902 : 136.

Слоевище многоклеточное, паренхимного строения, двухрядно нитчатое, пластинчатое, мешковидное, трубчатое, простое или разветвленное, дифференцированное на ризоидную, вегетативную и плодonoсящую части; последняя обособлена слабо, поскольку любая клетка слоевища, кроме ризоидной, потенциально может стать плодonoсящей. Органом прикрепления служит первичная многоклеточная подошва или вторично образующаяся ризоидная подошва. Рост на ранних стадиях апикальный и интеркалярный, позднее только интеркалярный, диффузный. Клетки плотно прилегающие или рыхло расположенные в межклеточном веществе. Клеточные оболочки тонкие или утолщенные. Хлоропласт 1, пристенный, пластинчатый, различной конфигурации, с 1 или несколькими пиреноидами. Ядро 1, занимает центральное положение, изредка в ризоидных клетках некоторых представителей их несколько.

Вегетативное размножение путем образования дополнительных проростков из клеток базального диска и пролификаций из клеток слоевища. Бесполое размножение двух- или четырехжгутиковыми зооспорами и апланоспорами. Половое размножение двухжгутиковыми гаметами; половые растения, как правило, двудомные. Зооспоры и гаметы образуются в обычных клетках и выходят через разрыв в оболочке или через специальную пору. Половой процесс изогамный или анизогамный. Зигота, так же как и зооспоры, может переживать неблагоприятные условия в течение длительного времени, сохраняя жизнеспособность. Характерны изоморфная и гетероморфная смена форм развития; в последнем случае одна из форм представлена одной клеткой или микроскопической стелющейся структурой. Половая или бесполовая формы развития могут вторично редуцироваться. Цитологический цикл диплогаплофазный, мейоз спорический. Ранние стадии онтогенеза представлены однорядной вертикальной нитью или стелющейся дисковидной структурой.

Организмы морские, широко распространенные в прибрежной полосе морей Мирового океана, в меньшей мере пресноводные.

В дальневосточных морях порядок представлен 4 семействами.

Примечание. В настоящее время в порядке насчитывается 4 семейства и 10 родов (Виноградова, 1974б). Многие из этих родов обладают сходным морфологическим строением. До тех пор пока систематика порядка строилась главным образом на морфологии сформировавшегося слоевища, он считался однородной группой, включающей всего несколько родов. Однако, когда началось изучение развития и биологии ульвовых, было обнаружено, что многие представители этого порядка, имеющие одну и ту же морфологию взрослого таллома и неразличимые внешне, обладают принципиальными различиями в онтогенезе. Это заставило поместить их в разные роды и разные семейства. Вместе с тем часто различия между семействами проявляются только на ранних стадиях развития и поэтому не всегда на них можно опираться при определении этих водорослей. Сознавая объясняющееся этим несовершенство таблицы для определения семейств и невозможность дать практические указания к их различению, мы приводим здесь же таблицу для определения родов всего порядка в целом.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ

- I. Вертикальное слоевище формируется из клеток стелющейся дисковидной структуры в результате отслаивания и разрастания верхнего клеточного слоя. Стадия однорядной нити отсутствует **Monostromataceae** (с. 96).
- II. Вертикальное слоевище формируется через стадию однорядной вертикальной нити.
 1. Слоевище пластинчатое, однослойное, развивается непосредственно из однорядной нити, минуя трубчатую структуру **Gayraliaceae** (с. 104).
 2. Слоевище двухрядно нитчатое, трубчатое и пластинчатое, развивается из однорядной нити через трубчатую структуру (за исключением двухрядно нитчатого).
 - A. Слоевище трубчатое, всегда неразветвленное. Клетки расположены рыхло и собраны группами, по крайней мере в нижней части слоевища **Capsosiphonaceae** (с. 105).
 - B. Слоевище двухрядно нитчатое, трубчатое, пластинчатое. Клетки расположены плотно и групп не образуют **Ulvaceae** (с. 107).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Слоевище нитчатое, из двух рядов клеток . . . **Percursaria** (с. 107).
- II. Слоевище трубчатое, цилиндрическое или уплощенное, но всегда с полостью или ее остатками, простое или разветвленное.
 1. Клетки расположены рыхло и собраны группами по 2—4, по крайней мере в нижней части слоевища. Слоевище всегда простое, до 4 мм шир **Capsosiphon** (с. 105).
 2. Клетки расположены плотно и групп не образуют. Слоевище разветвленное или простое.
 - A. Клетки с поверхности 5—11 (14) мкм в диам., расположенные беспорядочно **Blidingia** (с. 101).
 - B. Клетки с поверхности 10—30 (60) мкм в диам., расположенные рядами или беспорядочно **Enteromorpha** (с. 110).
- III. Слоевище пластинчатое, в виде цельного или разорванного мешка или воронкообразное.
 1. Слоевище пластинчатое, двухслойное, грубое . . . **Ulva** (с. 108).
 2. Слоевище пластинчатое, однослойное.

- А. Пластина на трубчатой ножке 1—3 мм выс., грубая, при высушивании буреет. Хлоропласты с несколькими пиреноидами *Ulvaria* (с. 109).
- Б. Пластина однослойная от самого основания, нежная. Хлоропласты с 1 пиреноидом *Protomonostroma* (с. 104).
3. Слоевище в виде цельного или разорванного, часто до основания, мешка или воронкообразное.
- А. Клетки с поверхности слоевища средних размеров, 8—27×6—20 мкм *Monostroma* (с. 96).
- Б. Клетки с поверхности слоевища мелкие, 5—8×4—6 мкм, часто расположенные группами *Kornmannia* (с. 100).
- IV. Слоевище микроскопическое, в форме многоклеточного диска *Gomontia* (с. 99).

Сем. **MONOSTROMATACEAE** Kunieda ex Suneson —
Моностромовые

Suneson, 1947: 245. — Non *Monostromataceae* Gayral, 1965: 633.

Слоевище трубчатое, мешковидное, воронкообразное, однослойно-пластинчатое, а также микроскопическое, в форме стелющегося многоклеточного диска. Клетки расположены в межклеточном веществе более или менее рыхло или сближенно. Выход спор и гамет происходит через отверстие с ровными или неровными краями во внешней стенке клетки. Стадия однорядной нити отсутствует. При прорастании образуется горизонтальный многоклеточный диск, многослойный в центральной части. Макроскопический таллом формируется в результате отслаивания и разрастания верхнего слоя диска. Смена форм развития гетероморфная, реже отсутствует.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Слоевище в молодом состоянии мешковидное или воронкообразное, позднее пластинчатое. Клетки средних размеров или мелкие.
1. Слоевище мешковидное или, позднее, пластинчатое, однослойное. Клетки средних размеров, 8—27×6—20 мкм *Monostroma*.
2. Слоевище воронкообразное или разорванное на пластинчатые лопасти. Клетки мелкие, 5—8×4—6 мкм *Kornmannia*.
- II. Слоевище трубчатое, простое или разветвленное. Клетки мелкие, 5—11 (14) мкм в диам. *Blidingia*.
- III. Слоевище микроскопическое, стелющееся в форме многоклеточного диска *Gomontia*.

Род **MONOSTROMA** Thur. — Монострома

Thuret, 1854: 29; Papenfuss, 1960: 315; Bliding, 1968: 596. — *Ulvopsis* Gayral, 1964: 2151; 1965: 630. — Non *Monostroma* Thur. emend. Gayral.

Слоевище вначале мешковидное, позднее разрывается, становясь однослойным пластинчатым. Клетки средних размеров, 8—27 мкм в диам., расположенные в межклеточном веществе рыхло или сближенно, в основании слоевища с ризоидными отростками. Хлоропласт с 1, реже 2—3 (5) отчетливо видимыми пиреноидами.

Половое размножение двухжгутиковыми гаметами. Гаметы образуются в клетках пластинчатого слоевища и выходят через широкое отверстие овальной или звездчатой формы. Характерна гетероморфная смена форм развития. Макроскопическое слоевище — гаметофит, спорофит одно-

клеточный, часто сверлящий раковины моллюсков. Клетка спорофита делится с образованием зооспор или иногда прорастает сразу в многоклеточный диск. Правильная смена форм развития может нарушаться, и тогда гаметы, теряя способность к копуляции, прорастают как в спорофит, так и в гаметофит.

Виды пресноводные и морские, широко распространены в бореальной зоне, заходят в арктическую.

Примечание. После работы Виттрока (Wittrock, 1866) и до последнего времени в роде *Monostroma* объединялись все виды, характеризующиеся в позднем онтогенезе однослойным пластинчатым слоевищем. В настоящее время выяснилось, что это группа сборная, и к роду *Monostroma* следует относить только те формы, которые имеют строение и развитие, общие с таковыми *M. bullosum* (Roth) Thur. (Виноградова, 1974б).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Клетки круглые или овальные, рыхло расположенные, в основании слоевища овальные или булавовидные, незначительно вытянутые, 13—40×10—22 мкм.
1. Клетки с поверхности в верхней части слоевища 8—14×6—12 мкм. На поперечном срезе внешние оболочки клеток сильно утолщенные. Утолщения слоистые, ориентированные под углом к поверхности 2. *M. crassidermum*.
2. Клетки с поверхности в верхней части 13—27×13—22 мкм, с толстыми оболочками. На поперечном срезе внешние оболочки клеток менее утолщенные. Утолщения иногда слоистые, ориентированные перпендикулярно к поверхности. Эпифит 1. *M. grevillei* subsp. *japonicum*.
- II. Клетки 4—6-угольные, угловатые или округлые, более или менее плотно расположенные, в основании слоевища заметно вытянутые, 25—140×15—30 мкм, с параллельными боковыми стенками 1. *M. grevillei* subsp. *grevillei*.

1. *Monostroma grevillei* (Thur.) Witt. — Монострома Гревилля.

Wittrock, 1866: 57, tab. 4, fig. 14. — *Enteromorpha grevillei* Thuret, 1854: 25.

Слоевище 1—15 (100) см дл., ярко- или бледно-зеленое, нежное, на мешковидной стадии удлинненно-булавовидное, часто энтероморфообразное, разрываясь, становится неправильно лопастным, пластинчатым. Клетки с поверхности в ризоидной зоне удлинненно-овальные или веретеновидные, часто сильно вытянутые, 25—140×15—30 мкм, постепенно переходящие в ризоидные отростки. Ризоидная зона развита в разной мере и нечетко ограничена от остальной пластины. Над ризоидной зоной клетки прямоугольные, ромбовидные или овальные, расположенные продольными рядами или беспорядочно. В остальной части слоевища клетки 4—6-угольные, угловатые или овально-округлые, изодиаметрические или вытянутые, расположенные сближенно или рыхло, иногда собранные в группы по 2—4, 8—27×6—20 мкм. Толщина пластины в нижней части слоевища 19—81 мкм, в верхней 12—40 мкм. На поперечном срезе внешние оболочки клеток тонкие или заметно утолщенные. Утолщения слоистые, ориентированные перпендикулярно к поверхности слоевища. Клетки прямоугольные или овальные, 7—30 мкм выс., высота их меньше ширины, равна ей или в 2—3 раза больше. При плодоношении клетки округляются, клеточные оболочки выступают явственнее, межклетники увеличиваются.

На литорали и в верхней части сублиторали разной степени прибойности на камнях и водорослях, выносит опреснение и загрязнение.

Subsp. *grevillei* (табл. VII).

Виноградова, 1974б: 39, табл. 1—4. — *Monostroma grevillei* (Thur.) Wittrock, 1866: 57, tab. 4, fig. 14; Е. Зинова, 1933: 11; 1954а: 266; 1954б: 315; Nagai, 1940: 17, tab. 1, fig. 29, 30; Возжикская, 1964: 419; Виноградова, 1967б: 127, рис. 6—9. — *M. arcticum* Wittrock, 1866: 44, tab. 2, fig. 8; Е. Зинова, 1933: 12; 1954в: 368; Nagai, 1940: 18, tab. 1, fig. 31—32; Tokida, 1954: 61, tab. 5, fig. 14—17; таб. 7, fig. 1—7. — *M. vahlii* J. Agardh, 1882—1883: 109, tab. 3, fig. 84—89; Е. Зинова, 1954б: 315. — *M. saccoideum* Kjellman, 1883: 296, tab. 28, fig. 1—10; Е. Зинова, 1954б: 315. — *M. angicava* Kjellman, 1883: 287, tab. 29; Tokida, 1954: 62, tab. 5, fig. 3—6; таб. 11, fig. С. — *Enteromorpha grevillei* Thuret, 1854: 25. — *Ulvopsis grevillei* (Thur.) Gaurat, 1964: 2151; 1965: 630, fig. 1, tab. 3, В, С.

Мешковидная стадия слоевища сохраняется сравнительно долго, иногда вплоть до плодоношения. Клетки с поверхности в ризоидной зоне сильно вытянутые в длину, 25—140×15—30 мкм, ориентированные в одном направлении. Над ризоидной зоной клетки прямоугольные или неправильно 4-угольные, с параллельными боковыми стенками, более или менее удлиненные, по направлению вверх укорачивающиеся постепенно или резко. В остальной части слоевища клетки 4—6-угольные, угловатые или округлые, изодиаметрические или вытянутые, 6—27×5—20 мкм, с тонкими оболочками, сближенные, иногда собранные в группы по 2—4. Толщина пластины в нижней части слоевища 18—50 (65) мкм, в верхней 12—40 мкм. Высота клеток 7—20 мкм. Внешние оболочки клеток на поперечном срезе тонкие или утолщенные.

Преимущественно в среднем горизонте литорали разной степени прибойности. На прибойных скалистых берегах растения обычно небольших размеров (1—15 см дл.), в кутловых участках бухт на песчано-каменистом грунте могут достигать 1 м дл. Легко выносит опреснение и загрязнение. Не выносит обсыхания, поэтому растет в литоральных лужах и ваннах, там, где во время отлива держится вода. Нередко эпифит.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Subsp. *japonicum* Vinogr. (табл. VIII, 1—4).

Виноградова, 1974б: 43, табл. 5. — *Monostroma grevillei* auct. non Wittrock: Е. Зинова, 1928: 28; Noda, 1962: 84, fig. 4. — *M. crispatum* auct. non Kjellm.: Е. Зинова, 1928: 28. — *M. angicava* auct. non Kjellm.: Noda, 1962: 85, fig. 6, 7.

Слоевище уже на молодой стадии рассеченное почти до самого основания на более или менее узкие лопасти, волнистые по краю. Клетки с поверхности в ризоидной зоне незначительно вытянутые, овальные, 27—40×17—22 мкм, беспорядочно расположенные. Над ризоидной зоной клетки овальные, 18—40×16—24 мкм, рыхло и беспорядочно расположенные. В остальной части слоевища клетки округло-овальные, 13—22 (27)×13—18 (22) мкм, с толстой оболочкой, расположенные рыхло по 1 или по 2—3. Толщина пластины в нижней части слоевища 40—81 мкм, в верхней 21—40 мкм. Высота клеток 15—30 мкм. Внешние оболочки клеток на поперечном срезе толстые, иногда слоистые. При действии раствора Люголя слоевище легко окрашивается в красно-фиолетовый цвет.

Преимущественно как эпифит на водорослях *Coccolophora*, *Rhodomela*, *Grateloupia*, *Sargassum* и др., на открытых и полужаженных местах в нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали.

Японское море.

Примечание. Отличается от subsp. *grevillei* наличием волнистого края у лопастей слоевища, строением клеток с поверхности как в ризоидной зоне, так и по всему слоевищу, более толстой пластиной и более крупными клетками на поперечном срезе. Клеточные оболочки на поперечном

срезе, достигая значительной толщины, напоминают таковые *Monostroma crassidermum*, но никогда не располагаются косо, как у последнего вида. Внешне легко спутать с *Kornmannia zostericola*.

2. *Monostroma crassidermum* Tok. — Монострома толстокожистая (табл. VIII, 5—8).

Tokida, 1954: 63, tab. 5, fig. 7—13; tab. 11, fig. D; Возжикская, 1964: 419; А. Зинова, 1959: 148. — *M. angicava* auct. non Kjellm.: Tokida, 1934: 17.

Слоевище 1—20 см дл., зеленое или желто-зеленое, нежное, легко разрушающееся, на мешковидной стадии шаровидное или удлиненно-яйцевидное с клиновидным основанием, позднее пластинчатое. Форма пластины округлая или неправильно лопастная с пупочковым основанием и с неровно оборванными волнистыми краями. Клетки с поверхности в ризоидной зоне булавовидные, незначительно вытянутые, 13—24×10—16 мкм, с узкими и длинными ризоидными отростками, как правило резко отграниченными от клетки. Иногда от одной клетки отходит по 2 ризоида. Ризоидная часть слоевища четко отграничена от остальной пластины. В остальной части слоевища клетки круглые, полукруглые или овальные, расположенные беспорядочно и рыхло по 1 или по 2. В нижней части слоевища, над ризоидами, они более крупные, 10—18×8—13 мкм, и более плотно расположенные, хотя межклетники остаются хорошо заметными. Выше клетки уменьшаются в размерах, 8—14×6—12 мкм, межклетники увеличиваются. Толщина пластины в нижней части 40—140 мкм, в верхней 24—100 мкм. На поперечном срезе внешние оболочки клеток сильно утолщенные, слоистые, косо расположенные, с четко выраженными межклетниками. Клетки на поперечном срезе округлые или овальные, суженные на концах, 8—19×5—14, чаще 8—11×8—11 мкм; высота их равна ширине или несколько ее превышает (редко в 2 раза). При плодоношении клетки увеличиваются в размерах, 13—20×11—16 мкм, и округляются, что резко отличает их от нижележащих клеток. На поперечном срезе толщина пластины и высота клеток увеличиваются, при этом клетки располагаются не четко в одной плоскости, а беспорядочно.

В хорошо промываемых и прибойных местах при отсутствии признаков опреснения, в нижнем горизонте литорали и в сублиторали до глубины 5 м. Иногда эпифит *Corallina*. На юго-западном побережье Сахалина характерен для вершин гряд и для зоны *Phyllospadix*. На Сахалине и Курильских о-вах один из широко распространенных видов.

Берингово и Охотское моря, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Примечание. Весь облик вида довольно характерен и незначительно меняется в разных точках ареала; только курильские образцы обнаруживают меньшую толщину пластины. Однако, как видно из описания вида, степень выраженности характерных для него признаков может меняться, и тогда вид становится трудно отличим, с одной стороны, от *M. grevillei*, с другой — от *Protomonostroma undulatum*. От обоих видов отличается строением клеток основания слоевища и наличием толстых слизистых оболочек, по крайней мере в нижней половине растения. В случае незначительного развития слизистых утолщений поперечный срез *Monostroma crassidermum* отличается формой клеток, которые никогда не бывают прямоугольной формы, как у *M. grevillei*, и косо направленными утолщениями внешних клеточных оболочек.

Род GOMONTIA Born. et Flah. — Гомонтия

Bornet et Flahault, 1888: 164; Kornmann, 1959: 229.

Слоевище стелющееся, микроскопическое, вначале в форме разветвленных нитей, позднее в форме компактной дисковидной пластины, многослойной в центральной части. Клетки неправильно многоугольные, расположенные рыхло или сближенно. Хлоропласт с несколькими пиреноидами.

Половое размножение двухжгутиковыми гаметами. Гаметы образуются в клетках центральной части диска и освобождаются в результате набухания и частичного растворения клеточных стенок. Половые растения однодомные. Характерна гетероморфная смена форм развития. Дискويدное слоевище — гаметофит, спорофит одноклеточный. Клетка спорофита крупная, снабженная несколькими ризоидными выростами.

В природе род известен по спорофиту, обитающему обычно в раковинах моллюсков.

Примечание. Род *Gomontia* очень близок к роду *Monostroma*. Сходной морфологией и образом жизни обладают спорофиты видов обоих

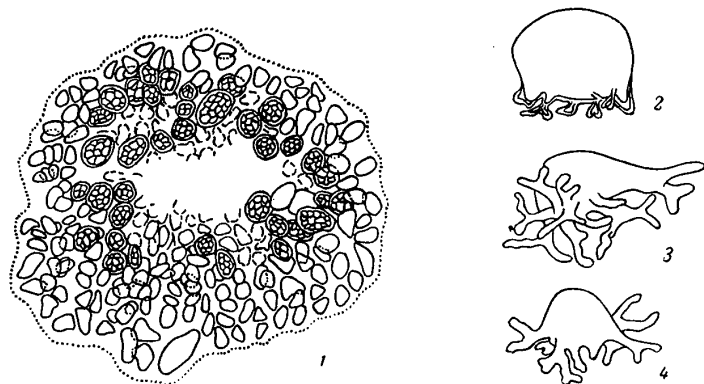


Рис. 58. *Gomontia polyrhiza* (Lagerh.) Born. et Flah. (По: Kornmann, 1959).

1 — слоевище гаметофита, 2—4 — клетки спорофита.

родов. Слоевище гаметофита *Gomontia*, как это было изучено Корнманом (Kornmann, 1959), сходно с начальными стадиями развития слоевища *Monostroma*, отличие состоит только в том, что у *Gomontia* не образуется мешковидного слоевища, а развитие заканчивается на стадии многослойного горизонтального диска.

1. *Gomontia polyrhiza* (Lagerh.) Born. et Flah. — Гомонтия многоризоидная (рис. 58).

Bornet et Flahault, 1888 : 164. — *Codiolum polyrhizum* Lagerheim, 1885 : 22, tab. 28, fig. 1—16; Kornmann, 1959 : 229, fig. 1—9.

Спорофит наиболее часто встречается в природе. Клетка 150—250 мкм дл., 30—150 мкм шир., неопределенных очертаний, с многочисленными простыми или разветвленными ризоидами.

В раковинах моллюсков на литорали, часто в загрязненных местах. Японское море.

Род KORNMANIA Blid. — Корнмания

Bliding, 1968 : 610; Виноградова, 1974б : 45.

Макроскопическое слоевище однослойное, пластинчатое, с трубчатым основанием. При формировании слоевища из клеток базального диска образуется замкнутая мешковидная или открытая на вершине трубчатая структура, которая позднее разрывается. Клетки мелкие, 5—11 мкм в диам., более или менее сближенно расположенные, нередко группами по 4—16 клеток. Хлоропласт — тонкая пластинка с 1 крупным, плохо видимым пиреноидом.

Бесполое размножение четырехжгутиковыми зооспорами. Зооспоры

образуются в клетках верхней части слоевища и выходят через округлое отверстие в середине внешней стенки клетки, которое может занимать почти всю поверхность или только часть ее. Зооспоры (и гаметы) лишены стигмы, не реагируют на свет или отрицательно фототаксичны. Имеется гетероморфная смена форм развития, при которой макроскопическое пластинчатое слоевище — спорофит, гаметофит представлен многослойным базальным диском. Половой процесс — изогамия, половые растения однодомные.

Известные виды морские. Распространены в бореальной зоне Атлантического и Тихого океанов.

1. *Kornmannia zostericola* (Tild.) Blid. — Корнмания зостеролая (табл. IX, 7—10).

Bliding, 1968 : 620. — *Monostroma zostericum* Tilden, 1900 : n° 388; Yendo, 1917 : 184; Setchell a. Gardner, 1920b : 238, tab. 14, fig. 12, 13; Nagai, 1940 : 20, tab. 1, fig. 27, 28; Tokida, 1954 : 59, tab. 6, fig. 1—3; Scagel, 1966 : 40, tab. 18, fig. A—C. — *M. areolatum* Setchell a. Gardner, 1920b : 240, tab. 25, 26, fig. 2. — *Prasiola fluviatilis* auct. non Aresch.: E. Зинова, 1928 : 31, pr. p.; 1933 : 13.

Слоевище 1—7(10) см дл., светло-зеленое, нежное, воронкообразное или разорванное на лопасти почти до самого основания. Лопасти волнистые, складчатые или курчавые по краю. Клетки с поверхности в основании слоевища кеглевидной формы, с тонкими ризоидными отростками, которые быстро укорачиваются и исчезают. Над ними клетки вытянутые, с параллельными продольными стенками и прямыми или косыми поперечными перегородками, 15—40 мкм дл., 12—19 мкм шир., расположенные продольными рядами. Эта зона имеет различную степень развития, часто развита незначительно или совсем отсутствует, и тогда сразу над ризоидными клетками располагаются группы беспорядочно расположенных клеток. Между крайними формами имеются все переходы в зависимости от степени развития вытянутых клеток. Над зоной вытянутых клеток (в случае ее наличия) клетки делятся преимущественно в поперечном направлении, так что 2—10 дочерних клеток остаются расположенными в ряд и сближенными, при этом расположение клеток группами выступает тем отчетливее, чем более рыхло клетки располагаются в межклеточном веществе. Выше деление происходит в разных направлениях, постепенно продольные ряды в расположении исчезают, клетки уменьшаются в размерах. Выше по слоевищу клетки 4-угольные, округлых очертаний, часто почти квадратные, 4—10×3—8 мкм, реже крупнее, 8—13×6—11 мкм, расположены плотно или ареолами по 4—16 клеток. Самые мелкие клетки находятся у края слоевища. Толщина пластины в нижней части 15—27 мкм, в верхней 8—12 мкм. Клетки на срезе внизу 8—16 мкм выс., несколько вытянутые в высоту, сверху 6—8 мкм, округлые. Утолщения внешних оболочек, кроме самой нижней части слоевища, не наблюдается.

В нижнем горизонте литорали и до глубины 7 м в неопределенных условиях. В Японском море образует массовые заросли в биоценозе *Phyllospadix* в апреле—мае. На Курилах, хотя и встречается довольно часто, не достигает такого количественного развития. Встречен только как эпифит *Zostera* и *Phyllospadix*, а также *Fucus*, *Rhodymenia*, *Halosaccion*, *Acrosiphonia* и пр.

Юго-вост. Камчатка, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Род BLIDINGIA Kylin — Блиндингия

Kylin, 1947 : 181; 1949 : 30, fig. 30, 31; Виноградова, 1974б : 49.

Слоевище трубчатое, простое или разветвленное. Клетки мелкие, сближенно или почти плотно расположенные в межклеточном веществе. Хлоропласт звездчатой формы, с 1 пиреноидом в центре.

Размножение бесполое, четырехжгутиковыми зооспорами. Зооспоры выходят через округлое отверстие во внешней стенке клетки. Они лишены стигмы и не обнаруживают фототаксиса. Половое размножение неизвестно.

Виды морские, хотя некоторые выносят большую степень опреснения. Характерны для бореальной и арктической зон.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. На поперечном срезе внутренние клеточные оболочки не утолщенные или утолщенные незначительно, 1.5—9 мкм толщ. 1. *B. minima*.
II. На поперечном срезе внутренние клеточные оболочки сильно утолщенные, до 10—60 мкм 2. *B. chadefaudii*.

1. *Blidingia minima* (Näg. ex Kütz.) Kylin — Блиндия маленькая. Kylin, 1947: 181. — *Enteromorpha minima* Näg. ex Kütz. 1849: 486.

Слоевище до 15—20 см дл., простое или разветвленное. Клетки с поверхности в основании слоевища вытянутые в длину, по всему слоевищу 4—5-угольные, угловатые или округлые, 4—13×4—10 мкм, по направлению к вершине увеличиваются в размерах, расположены беспорядочно, за исключением основания слоевища и узких ветвей, где прослеживаются нечеткие продольные ряды. Толщина слоевища 10—20 мкм, лишь в самом основании заметно больше, чем в остальной части слоевища. Клетки на поперечном срезе прямоугольные или овальные, несколько вытянутые в высоту, 6—11×4—7 мкм, в среднем 7.9×5.1 мкм. Наружные оболочки 1.3—5.5 мкм толщ., внутренние незначительно утолщены, до 1.5—9 мкм, иногда слоистые.

В супралиторали и на литорали в прибойных и защищенных местах, нередко в условиях опреснения.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФОРМ

- I. Слоевище простое или с редкими ветвями 1-го порядка f. *minima*.
II. Слоевище с обильными ветвями 1-го и 2-го порядков f. *subsalsa*.

f. *minima* (табл. IX, 1—3).

Bliding, 1963: 23, fig. 7a—m; Виноградова, 19746: 50, табл. 9, 1—5. — *Blidingia minima* (Näg. ex Kütz.) Kylin, 1947: 181; Scagel, 1966: 42, tab. 21, C—E. — *Enteromorpha minima* Näg. ex Kütz. 1849: 486; 1856: tab. 43, 3. — *E. micrococca* Kütz. sensu Ahlner, 1877: 46, fig. 7a, b; Nagai, 1940: 10, tab. 1, fig. 7, 8. — *E. nana* (Sommerf.) Sjöstedt, 1939: 35; Tokida, 1954: 50, tab. 4, fig. 17—19; Возжикская, 1964: 419. — *E. nana* var. *minima* (Näg.) Sjöstedt, 1939: 38, pr. p. — *Ulva intestinales* var. *nana* Sommerfelt, 1826: 186.

Exsicc. Wittr. et Nordst. 1877: n° 43, *E. minima* f. *glacialis*; Collins, Holden a. Setchell, 1895: n° 66, *E. micrococca*.

Слоевище 0.5—15 см дл. и 0.5—6 мм шир., простое или с редкими ветвями в основании, гладкое или неправильно закрученное, внешне напоминающее слоевище *Enteromorpha intestinalis*. Клетки с поверхности в средней части слоевища 4—7 (9)×4—6 (7) мкм, по направлению к верхушке увеличиваются и достигают размеров (5) 7—9 (11)×5—8 (10) мкм.

Характерна для верхнего горизонта валунной и скалистой литорали открытых мест, где часто является поясообразующей, но легко заходит в полузащищенные места, вынося небольшую степень опреснения.

Примечание. Растения из открытых местообитаний отличаются небольшими размерами слоевища (1—4 см дл. и 0.5—2 мм шир.) и более мелкими клетками, тогда как в защищенных условиях растения достигают 15 см дл. и 6 мм шир. и имеют более крупные клетки.

f. *subsalsa* (Kjellm.) Vinogr. (табл. IX, 4—6).

Виноградова, 19746: 51, табл. 10. — *Blidingia minima* var. *subsalsa* (Kjellm.) Scagel, 1957: 37; 1966: 43, tab. 22, fig. A—D. — *B. minima* var. *ramifera* Bliding, 1963: 27, fig. 8, 9. — *B. marginata* subsp. *subsalsa* (Kjellm.) Bliding, 1963: 37, fig. 141, 15c, pr. p. — *Enteromorpha micrococca* f. *subsalsa* Kjellman, 1883: 292; Setchell a. Gardner, 1920b: 249, tab. 16, fig. 1; Nagai, 1940: 11, tab. 1, fig. 9. — *E. nana* var. *subsalsa* (Kjellm.) Sjöstedt, 1939: 53; Tokida, 1954: 52.

Exsicc. Wittr. et Nordst. 1878: n° 131, *E. clathrata* var. *uncinata*; Collins, Holden a. Setchell, 1902: n° 912, *E. minima*.

Слоевище обильно разветвленное, спутанное, 0.1—3 мм шир. Ветви 1-го порядка длинные, узкие, более или менее густо покрытые короткими веточками, часто шиловидными и крючковидными. Основная ось расширяется кверху или остается узкой, нередко складчатой скрученной. Клетки с поверхности в средней части слоевища неправильно многоугольные с округлыми углами, 5—13×5—10 мкм, беспорядочно расположенные, за исключением самых узких веточек.

Характерна для мест, где сказываются опреснение и влияние суши. Растет в супралиторали и на литорали, близ рек, ручейков или в лагунах с солоноватой водой, заходит в водоемы, потерявшие связь с морем. В этих условиях часто образует массовые заросли. Наиболее характерна для арктических районов.

Примечание. Отличается от типовой формы обильным ветвлением по всей оси слоевища и наличием ветвей 2-го порядка; клетки в массе несколько крупнее за счет толстых оболочек. Вследствие того что ветви более узкие, расположение клеток более упорядоченное.

2. *Blidingia chadefaudii* (J. Feldm.) Blid. — Блиндия Шадефо (табл. X, 1, 2).

Bliding, 1963: 30, fig. 10, 11. — *Enteromorpha chadefaudii* J. Feldmann, 1954b: 15. — *Feldmannodora chadefaudii* (J. Feldm.) Chadefaud, 1957: 653. — *Enteromorpha micrococca* auct. non Kütz.: E. Зянова, 1933: 10; 1954b: 368.

Exsicc. Wittr. et Nordst. 1879: n° 223, *E. minima*.

Слоевище от 1—2 до 20—25 см дл., простое или с редкими веточками в основании. Клетки с поверхности неправильно многоугольные, часто округлые и тогда с хорошо различимыми межклетниками. В средней части слоевища клетки мелкие, 5—7×4—6 мкм, в верхней 8—10 (12)×5—8 (9) мкм. Толщина стенок слоевища 15—80 мкм, от основания к верхушке уменьшается. Клетки на поперечном срезе овальные, редко прямоугольные, часто с перетяжкой посередине, 5—11 мкм выс. и 4—7 мкм шир. Внешние оболочки могут утолщаться до 8 мкм. Внутренние оболочки каждой клетки сильно утолщенные, слоистые, конусовидной или полусферической формы. Достигая значительной толщины (до 60 мкм), они уже полностью не участвуют в делении клеток, в результате чего образуется «дендроидная система» оболочек, т. е. оболочки на поперечном срезе дихотомически «разветвлены».

В среднем горизонте песчано-каменистой и валунной литорали, в защищенных, но хорошо промываемых чистых местах. Заходит в места обитания *B. minima* var. *minima*, т. е. на открытые прибойные берега, выносит опреснение.

Юго-вост. Камчатка, Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Сем. GAYRALIACEAE Vinogr. — Гайраловые

Виноградова, 1969 : 1354; 19746 : 55. — *Monostromataceae* Gayral, 1965 : 633. — Non *Monostromataceae* Kunieda ex Suneson.

Слоевище пластинчатое, однослойное, образованное клетками, рыхло или сближенно расположенными в межклеточном веществе. Выход спор происходит через боковую стенку клетки в межклеточное вещество, в результате чего клеточные оболочки разрушаются. При формировании слоевища сначала возникает однорядная нить. Макроскопическое слоевище образуется непосредственно из однорядной нити, минуя трубчатую стадию. Смена форм развития не прослежена.

В семействе 2 рода, из них в дальневосточной флоре обнаружен только 1.

Род PROTOMONOSTROMA Vinogr. — Протомонострома

Виноградова, 1969 : 1354; 19746 : 55.

Слоевище пластинчатое, однослойное. Клетки расположены рыхло или сближенно, иногда группами по 2—4. Хлоропласт — светлая однородная пластинка, пиреноид 1.

Бесполое размножение четырехжгутиковыми зооспорами, лишенными стигмы, при этом наблюдается смена пластинчатого макроскопического и одноклеточного бесполого поколений.

Монотипный род.

1. *Protomonostroma undulatum* (Witr.) Vinogr. — Протомонострома волнистая.

Виноградова, 1969 : 1354. — *Monostroma undulatum* Wittrock, 1866 : 49, tab. 3, fig. 9.

Слоевище 5—20 см дл., 2—10 см шир., ярко- или бледно-зеленое, пластинчатое с самого начала роста, овальное с клиновидным основанием и волнистыми краями или широкопластинчатое с сердцевидным основанием. Клетки, расположенные вдоль продольной оси слоевища (средняя зона) и по его краям, различаются по величине и форме. В средней зоне в основании слоевища клетки вытянутые, 30—100×18—25 мкм, с ризоидами. Постепенно вверх клетки укорачиваются и принимают многоугольную или ромбовидную форму, ризоиды редют и исчезают. В середине слоевища клетки с поверхности в средней зоне 19—65×16—40 мкм, ближе к верхушке — 13—40×11—20 мкм. По краю пластины клетки с поверхности мельче, с более тонкими оболочками, невытянутые, уже на небольшом расстоянии от основания теряют ризоиды, в нижней половине слоевища 20—26×16—21 мкм, в верхней 8—26×8—13 мкм, округло-многоугольные. Толщина слоевища в средней зоне у основания 30—120 мкм, постепенно вверх уменьшается до 8—40 мкм. На поперечном срезе клетки вертикально или горизонтально вытянутые, 6—25×6—20 мкм. При спороношении края слоевища буреют и разрушаются, распадаясь на мелкие фрагменты. Клетки округляются и располагаются группами по 2—4.

На каменисто-валунной литорали и в верхней части сублиторали на открытых и защищенных местах. Эпифит.

Курильские о-ва, Японское море.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФОРМ

- I. Пластина в верхней части 16—40 мкм толщ. Различия между клетками средней зоны и краевыми прослеживаются высоко по слоевищу f. *undulatum*.
- II. Пластина в верхней части 8—27 мкм толщ. Различия между клетками средней зоны и краевыми исчезают уже в нижней половине растения f. *farlowii*.

F. undulatum (табл. X, 4—7).

Monostroma undulatum Wittrock, 1866 : 49, tab. 3, fig. 9; Collins, 1909 : 211. — *M. undulatum* Witr. f. *undulatum* : Виноградова, 1967 : 123, рис. 1, 2. — *M. undulatum* f. *typica* Foslie, 1890 : 114.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1898 : n° 406, *M. undulatum* f. *farlowii*.

Слоевище 5—20 см дл., до 10 см шир., овальное, с волнистыми краями и клиновидным основанием, ярко-зеленого цвета. Различия между средней зоной и краями слоевища прослеживаются почти до самой вершины. Клетки с поверхности в середине слоевища в средней зоне 30—65×20—40 мкм, ближе к верхушке 25—40×16—20 мкм. Толщина пластины в средней зоне у основания 60—120 мкм, постепенно вверх уменьшается до 40 мкм. На поперечном срезе клетки вертикально вытянутые, 16—27 мкм выс., 12—20 мкм шир., с толстым внешним слизистым слоем, иногда вытянутые горизонтально. По краю пластины клетки с поверхности в нижней половине слоевища 20—26×16—21 мкм, в верхней — 8—26×8—13 мкм. Толщина пластины у края в верхней части 16 мкм, клетки 11—13 мкм выс., 8—11 мкм шир.; близ основания общая толщина 30—60 мкм.

На каменисто-валунной литорали в среднем и нижнем горизонтах, на открытых, хорошо промываемых берегах, часто как эпифит.

F. farlowii (Foslie) Vinogr. (табл. X, 8).

Виноградова, 1974b : 57, табл. 13. — *Monostroma undulatum* f. *farlowii* Foslie, 1890 : 114; Rosenvinge, 1893 : 945; Collins, 1909 : 211; Tokida, 1954 : 60, tab. 7, fig. 8—14; tab. 12, fig. A—C; Виноградова, 19676 : 124, рис. 3. — *M. pulchrum* Farlow, 1881 : 41; Yendo, 1917 : 186.

Слоевище 5—10 (15) см дл., 2—5 см шир., бледно-зеленое, нежное, легко разрушающееся. Различия между средней зоной и краем слоевища исчезает близко к основанию слоевища. Уже в нижней половине растения клетки средней зоны с поверхности округло-многоугольные, 19—30×16—20 мкм, лишены ризоидов, краевые клетки 13—15×11—14 мкм. Часто наблюдается расположение клеток группами по 2. Толщина пластины в ризоидной части 30—60 (80) мкм, над ризоидами в средней зоне 20—40 мкм, в верхней части 8—27 мкм. Клетки на поперечном срезе почти равносторонние или вытянуто-горизонтальные, 6—15 мкм выс., 6—13 мкм шир.

На *Corallina*, *Gigartina*, *Laurencia*, *Ptilota* и других водорослях в открытых прибою местах на литорали и в самом верхнем горизонте сублиторали, встречается редко.

Сем. CAPSOSIPHONACEAE Chapm. — Капсосифоновые

Chapman, 1952 : 55; 1956 : 429; Виноградова, 19746 : 58.

Слоевище трубчатое. Клетки рыхло расположенные в межклеточном веществе. Выход спор и гамет осуществляется через отверстие во внешней стенке клетки, занимающее почти всю ее поверхность. При формировании слоевища проходит стадия однорядной вертикальной нити. Правильная смена форм развития отсутствует, реже гетероморфная.

В семействе 1 род.

Род CAPSOSIPHON Gobi — Капсосифон

Гоби, 1879 : 88; Parenfuss, 1951 : 311, 314.

Слоевище трубчатое, простое или с ложными ветвями, изредка с пролификациями. Клетки рыхло расположенные в межклеточном веществе. Дочерние клетки могут более или менее долго сохранять материнскую оболочку, и тогда возникает расположение клеток группами. Базальный

диск — вторичное образование, клеточной структуры. Хлоропласт с 1 центральным пиреноидом.

Бесполое размножение апланоспорами, двух- или четырехжгутиковыми зооспорами. Половое размножение двухжгутиковыми гаметами. Правильная смена форм развития гетероморфная или отсутствует. Зигота прорастает в трубчатый таллом или делится с образованием зооспор или апланоспор.

Все известные виды морские с широким экологическим диапазоном. Распространены в арктической и бореальной зонах.

1. *Capsosiphon groenlandicus* (J. Ag.) Vinogr. — **Капсосифон гренландский.**

Виноградова, 1969 : 1354; 19746 : 60. — *Monostroma groenlandicum* J. Agardh, 1882—1883 : 107, tab. 3, fig. 80—83.

Слоевище цилиндрическое, волосовидное, в основании и постепенно расширяющееся к вершине, 1—3 мм шир., простое. Клетки с поверхности в основании слоевища вытянутые, выше округлые или слегка угловатые, 5—14×4—12 мкм, рыхло расположенные в межклеточном веществе и собранные в группы по 2—4, одетые общей оболочкой, по направлению к верхушке расположение клеток становится более беспорядочным и сближенным, преобладают одиночные клетки или по 2 в общей оболочке; размеры их увеличиваются до 11—22×8—16 мкм. Стенки слоевища 17—60 мкм толщ. На поперечном срезе клетки 13—34 (40) мкм выс. и 6—15 мкм шир., сильно вытянутые в высоту. Характерны слизистые утолщения внутренних оболочек и образование слизи в полости слоевища. В нижних частях растения и в молодых нитях слизь развивается настолько, что заполняет всю полость, к верхушке постепенно исчезает. Нередко наблюдается утолщение внешней оболочки до 10—20 мкм.

На прибойной и защищенной литорали, встречается в загрязненных водах.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин (?), Японское море.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФОРМ

- I. Клетки с поверхности в верхней части слоевища 7—11×5—10 мкм
..... f. *groenlandicus*.
II. Клетки с поверхности в верхней части слоевища 13—18×11—13 мкм
..... f. *magnicellularis*.

F. groenlandicus (табл. XI, 1—6).

Виноградова, 19746 : 71, табл. 15. — *Monostroma groenlandicum* J. Agardh, 1882—1883 : 107, tab. 3, fig. 80—83; Rosenvinge, 1893 : 954, fig. 53; Collins, 1909 : 208; Е. Зинова, 1940 : 152; Nagai, 1940 : 16, tab. 1, fig. 22—24; А. Зинова, 1959 : 148. — *Enteromorpha groenlandica* (J. Ag.) Setchell & Gardner, 1920b : 248. — *Blidingia groenlandica* (J. Ag.) Vinogr. (Виноградова), 1968 : 39, рис. 1, 2.

Слоевище до 10 см выс. и 1—1.5 мм шир. Клетки с поверхности в нижней и средней частях слоевища (5) 7—11 (14)×(4) 5—10 (12) мкм, группы клеток и рыхлое их расположение прослеживаются высоко по слоевищу. На поперечном срезе клетки 16—25 мкм выс. и 6—11 мкм шир., высота их превышает ширину в 1.5—4 раза. Внешняя оболочка может утолщаться до 8—10 (20) мкм. При плодоношении клетки увеличиваются в размерах до 11—17×8—14 мкм с поверхности и до 30—40×10—14 мкм на поперечном срезе.

В верхнем горизонте прибойной скалистой или валунной литорали, где часто образует пояс вместе с *Bangia fuscopurpurea* и *Urospora penicil-*

iformis. В более защищенные места и в нижние горизонты литорали проникает редко.

F. magnicellularis Vinogr. (табл. XI, 7—10).

Виноградова, 19746 : 62, табл. 16.

Растения до 20 см выс. и до 2—3 мм шир., с волосовидным основанием. Клетки с поверхности в нижней части 8—11×7—9 мкм, выше — (11) 13—18 (22)×(8) 11—13 (16) мкм. Четко выраженные группы клеток и рыхлое их расположение прослеживаются лишь в нижней части слоевища. На поперечном срезе клетки 13—32 мкм выс. и 11—15 мкм шир., при плодоношении размеры несколько увеличиваются. Утолщения оболочек и внутреннее развитие слизи не характерны, однако и внутренняя, и внешняя оболочки могут достигать 10 мкм толщ.

В среднем и нижнем горизонтах литорали в защищенных и полужаженных условиях. Встречается в загрязненных водах.

Примечание. От типовой формы отличается 1) более крупными клетками, 2) менее четко выраженной группировкой клеток, 3) более сближенным расположением клеток в межклеточном веществе, особенно в средней части слоевища, где клетки могут приобретать угловатую форму, 4) несколько меньшим отношением высоты клеток к их ширине на поперечном срезе. Связана с типовой формой серией переходов.

Сем. ULVACEAE Lamour. — Ульвовые

Lamouroux, 1813 : 275 (59); Виноградова, 19746 : 63.

Слоевище двухрядно нитчатое, трубчатое или пластинчатое. Клетки плотно расположенные в межклеточном веществе. Выход спор и гамет осуществляется через округлое отверстие — пору в середине внешней стенки клетки. При формировании слоевища проходит стадию однорядной вертикальной нити. Смена форм развития изоморфная.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Слоевище нитчатое, из двух рядов клеток . . . *Percursaria* (с. 107).
II. Слоевище трубчатое, цилиндрическое или уплощенное, но всегда с полостью или ее остатками, простое или разветвленное . . .
..... *Enteromorpha* (с. 110).
III. Слоевище пластинчатое, однослойное или двухслойное.
1. Пластина двухслойная *Ulva* (с. 108).
2. Пластина однослойная, на трубчатой ножке до 1—3 мм выс., при высушивании буреет *Ulvaria* (с. 109).

Род PERCURSARIA Bory — Перкурсария

Bory, 1823 : 393; Виноградова, 19746 : 63.

Слоевище тонконитчатое, из двух рядов клеток, неразветвленное. Клетки прямоугольные, одинакового размера и формы; деление синхронное в обоих рядах. Плоскость продольных делений смещается, часто на 90°, поэтому с видимой поверхности нить выглядит двухрядной, однорядной или с клетками, частично налегающими друг на друга. Хлоропласт — пластинка с неровными краями, расположенная пояском по всей длине клетки или только в середине. Пиреноидов несколько.

Бесполое размножение четырехжгутиковыми зооспорами. Половое размножение двухжгутиковыми гаметами. Зооспоры и гаметы выходят, будучи заключенными в общий гиалиновый мешок. Изоморфная смена форм развития имеется, но не является обязательной. Прорастание начинается с образования однорядной вертикальной нити или стелющейся

структуры, из которой позднее возникает одна или несколько однорядных нитей, которые очень скоро становятся двухрядными.

Монотипный род.

1. *Percursaria percursa* (Ag.) Bory — Перкурсария пронизанная (рис. 59, табл. X, 3).

Bory, 1823 : 393; Setchell a. Gardner, 1920b : 271, tab. 14, fig. 6; Е. Зинова, 1954б : 316, рис. 1; Kornmann, 1956 : 259, fig. 1—7; Bliding, 1963 : 20, fig. 5, 6. — *Conferva percursa* Agardh, 1817 : 87.

Exsicc. Wittr. et Nordst. 1878 : n° 140, *Enteromorpha percursa*; Collins, Holden a. Setchell, 1898 : n° 469; 1902 : n° 968.

Нити 20—40 мкм шир., 13—20 мкм толщ. Клетки прямоугольные или квадратные, отношение длины к ширине 1—3 : 1. Оболочка тонкая или на отдельных участках утолщенная. Пиреноидов (1)2—3 (5).

В хорошо защищенных от прибоа местах на литорали и в верхней сублиторали на песчано-илистом грунте. Предпочитает опресненные участки моря, выносит значительное загрязнение, часто в кутах бухт и в лагунах.

Берингово море, Командорские о-ва, Охотское и Японское море.

Род *ULVA* L. emend. Thur. — Ульва

Thuret, 1854 : 28.

Слоевище пластинчатое, двухслойное, лишенное полости, простое, сложно рассеченное или разветвленное. Трубчатая стадия имеет место

Рис. 59. *Percursaria percursa* (Ag.) Bory: часть нити. (По: Scagel, 1966).

в раннем онтогенезе и является кратковременной. Базальный диск, как правило, вторичное образование ризоидной структуры. Ризоидные клетки диска в отличие от других клеток слоевища многоядерные. Хлоропласт — грубая пластина с четким краем, по мере старения клетки становится зернистым. Пиреноидов несколько.

Бесполое размножение двух- или четырехжгутиковыми зооспорами. Половое размножение двухжгутиковыми гаметами. Выход зооспор и гамет происходит через специальное отверстие — пору, образующуюся на верхушке сосочкообразного изгиба внешней стенки клетки. Характерная для рода изоморфная смена форм развития может нарушаться, и тогда остается лишь бесполое размножение.

Все известные виды морские, широко населяющие воды Мирового океана. Наиболее характерны для субтропической и бореальной зон.

1. *Ulva fenestrata* P. et R. — Ульва окончатая (табл. XII).

Постельс и Рупрехт, 1840 : 26, табл. 37; Nagai, 1940 : 8, tab. 1, fig. 5—6; tab. 3, fig. 1; Е. Зинова, 1954а : 267; 1954б : 317, пр. р.; 1954в : 368, пр. р. — *U. pertusa* Kjellman, 1897c : 4, tab. 1, 3, fig. 1—6; Nagai, 1940 : 8; Tokida, 1954 : 57. — *U. lactuca* auct. non L. : Е. Зинова, 1928 : 30; 1930 : 90; 1933 : 12, пр. р.; 1952 : 84; 1954а : 266, пр. р.; 1954б : 316, пр. р.; 1954в : 368, пр. р.; А. Зинова, 1959 : 148.

Пластина от нескольких сантиметров до 1 м дл., простая или рассеченная, с ровными или волнистыми краями, округлая, овально-удлиненная или широкая, неправильной формы, часто с перфорациями, обычно на корстой цилиндрической ножке. Основание клиновидной или сердцевидной формы, особенно у молодых растений. Цвет растений от темно-зеленого до светлого желто-зеленого, у отмирающих — до белесого. Клетки с поверхности в основании слоевища не вытянутые вертикально, неправильно многоугольные с округлыми углами, расположенные беспорядочно. Ризоидные клетки темно-зеленые, значительно крупнее остальных, вклиниваясь между которыми, поднимаются более или менее высоко по слоевищу. Ризоиды отходят от внутренних стенок клеток и с поверхности не видны. По слоевищу клетки с поверхности 4—6-угольные, неправильной формы, округлые или угловатые, 8—32×8—24 мкм. Толщина пластины в ризоидной части 100—200 мкм, в нижней половине растения 65—125 мкм, в верхней — 40—110 мкм. Высота клеток на поперечном срезе внизу 22—49 мкм, вверху 20—43 мкм. Ширина клеток 10—27 мкм. Отношение высоты клеток к их ширине меняется от (1) 1.2 : 1 до 3 : 1. Внутренние клеточные оболочки могут утолщаться, и тогда между клеточными слоями находится слизистый слой до 30 мкм толщ. Пиреноидов 1—3.

Один из самых распространенных видов зеленых водорослей в морях Дальнего Востока. Отличается широкой экологической амплитудой: растет на литорали и в сублиторали до глубины 20 м, в местах защищенных и открытых, в чистых и загрязненных водах.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Род *ULVARIA* Rupr. — Ульвария

Ruprecht, 1850 : 218 (410); Bliding, 1963 : 8; Gayral, 1964 : 2151; Виноградова, 1967а : 112. — Non *Ulvaria* Bliding, 1960 : 172.

Слоевище пластинчатое, однослойное, на трубчатой ножке. Трубчатая стадия имеет место в раннем онтогенезе и является кратковременной. Слоевище простое, иногда с микроскопическими пролифкациями. Базальный диск — вторичное образование ризоидной структуры. Хлоропласт — первоначально цельная пластинка. С возрастом основная масса хлоропласта сосредоточивается у внешних стенок клетки, и тогда он имеет вид двойного. Пиреноидов 2—6. Характерно наличие бурого пигмента, что связано с присутствием фенол-оксидазы.

Выход спор и гамет происходит через пору, образующуюся на вершине сосочкообразного изгиба внешней стенки клетки.

Все известные виды морские. Распространены в северных частях Атлантического и Тихого океанов.

1. *Ulvaria splendens* Rupr. — Ульвария блестящая (табл. XIII, 1—3).

Ruprecht, 1850 : 218 (410). — *U. fusca* (P. et R.) Ruprecht, 1850 : 218 (410); Виноградова, 1967а : 115, рис. 1. — *Ulva fusca* Postels et Ruprecht (Постельс и Рупрехт), 1840 : 26. — *Monostroma splendens* (Rupr.) Wittrock, 1866 : 50, tab. 3, fig. 12; Е. Зинова, 1928 : 29; 1933 : 11; 1940 : 179; Возжикская, 1964 : 419. — *M. fuscum* auct. non Wittr. : Е. Зинова, 1928 : 27; 1933 : 11; 1940 : 179; 1954б : 316; Tokida, 1954 : 64, tab. 6, fig. 4, 10, 11; tab. 11, fig. A, B; Возжикская, 1964 : 419. — *M. fuscum* var. *splendens* auct. non Rosenv. : Setchell a. Gardner, 1920b : 242; Nagai, 1940 : 21, tab. 1, fig. 25, 26. — *M. fuscum* var. *blyttii* auct. non Kjellm. : Е. Зинова, 1940 : 179.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1902 : n° 911, *M. fuscum* var. *splendens*.

Пластина широкая, неправильных очертаний или овальная, на ножке 1—3 мм выс. Цвет живых растений от светло- до темно-зеленого, при высушивании от грязно-зеленого до черно-бурого. Клетки с поверхности 4—6-угольные, как правило угловатые, в верхней части слоевища 13—27×9—23 мкм, в нижней и особенно в ризоидной крупнее. Толщина пластины в ризоидной части 50—150 мкм, в верхней — 24—60 мкм, в среднем 44 мкм. Клетки на поперечном срезе вертикально вытянутые, прямоугольные с округлыми углами, квадратные встречаются очень редко. Высота клеток обычно в 2—4 раза превышает ширину, внешние оболочки 3—6 (8) мкм толщ. Хлоропласт заполняет всю или часть видимой поверхности клетки, содержит 2—4 крупных пиреноида, близ основания слоевища до 6.

В нижнем горизонте литорали (поднимается выше только в случае наличия ванн или постоянного увлажнения) и в сублиторали до глубины 6—20 м. По-видимому, по мере продвижения с севера на юг все больше перемещается в сублитораль. Поселяется как в местах защищенных, так и в открытых, характерен для чистых вод.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Род ENTEROMORPHA Link — Энтероморфа

Link, 1820: 5; Silva, 1952: 294; Parenfuss, 1960: 314.

Слоевище трубчатое, всегда с полостью, которая идет через все слоевище или при смыкании стенок остается в основании и по краям, простое или разветвленное, ветвление боковое. Базальный диск в основном — вторичное образование, но для ряда видов характерно образование клеточного первичного диска. Хлоропласт — цельная пластинка с 1 или несколькими пиреноидами.

Гаметы и споры выходят через специальное отверстие — пору, образующуюся на верхушке сосочкообразного изгиба внешней стенки клетки. Характерная для рода изоморфная смена форм развития может нарушаться, и тогда остается лишь бесполое размножение двух- или четырехжгутиковыми зооспорами.

Виды морские, солоноватоводные и пресноводные. Широко распространены в водах земного шара.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

I. Пиреноид 1.

1. Слоевище простое или с одиночными ветвями.

А. Клетки в основании слоевища с поверхности неправильно многоугольные или округлые, расположенные беспорядочно 1. *E. intestinalis*.

Б. Клетки в основании слоевища с поверхности прямоугольные, реже неправильно многоугольные, расположенные продольными рядами.

а. Клетки в нижней части слоевища не вытянутые, расположение клеток рядами прослеживается лишь в самой нижней части слоевища. Ризоиды развиты слабо. Ножка спирально закрученная 3. *E. prolifera* f. *simplex*.

б. Клетки в нижней части слоевища вытянутые, расположение клеток рядами прослеживается на большей части слоевища. Ризоиды заметно развиты. Ножка не закрученная спирально 2. *E. linza*.

2. Слоевище разветвленное.

А. Клетки 3—5-угольные, в широких ветвях неправильной формы, в тонких прямоугольные или почти квадратные, в среднем

14—18×11—14 мкм. Расположение клеток рядами прослеживается лишь в основании слоевища и в тонких ветвях 3. *E. prolifera* f. *prolifera*.

Б. Клетки прямоугольные и квадратные, в среднем 19—21×12—15 мкм, расположены четкими продольными рядами по всему слоевищу, нарушаемыми лишь в самых широких частях основной оси 4. *E. ahlneriana*.

II. Пиреноидов несколько.

1. Слоевище разветвленное.

А. Клетки в основании слоевища крупные, 18—55×13—32 мкм, округло-многоугольные, расположенные беспорядочно, за исключением очень тонких растений 5. *E. clathrata* (частично).

Б. Клетки в основании слоевища более мелкие, 17—40×13—25 мкм, прямоугольные, редко неправильно многоугольные, расположенные рядами 7. *E. flexuosa*.

92. Слоевище простое или с одиночными ветвями.

А. Слоевище уплощенное, с ровными краями и одиночными ветвями. Клетки округлые, с утолщенными оболочками 5. *E. clathrata* (частично).

Б. Слоевище плоское, с волнистыми краями, всегда простое. Клетки угловатые, с тонкими оболочками 6. *E. perestenkoae*.

1. *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link — Энтероморфа кишечновидная, «кишечница» (табл. XIII, 4—6).

Link, 1820: 5; Виноградова, 1974б: 83. — *Ulva intestinalis* Linnaeus, 1753: 1163. — *E. linza* f. *lanceolata* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 1928: 24, pr. p.

Слоевище 20—80 см дл., 0.1—6 см шир., простое или с редкими пролификациями в нижней части, от узкотрубчатого до широкопластинчатого, раздутое или плоское, с ровными или волнистыми краями, с гладкой или складчатой поверхностью, темно- или светло-зеленое до белесого, прикрепленное или свободно плавающее. Клетки с поверхности 4—6-угольные, неправильной формы, расположенные беспорядочно по всему слоевищу, включая основание растения. Ризоидные клетки округлые, крупнее и темнее остальных, изодиаметрические. Над ризоидными клетки 10—27×8—19 мкм, длина их превышает ширину в 1.2—1.8 раз, выше 7—19×6—16 мкм. В средней и верхней частях слоевища клетки крупнее и более угловатые, 9—25×8—19 мкм. Толщина стенок слоевища 15—80 мкм, высота клеток на поперечном срезе в 1.2—4 раза превышает ширину; характерен в той или иной мере утолщенный внутренний слизистый слой. Хлоропласт — плотная цельная пластинка с грубым краем, располагается обычно полярно в верхней части клетки в виде колпачка. Пиреноид 1, иногда 2 (в 5—8% клеток).

На мелководье в сильно опресненных или солоноватоводных условиях, вблизи источников органического загрязнения.

Японское море.

Примечание. Указывается по двум образцам из Японского моря. В целом для дальневосточных морей вид не характерен.

2. *Enteromorpha linza* (L.) J. Ag. — Энтероморфа линзовидная (табл. XIV).

J. Agardh, 1882—1883: 134, tab. 4, fig. 110—112; Tokida, 1954: 55; Scagel, 1966: 52, tab. 24, fig. A—F; Виноградова, 1974б: 90, табл. 28—30. — *E. linza* f. *lanceolata* et f. *crispata* J. Agardh, 1882—1883: 134; E. Зинова, 1928: 24; 1933: 10, pr. p.; 1940: 177; 1954а: 265; 1954б: 314. — *Ulva linza* Linnaeus, 1753: 1163; Set-

chell a. Gardner, 1920b: 262, tab. 12, fig. 1—4. — *Phycoseris linza*, Ph. lanceolata, Ph. crispata, Ph. planifolia Kützinger, 1856: tab. 16a—c, 17, 18a—d. — *Enteromorpha intestinalis* auct. non Link: Nagai, 1940: 12; E. Зинова, 1928: 25, pr. p.

Exsicc. Wittr. et Nordst. 1893: n° 1053, 1054, *E. linza* f. *lanceolata*; Collins, Holden a. Setchell, 1895: n° 16, *E. linza*, 1902: n° 967a, b, *E. linza* var. *lanceolata*.

Слоевище 5—50 см выс., до 20 см шир., простое, иногда неправильно разветвленное, от почти нитчатого до ланцетовидного, ширококлиновидного, ульвообразного, плоское вследствие смыкания стенок, так что остатки полости имеются лишь в ножке и по краям пластины, гладкое, с ровными или, часто, волнистыми краями, нередко с перетяжками, перекрученное в нижней части. Ветки, когда они имеются, короткие и узкие или подобны главной оси. Ножка отчетливо выраженная, переходит в пластину клиновидно или сердцевидно. Клетки в ризоидной зоне с поверхности вытянутые и все ориентированы в вертикальном направлении. Над ними клетки вытянутые или изодиаметрические, 11—31×9—21 мкм, с тонкими или утолщенными оболочками, расположенные четкими или нечеткими продольными рядами. По всему слоевищу клетки 10.5—21.5×8—19 мкм, 4—5-угольные, угловатые, располагаются рядами, нарушаемыми на отдельных участках слоевища. Клетки на поперечном срезе прямоугло-округлые, высота их колеблется от 13 до 38 мкм и превышает ширину в 1.2—2 (3) раза. Внутренние оболочки 5—27 мкм толщ. Хлоропласт лопастный, с четким краем, иногда перфорированный. Пиреноид 1, редко 2, в клетках ножки иногда 2—3.

На каменистом грунте в среднем и нижнем горизонтах литорали и в самой верхней части сублиторали как в кутах бухт, так и на промываемых берегах, однако за пределы заливов не выходит. Выдерживает незначительное опреснение, хорошо растет в богатых органикой водах.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

3. *Enteromorpha prolifera* (O. F. Müll.) J. Ag. — Энтероморфа прорастающая.

J. Agardh, 1882—1883: 129. — *Ulva prolifera* O. F. Müller in Fl. D a n. 1778: tab. 763, fig. 1.

Слоевище 10—50 см, иногда 2—4 м дл. и 0.1—7 см шир., более или менее густо разветвленное или простое, трубчатое или уплощенное, с узкой, постепенно расширяющейся ножкой. Клетки с поверхности в ризоидной зоне булавовидные или прямоугольные, 13—32×13—20 мкм, расположены продольными рядами. Выше по слоевищу расположение рядами нарушается, сохраняясь в ветвях и молодых узких частях. Клетки по слоевищу 3—5-угольные, часто 4-угольные, 18—33×6—24 мкм, в основных ветвях неправильной формы, в местах с правильным расположением почти квадратные. На поперечном срезе клетки прямоугольные, 10—25 мкм выс., отношение высоты клеток к их ширине равно 1—2:1. Утолщение внутренней оболочки не характерно, но иногда как внутренняя, так и внешняя оболочки могут утолщаться до 5—10 мкм, особенно в нижней части. Хлоропласт — светлая лопастная пластинка с четким краем, иногда перфорированная, расположена обычно под внешней стенкой клетки, в старых частях слоевища может становиться зернистой. Пиреноид 1, в 5—15% клеток 2.

Один из наиболее распространенных в дальневосточных морях видов *Enteromorpha*. Количественное развитие уменьшается с севера на юг.

Берингово море, Командорские о-ва, юго-вост. Камчатка, Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФОРМ

- I. Слоевище разветвленное f. *prolifera*.
- II. Слоевище простое, часто с длинной, спирально закрученной ножкой f. *simplex*.

F. *prolifera* (табл. XV).

Виноградова, 1974б: 94. — *Enteromorpha prolifera* (O. F. Müll.) J. Agardh, 1882—1883: 129 (исключая синонимы: *E. pilifera*, *E. tubulosa* β. *pilifera* Ahln., *Ulva crinita* Mert.); E. Зинова, 1928: 26; Setchell a. Gardner, 1920b: 254; Nagai, 1940: 13, tab. 1, fig. 10—11; Tokida, 1954: 53, tab. 6, fig. E—G. — *E. compressa* auct. non Grev.: E. Зинова, 1928: 27, pr. p.; 1930: 89; 1933: 9, pr. p.; 1940: 177; 1954a: 266; Кардакова, 1938: 99. — *E. compressa* f. *racemosa* auct. non Ahln.: E. Зинова, 1930: 89; 1933: 9, pr. p.; 1954a: 266. — *E. intestinalis* auct. non Link: E. Зинова, 1928: 25, pr. p.; 1933: 9, pr. p. — *E. intestinalis* f. *cylindracea* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 1940: 177; 1954a: 265, pr. p. — *E. intestinalis* f. *genuina* auct. non Hauck: E. Зинова, 1933: 9, pr. p. — *E. fascia* auct. non P. et R.: E. Зинова, 1940: 178. — *E. crinita* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 1933: 10, pr. p. — *E. clathrata* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 1928: 26, pr. p.; 1954б: 315, pr. p. — *E. erecta* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 1928: 27.

Exsicc. Wittr. et Nordst. 1878: n° 134; 1880: n° 325, *E. plumosa*; n° 326a, b, *E. compressa*; Collins, Holden a. Setchell, 1898: n° 470a, b, c, d.

Слоевище (1) 10—50 см дл., иногда до 2—4 м, более или менее густо разветвленное, изредка простое. Главная ось 0.01—4 см шир., хорошо прослеживается, когда она шире ветвей, и теряется у густо разветвленных тонких растений. Ветви 1—2-го, реже 3-го порядков разной длины и ширины, от волосовидных до 1 см шир., подобные главной оси или резко от нее отличающиеся, отходят по всему слоевищу или только в нижней части. Веточки последнего порядка обычно многорядные, но встречаются 1—2-рядные и с однорядной верхушкой. Ветвление неправильное, попеременное или супротивное. В нижней части, а в некоторых случаях и по всему слоевищу, нередки пролификации. Ризоидная часть заметно развита. Клетки с поверхности в средней и верхней частях слоевища 8—33×6—24 мкм.

На литорали, в верхней части сублиторали и в ваннах супралиторали на каменистом и каменисто-песчаном грунтах, нередко эпифит. Наиболее характерна для защищенных условий; в местах, обогащенных органикой, достигает наибольшего развития. Выдерживает высокий диапазон солености и температуры.

F. *simplex* Vinogr. (табл. XVI, 1—5).

Виноградова, 1974: 99, табл. 33, 5—12.

Слоевище 0.4—7 см шир., уплощенное, простое или с редкими пролификациями, постепенно расширяющееся к вершине, с очень узкой, спирально закрученной ножкой. Ризоидная часть слабо развита. Расположение клеток рядами наблюдается лишь в основании растения. В спирально закрученной части слоевища форма и размеры клеток изменчивы. Они могут быть крупными прямоугольными, сильно вытянутыми и мелкими, изодиаметрическими. В средней и верхней частях слоевища клетки 10—21×6.5—15 мкм.

В местах сильно защищенных, в условиях опреснения, на пологой песчано-каменистой литорали, в верхнем ее горизонте на песке и гравии, нередко погружаясь нижней частью в песок. Встречена в устье рек, впадающих в море, или в отделенных от моря озерах.

Берингово море, Командорские о-ва, Охотское море, Курильские о-ва.

Примечание. Отличается от типовой формы неразветвленным слоевищем с очень узкой закрученной ножкой, менее вытянутыми клетками в основании слоевища, более мелкими и беспорядочно расположенными клетками по всему слоевищу. По внешнему виду очень сходна с *Enteromorpha linza*. Отличается от последнего вида спирально закрученной, очень тонкой ножкой, менее плотным смыканием стенок слоевища, очень слабым развитием ризоидов и разными условиями существования.

4. *Enteromorpha ahlneriana* Blid. — Энтероморфа Альнера (табл. XVI, 6—8).

Bliding, 1944 : 338, fig. 10—18; 1963 : 61, fig. 30—34; Виноградова, 1974б : 100, табл. 34.

Exsicc. Wittr. et Nordst. 1880 : n° 323, *E. procera*.

Слоевище 10—30 (50) см дл., густо разветвленное, с хорошо различимой главной осью или без нее, реже неразветвленное. Главная ось 0.3—3 мм шир. Ветви 1—3-го порядков, последние короткие, волосовидные, состоящие из 1—4 рядов клеток. Характерно наличие однорядных веточек и веточек с однорядными верхушками. Клетки с поверхности в ризоидной зоне булавовидные или прямоугольные, над ней прямоугольные, сильно вытянутые (33.1×14.3 мкм), расположенные продольными и поперечными рядами. Расположение клеток продольными рядами прослеживается почти по всему слоевищу, в молодых и узких частях нередко и поперечными. Нарушение порядка в расположении наблюдается в основной оси растения по мере увеличения ширины растения и возраста. Клетки по слоевищу 4—5-угольные, часто почти квадратной или прямоугольной формы, угловатые, в основной оси 13—33×10—22 мкм, в ветвях несколько мельче, 12—27×10—19 мкм. Толщина стенок слоевища 20—30 мкм, высота клеток на поперечном срезе в 1.1—1.7 раза превышает ширину, внешняя и внутренняя оболочки неутонченные. Хлоропласт — тонкая лопастная пластинка. Пиреноид 1, очень редко 2.

Характерен для опресненных местообитаний. В отличие от других видов не заходит в сильно загрязненные места. Поселяется на мелководье как на промываемых участках, так и в затишных местах, часто в кутах бухт.

Берингово море, Сахалин.

5. *Enteromorpha clathrata* (Roth) Grev. — Энтероморфа решетчатая (табл. XVII).

Greville, 1830 : 184; E. Зинова, 1928 : 26, pr. p.; Nagai, 1940 : 14, tab. 1, fig. 12, 13; A. Зинова, 1959 : 149; Виноградова, 1974б : 101, табл. 36, 37. — *E. compressa* auct. non Grev. : E. Зинова, 1928 : 27, pr. p. — *E. compressa* var. *racemosa* auct. non Ahln. : E. Зинова, 1928 : 27. — *E. intestinalis* f. *cylindracea* auct. non J. Ag. : E. Зинова, 1928 : 25, pr. p.

Слоевище узкое (менее 1 мм шир.) или широкое, до 4 см, многократно разветвленное с неразличимой главной осью, с ветвями только 1-го порядка и отчетливой главной осью, скудно неправильно разветвленное, с ветвями, подобными главной оси или простое. Клетки с поверхности в основании слоевища округло-многоугольные, 18—55×13—32 мкм, выше по слоевищу 12—33×8—18 мкм, с тонкими или утолщенными оболочками. Клетки на поперечном срезе прямоугольные, 18—35 мкм выс., отношение высоты к ширине в нижней части слоевища 1.5—3 : 1, в верхней — 1.3—2 : 1. Внутренние оболочки 3—16 мкм толщ., у весенних и осенних растений иногда до 30 мкм. Пиреноидов 2—3.

На литорали и в сублиторали до глубины 1—4 м, изредка в ваннах супралиторали, в мелководных бухтах, при нормальной солености, в защищенных условиях, на каменистом и галечно-песчаном грунтах. Может достигать массового развития и образовывать пояс: в Японском

море от летнего нуля глубин до 3—4 м глубины — в тонко разветвленной форме, на литорали — в широкой и редко разветвленной. Выдерживает незначительное опреснение. В бухтах характерен для биоценозов *Sargassum pallidum* и *S. miyabei*, нередко растет как эпифит *Sargassum*. На юго-западном побережье Сахалина массовых зарослей не образует, но довольно часто встречается в виде отдельных куртин на камнях или выходах скал у береговой черты.

Охотское море, Курильские о-ва, Сахалин, Японское море.

Примечание. Популяция *E. clathrata* из дальневосточных морей отличается от европейской рядом признаков: преобладанием редко разветвленной и простой форм слоевища, более мелкими клетками, утолщенными клеточными оболочками, обитанием в условиях нормальной морской солености. На основании этих различий дальневосточная популяция была выделена в качестве подвида — subsp. *asiatica* (Виноградова, 1974б). В южных морях Дальнего Востока подвид доминирует среди разветвленных видов *Enteromorpha*.

6. *Enteromorpha perestenkoae* Vinogr. — Энтероморфа Перестенко (табл. XVIII, 1—3).

Виноградова, 1974б : 106, табл. 38.

Слоевище 4—10 см дл. и 0.5—2.5 см шир., простое, нежное, с волнистыми краями. Клетки с поверхности в основании слоевища крупные, 22—40×19—32 мкм, выше несколько мельче, 19—27×17—24 мкм, 4—6-угольные, угловатые, с тонкими оболочками. Толщина стенок слоевища в нижней части 45—60 мкм, выше 30—45 мкм, высота клеток на поперечном срезе в 1.5—3 раза превышает ширину. Утолщения внешней и внутренней оболочек незначительные, 3—8 (13) мкм. Хлоропласт занимает часть видимой поверхности клетки, пиреноидов в основании слоевища 2—5, выше 1—3.

В защищенных от прибоя местах до глубины 1 м, на песчано-каменистом грунте с сильной степенью заиления, по краю биоценоза *Zostera-Sargassum miyabei*.

Японское море.

Примечание. Вид близок к *E. clathrata*, отличается от неразветвленных форм последнего отсутствием каких бы то ни было признаков ветвления, нежным плоским слоевищем с волнистыми краями, похожим на слоевище *E. linza*, более угловатыми клетками и тонкими клеточными оболочками, отсутствием утолщения внутренних оболочек на поперечном срезе.

7. *Enteromorpha flexuosa* (Wulf. ex Roth) J. Ag. — Энтероморфа извилистая (табл. XVIII, 4—8).

J. Agardh, 1882—1883 : 126, pr. p.; Setchell a. Gardner, 1920b : 255; Виноградова, 1974б : 108, табл. 40. — *Conjerva flexuosa* Wulf. ex Roth, 1880 : 188. — *Enteromorpha intestinalis* f. *cylindracea* auct. non J. Ag. : E. Зинова, 1928 : 26, pr. p. — *E. compressa* auct. non Grev. : E. Зинова, 1933 : 9. — *E. compressa* f. *racemosa* auct. non Ahln. : E. Зинова, 1933 : 9, pr. p.

Exsicc. Collins, Holden a. Setchell, 1898 : n° 462.

Слоевище до 25 см дл., 1—7 мм шир., разветвленное или, реже, простое. Ветви редкие, преимущественно 1-го порядка, часто сосредоточенные в нижней части растения, иногда густо покрывающие основную ось на всем протяжении. Клетки с поверхности в основании слоевища 17—40×13—25 мкм, прямоугольные, вертикально вытянутые, расположенные продольными рядами. Выше клетки прямоугольные, почти квадратные или неправильно многоугольные, 13—22×10—16 мкм, расположенные продольными рядами или на отдельных участках основной оси беспорядочно, в молодых веточках продольными и поперечными рядами. Толщина

стенок слоевища 16—27 мкм, клетки на поперечном срезе 13—21 мкм выс., округлые, высота их в 1—1.6 раза превышает ширину. Внутренние оболочки в нижней части слоевища могут слегка слоисто утолщаться. Хлоропласт у молодых растений — тонкая гомогенная пластинка в форме цилиндра с зубчатыми или ровными краями, у старых — часто с перфорациями, зернистый, как правило, заполняет всю видимую поверхность клетки. Пиреноидов 1—5, чаще 2—3, иногда 1—2.

На мелководье в морских, солоноватых и почти пресных водах, в бухтах вблизи населенных пунктов, выдерживает сильное загрязнение (стоки с Н.С). Встречается и в относительно чистых водах.

Юго-вост. Камчатка, Охотское море, Сахалин, Японское море.

Порядок SCHIZOGONIALES West — Схизогониевые

West, 1904 : 56.

Слоевище многоклеточное различного строения: многорядно нитчатое, плотноцилиндрическое или однослойное пластинчатое, с сохраняющейся однорядно нитчатой стадией, реже в форме кубических пакетов, прикрепленное, реже свободноплавающее, простое или с редкими боковыми веточками. Рост интеркалярный, диффузный, деление клеток в одной, двух или трех плоскостях. Клетки обычно мелкие, у пластинчатых форм расположенные группами. Хлоропласт 1, звездчатой формы, имеющий осевое положение, с 1 центральным пиреноидом. Ядро 1, в боковой вырезке хлоропласта.

Вегетативное размножение фрагментацией, путем образования дополнительных проростков и акинетами. Акинеты прорастают в новое растение или делятся с образованием апланоспор. Бесполое размножение гаплоидными и диплоидными апланоспорами; зооспоры неизвестны. Половой процесс, там, где он известен, — оогамия. Мужские гаметы двухжгутиковые.

Организмы пресноводные, наземные, в меньшей мере морские. Морские представители растут на границе моря и суши — в супралиторали и верхних горизонтах литорали.

Порядок содержит единственное семейство с 3 родами.

Сем. PRASIOLACEAE (Rabenh.) Borzi — Празиолиевые

Borzi, 1895 : 237. — Subfam. *Prasioleae* Rabenh.orst, 1868 : 307.

См. характеристику порядка.

Примечание. В семействе известно 3 рода: *Schizogonium*, *Rosenvingiella* и *Prasiola*, однако имеются данные, свидетельствующие о том, что *Schizogonium* и *Rosenvingiella* являются стадиями в развитии или формами существования рода *Prasiola* (Silva, 1957c; Friedmann, 1959; Bravo, 1962, 1965, и др.).

Анализ имеющихся в литературе сведений и собственный опыт изучения этих водорослей убеждают в справедливости этого утверждения. Тем не менее в настоящее время нет достаточных оснований для слияния родов *Rosenvingiella* и *Schizogonium* с родом *Prasiola*. Во-первых, недостаточно разработана видовая систематика этих родов и с достоверностью неизвестно, какому виду *Prasiola* соответствует тот или иной вид *Rosenvingiella*. Кроме того, известны случаи, когда нитчатые стадии способны к длительному самостоятельному существованию. Для окончательного разрешения этого вопроса потребуются дополнительные исследования этих водорослей. В настоящем Определителе *Schizogonium*, *Rosenvingiella* и *Prasiola* описываются в качестве самостоятельных таксонов, но обращается внимание на факт несомненной их близости и вероятного единства.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Слоевище от однорядно нитчатого до многорядного, однослойного, лентовидного *Schizogonium* (с. 122).
- II. Слоевище от однорядно нитчатого до многорядного, многослойного, плотноцилиндрического *Rosenvingiella* (с. 121).
- III. Слоевище широкопластинчатое, в вегетативном состоянии однослойное *Prasiola* (с. 117).

Род PRASIOLA (Ag.) Menegh. — Празиола

Meneghini, 1838 : 36. — Tribus *Prasiola* (Ulvae crispae) Agardh, 1822 : 416.

Слоевище пластинчатое, с более или менее развитой ножкой, однослойное в вегетативном состоянии и многослойное при образовании гамет и спор. Морские виды мелких размеров, до 3 см дл., листовидные. Клетки призматические, их длинная ось перпендикулярна поверхности слоевища, с поверхности изодиаметрические, собранные в группы, имеющие правильную прямоугольную форму. Хлоропласт осевой, но не всегда строго фиксированный в центре клеток, состоящий из центрального тела и отходящих от него лопастей и отростков, в гаметах может быть пристенным, плоским, неправильной формы. Пиреноид 1.

Бесполое размножение гаплоидными или диплоидными апланоспорами, образующимися по одной или по несколько в материнской клетке. Выход спор происходит во внешнюю среду в результате разрыва внешней стенки материнской клетки или в пространство под общей оберткой слоевища в результате разрушения индивидуальных клеточных оболочек. Половой процесс — оогамия. При переходе к половому размножению клетки в верхней части слоевища подвергаются последовательному делению и дают начало многослойной ткани. Женские и мужские гаметы образуются на разных участках, располагающихся попарно в виде темных и светлых пятен соответственно. В каждой клетке образуется по одной гамете.

Цикл развития дигенетический диплогаплофазный, изоморфный; мейоз соматический — при первых клеточных делениях в зигоспоре или перед образованием половой ткани. Зиготы и апланоспоры могут функционировать как покоящиеся клетки, но обычно прорастают без периода покоя. При прорастании вначале образуется короткая однорядная нить, прикрепляющаяся к субстрату в результате утолщения и слизистой секреции оболочек.

Виды пресноводные, наземные и морские. Пресноводные виды характерны для холодноводных мелких водоемов; наземные способны выносить длительное и сильное высыхание, поселяются на почве, камнях, стволах деревьев, образуя иногда обширные пласты. Морские виды распространены вблизи морских берегов в зоне брызг (супралитораль), иногда поднимаются до 30 м над нулем глубин, на почве и скалах, заходят в верхние горизонты литорали, ниже не опускаются.

Примечание. Судя по литературным указаниям, в морях Дальнего Востока растет 4 вида *Prasiola*: *P. borealis* Reed, *P. crispa* (Lightf.) Menegh., *P. delicata* S. et G. и *P. fluviatilis* Aresch. *P. fluviatilis* отмечена в Японском море, на тихоокеанском побережье Камчатки и на Командорских о-вах (Е. Зинова, 1928, 1933, 1940). Проверка указанных в работах Е. С. Зиновой образцов из Японского моря (бухты Диомид и Соболев) и с Камчатки (Авачинский залив) показала, что здесь *P. fluviatilis* отмечена ошибочно, так как на самом деле эти образцы относятся к *Kornmannia zostericola* (Tild.) Blid. Образцы с Командорских о-вов не сохранились, но, насколько можно судить по описанию растений и условиям их произрастания (Е. Зинова, 1940), указание *P. fluviatilis* для Командорских о-вов также является крайне сомнительным.

Что касается *P. delicata*, то этот вид указывается В. Б. Возжинской (1964) на Сахалине, однако примечания, сделанные автором, заставляют усомниться в правильности его определения. В результате обработки имеющегося в нашем распоряжении материала для флоры дальневосточных морей указывается 2 вида: *P. borealis* и *P. crispa*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Слоевище прикрепленное, с более или менее обособленной ножкой, обычно заражено аскомицетом 1. *P. borealis*.
- II. Слоевище без ножки и органов прикрепления, не заражено аскомицетом 2. *P. crispa*.

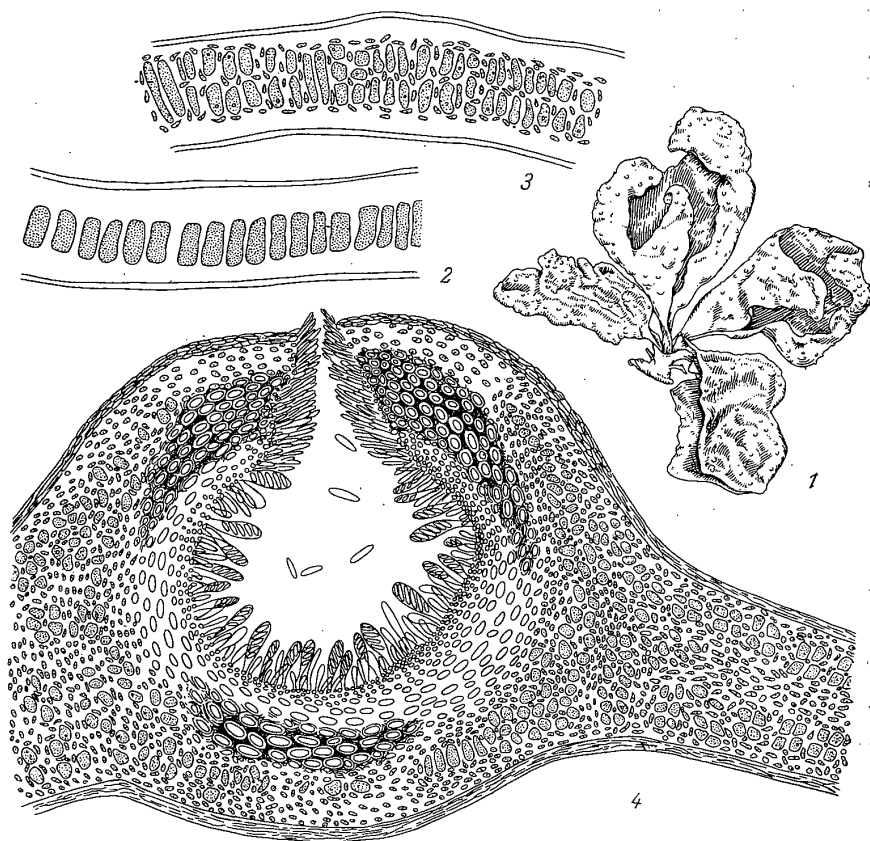


Рис. 60. *Prasiola borealis* Reed. (По: Reed, 1902).

1 — внешний вид растений, 2 — поперечный срез через молодое слоевище, не зараженное аскомицетом, 3, 4 — поперечный срез через слоевище, зараженное аскомицетом.

1. *Prasiola borealis* Reed — Празиола северная (рис. 60).

Reed, 1902 : 160, tab. 15, fig. 7; tab. 16; Setchell a. Gardner, 1920b : 277, tab. 10, fig. 1—3; Е. З и н о в а, 1940 : 180; N a g a i, 1940 : 23, tab. 3, fig. 3—5.

Слоевище 0.2—3 см выс., темно-оливковое, с короткой, плохо выраженной ножкой, растет розеткой по несколько растений от одного основания. Молодая пластинка веерообразная или клиновидная, с возрастом она приоб-

ретает неправильные очертания, загибается по краю, становится вогнутой и почти мешковидной. Обычно слоевище заражено грибом — аскомицетом *Guignardia alaskana* Reed, который образует многочисленные шаровидные включения, выступающие над обеими поверхностями слоевища. В стерильном состоянии не зараженная грибом пластинка однослойная, 16—45 мкм толщ. Клетки на поперечном срезе палисаднообразные, 10—16 мкм выс., с поверхности слоевища квадратные или прямоугольные, 4—9 мкм в диам., собранные группами по 4—16 вместе, или, реже, ареолы в расположении клеток отсутствуют. Проникновение мицелия гриба в слоевище вызывает деление клеток, в результате чего слоевище становится двух- или многослойным, 70—150 мкм толщ., клетки — более крупными, 10—14×8—11 мкм, неправильных очертаний, расположенными группами по 4 и более. Апланоспоры образуются по несколько в апланоспорангиях.

На боковой поверхности валунов и скал в верхнем горизонте литорали в незагрязненных, слабо защищенных местах и в супралиторали в местах птичьих базаров.

Берингово море, Командорские и Курильские о-ва.

Примечание. Сравнение данного вида с *P. meridionalis* S. et G. приводит к заключению о несомненной близости этих видов и возможной конспецифичности (Scagel, 1966). *P. meridionalis* был описан Сетчеллом и Гарднером (Setchell, Gardner, 1920b) на том основании, что он в отличие от *P. borealis* никогда не бывает заражен грибом и у него отсутствуют ареолы в расположении клеток. У изученных нами образцов из Берингова моря расположение клеток группами выражено не всегда достаточно четко, а нередко и совсем отсутствует, тем не менее они вполне соответствуют *P. borealis*, судя по описанию и изображению, данным Ридом (Reed, 1902).

Вместе с пластинчатой формой вида часто присутствует нитчатая форма, имеющая строение *Rosenvingiella*, которую с уверенностью нельзя отнести ни к *R. constricta* (S. et G.) Silva, ни к *R. polyrhiza* (Rosenf.) Silva, так как часть растений обладает признаками одного вида, а часть — другого. Нити 40—190 мкм шир., короткие и длинные, с короткой и длинной однорядной частью, с одноклеточными, местами многочисленными ризоидами, отходящими от однорядных и многорядных участков, с загнутыми или прямыми верхушками, с перетяжками или без них. В отличие от *R. constricta* у изученных образцов отсутствовали многоклеточные ризоиды и перешнурованность нитей была выражена не очень четко. Эти наблюдения показывают, что вопрос об отношении *Rosenvingiella* к *Prasiola*, с одной стороны, и *Rosenvingiella constricta* к *R. polyrhiza* — с другой, требует специального изучения.

2. *Prasiola crispa* (Lightf.) Menegh. — Празиола курчавая (рис. 61, 62).

Meneghini, 1838 : 36; Knebel, 1936 : 13, fig. 2—8, 10, a, b, c; Tokida, 1954 : 66. — *Ulva crispa* Lightfoot, 1777 : 972.

Слоевище 0.1—1 см выс., светло-оливковое, пузыревидное или неправильно пластинчатое, иногда загнутое по краю, разорванное или лопастное; органы прикрепления и оформленная ножка отсутствуют; имеются одноклеточные ризоиды, берущие начало от клеток слоевища. Пластинка 14—17 мкм толщ. в стерильной части и 20—24 мкм — в фертильной. Клетки на поперечном срезе 8—12 мкм выс., 5—8 мкм шир.; с поверхности слоевища клетки изодиаметрические или слегка вытянутые в длину, 3—8 мкм в диам., расположенные группами по 4 и более вместе; пространства, разделяющие ареолы, узкие, 1—2 мкм шир. Хлоропласт занимает всю видимую поверхность клетки, пиреноид плохо различим. При образовании апланоспор и гамет пластинка становится 4—8-слойной. С поверхности слоевища клетки слегка округляются и становятся мельче, 2.5—6 мкм в диам., расположение группами становится более четким. Имеются акинеты.

Широко распространенный пресноводный и наземный вид, встречающийся на морских берегах в зоне брызг. Растет на камнях, деревьях, на почве.

Охотское море, Сахалин, Японское море.

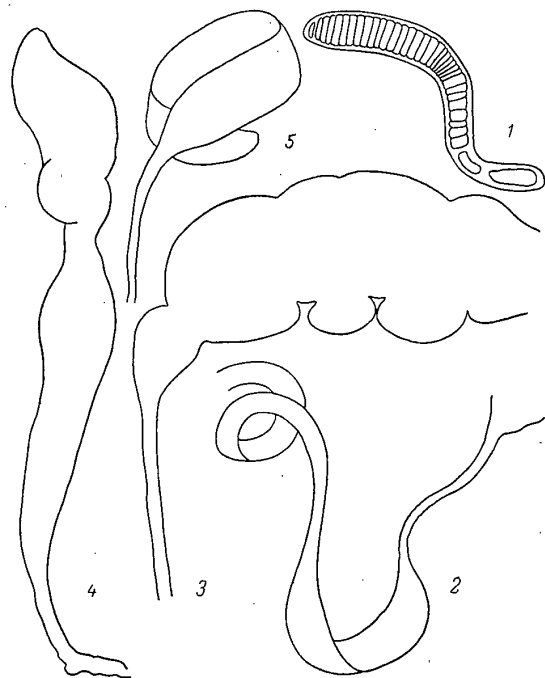


Рис. 61. *Prasiola crispa* (Lightf.) Menegh.

1 — однорядно нитчатая стадия, 2—5 — пластинчатые слоевища.

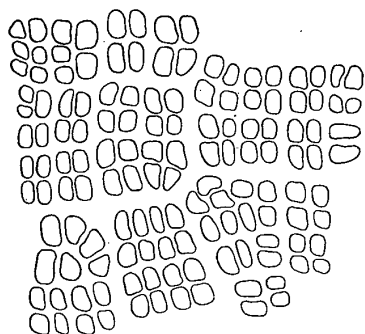


Рис. 62. *Prasiola crispa* (Lightf.) Menegh.: вид клеток с поверхности слоевища.

П р и м е ч а н и е. Обычно вид представлен в трех морфологических стадиях: *Hormidium*, *Schizogonium* и *Prasiola*, при этом пластинчатая стадия не всегда является преобладающей. Стадия *Hormidium* представлена однорядными нитями 8—17 мкм шир., с клетками 6—13 мкм шир. и 2—6 мкм дл., с редкими боковыми ризоидами. Стадия *Schizogonium* характе-

ризуется узким однослойным слоевищем, состоящим из нескольких рядов клеток 4—9×4—7 мкм, расположенных продольными рядами. Поскольку стадия *Schizogonium* встречается без стадии *Prasiola*, нами она приводится как самостоятельный вид *Schizogonium murale*.

Род ROSENVINGIELLA Silva — РозенвингIELла

Silva, 1957c: 41. — *Gayella* Rosenvinge, 1893: 936.

Слоевище вначале однорядное, нитчатое, позднее в результате деления в 2 и 3 плоскостях становится многорядным и многослойным, плотноцилиндрическим, с перетяжками по слоевищу в результате неравномерного деления клеток, простое или случайно разветвленное в нижней части. Растения прикрепленные, нижняя клетка нити ризоидально вытянутая. Сбоку нитей, преимущественно в однорядной части, обильно развиваются вторичные ризоиды, часто по два вместе.

Размножение фрагментацией и апланоспорами. Половое размножение не изучено, вероятно, как у *Prasiola*.

Виды пресноводные и морские, часто встречаются вместе с видами *Prasiola*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|--|---------------------------|
| I. Нити до 190 мкм шир., с перетяжками и редкими многоклеточными ризоидами | 1. <i>R. constricta</i> . |
| II. Нити до 70 (100) мкм шир., как правило без перетяжек, с сильно развитой однорядной частью и многочисленными одноклеточными ризоидами | 2. <i>R. polyrhiza</i> . |

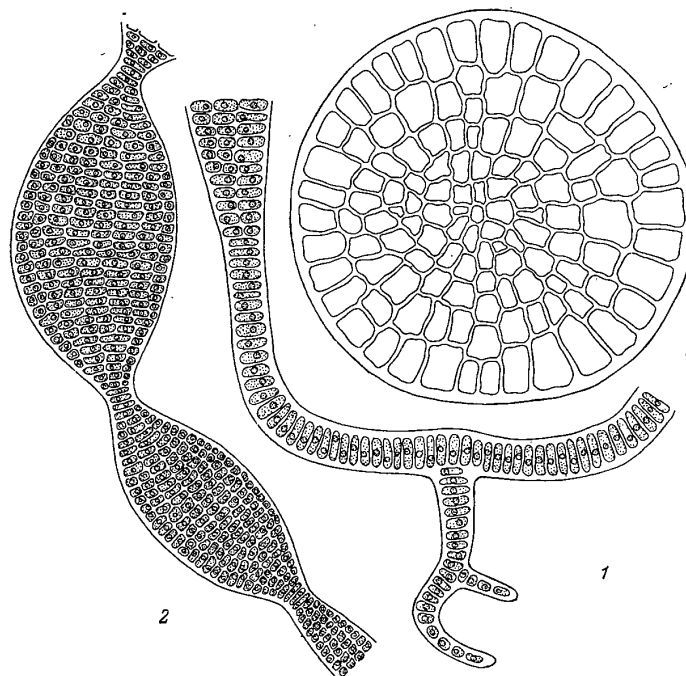


Рис. 63. *RosenvingIELla constricta* (S. et G.) Silva. (По: Gardner, 1917).

1, 2 — части слоевища однорядно нитчатого и плотноцилиндрического строения сбоку, 3 — поперечный срез через слоевище.

1. *Rosenvingiella constricta* (S. et G.) Silva — Розенвингиелла перетянутая (рис. 63).

Silva, 1957c : 41. — *Gayella constricta* Setchell a. Gardner in Gardner, 1917 : 384, tab. 32, fig. 5; tab. 33, fig. 5—9; Setchell a. Gardner, 1920b : 280, tab. 12, fig. 5—10.

Слоевище темно-зеленое или темно-оливковое, цилиндрическое, булавовидное, загнутое на верхушке, перешнурованное вследствие того, что некоторые клетки остаются неподделенными, короткое, 1—5 мм дл., 15—20 мкм шир. в однорядной части у основания нити и до 100—190 мкм шир. у верхушки в многорядной части. Дополнительные ризоиды длинные, многоклеточные, встречаются редко. Клетки в однорядной части 10—15 мкм шир., 5 мкм дл., в многорядной части более мелкие, изодиаметрические с поверхности слоевища.

На открытых берегах в зоне брызг и в верхних этажах литорали, в расщелинах скал, иногда вместе с *Bangia* и *Codiolum*.

Берингово море, Сахалин.

Примечание. Согласно работе Браво (Bravo, 1965), *R. constricta* является формой роста *Prasiola meridionalis*, развивающейся в определенных условиях и размножающейся оогамным путем подобно *Prasiola*. В бухте Провидения (Берингово море) формы типа *Rosenvingiella constricta* были встречены вместе с *Prasiola borealis* и *Rosenvingiella polyrhiza*, образуя с последней переходные формы.

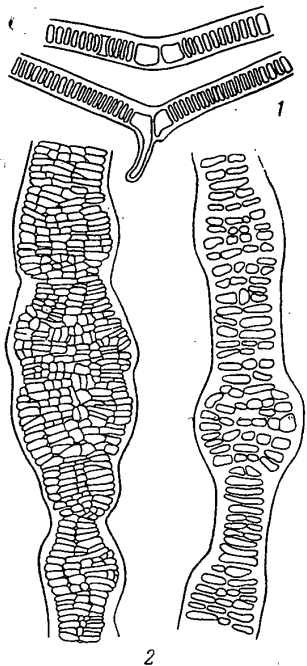


Рис. 64. *Rosenvingiella polyrhiza* (Rosenv.) Silva.
1 — однорядно нитчатая, 2 — плотноцилиндрическая стадия.

2. *Rosenvingiella polyrhiza* (Rosenv.) Silva — Розенвингиелла многокорешковая (рис. 64).

Silva, 1957c : 41. — *Gayella polyrhiza* Rosenvinge, 1893 : 937, fig. 45, 46; Setchell a. Gardner, 1920b : 280; Nagai, 1940 : 25, tab. 1, fig. 18—21.

Слоевище светло- или темно-зеленое, нитчатое, не перешнурованное или с небольшими перетяжками, длинное, до 3 см дл., 10—13 мкм шир. в нижней однорядной части нити и до 30—70 (100) мкм шир. в многорядной части. Дополнительные ризоиды короткие, одноклеточные, часто отходящие по два вместе от двух соседних клеток, многочисленные. Клетки в однорядной части прямоугольные, 7—13 мкм шир., 2.5—5 мкм дл., в многорядной части 4—8 мкм в диам., расположенные сериями.

На скалах и крупных валунах в верхних этажах верхнего горизонта литорали и в супралиторали на прибойных мысах.

Курильские о-ва, Сахалин.

Род SCHIZOGONIUM Kütz. — Схизогониум

Kütz. 1843b : 245.

Слоевище вначале однорядно нитчатое, позднее в результате деления в 2 плоскостях многорядное, однослойное, узко- или широколентовидное,

неразветвленное, прикрепленное или неприкрепленное. Сбоку от однорядных нитей изредка развиваются короткие вторичные ризоиды. Клетки мелкие, часто расположенные группами, нижние клетки нитей могут ризоидально вытягиваться.

Вегетативное размножение фрагментацией, известны акинеты. Половое размножение неизвестно.

Виды, распространенные в пресных водоемах и на морских берегах.

1. *Schizogonium murale* Kütz. — Схизогониум настенный.

Kütz. 1843b : 246, tab. 3, VII, fig. 4, 5.

Слоевище однорядное или многорядное лентовидное, часто однорядное в основании. Однорядные нити 14—25 мкм шир., клетки 12—21 мкм шир., 3—6 мкм дл. Лентовидное слоевище 16—20 мкм шир., клетки на поперечном срезе 12—14 мкм выс. и 4—6 мкм шир., с поверхности слоевища 3—6 мкм в диам., расположенные хорошо различимыми продольными и, реже, поперечными сериями.

На скалах и камнях в супралиторальной зоне на прибойных местах, а также на почве, омываемой морскими брызгами.

Командорские о-ва, Охотское море.

Примечание. Часто указывается как стадия *Prasiola*. В Охотском море собран вместе с *P. crispa* и представляет собой, по-видимому, форму роста последнего вида. На Командорских о-вах представлен только формой *Schizogonium*. В литературе имеются указания, что *Sch. murale* является стадией нескольких видов *Prasiola* и *Rosenvingiella*.