

МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ *GRACILARIA DURA* (AG.) J. AG. В ЧЕРНОМ МОРЕ

Дана анатомо-морфологическая характеристика *Gracilaria dura* (Ag.) J. Ag., ее прикрепленной (*f. dura*) и двух неприкрепленных форм (*f. sp.* и *f. urvillii*). Описаны их экология и распространение в Черном море.

Систематическое определение широко распространенных видов рода *Gracilaria* считается одним из сложнейших и запутанных вопросов альгологии. Это связано с морфологической изменчивостью и пластичностью многих признаков, через которые можно было бы провести межвидовые границы [15]. Идентификация черноморских видов грацилярии также затруднена из-за чрезвычайной вариабельности их диагностических параметров [1, 2].

В настоящей работе приведены данные об анатомо-морфологических признаках, экологии и распространении *G. dura* (Ag.) J. Ag. в Черном море.

Материал и методика. Материал собирали в Черном море в бухтах Севастопольской (ежемесячно в 1976-1987 гг.) и Новороссийской (июль 1987 г.). Собрано и обработано 260 количественных проб по методике, описанной в [6]. Проанализировано 8280 растений *f. dura*, 2815 - *f. sp.* и 65 - *f. urvillii*

Результаты и обсуждение. Многолетние исследования показали, что в Черном море встречаются два вида *Gracilaria*: *G. verrucosa* (Huds.) Papenf. и *G. dura* (Ag.) J. Ag. [1, 2, 6]. *G. dura* образует три формы – одну прикрепленную (*G. dura f. dura*) и две неприкрепленные (*G. dura f. sp.* и *G. dura f. urvillii*) (см. рис.).

G. dura f. dura. Слоевища темно-пурпуровые, хрящевидные, умеренно разветвленные, с выраженной подошвой, 3-15 см высоты. Толщина оси 0,3 – 0,7 мм. Ветвление дихотомическое, поочередное, реже одностороннее, имеются ветви 1-6 порядков, притупленные или слегка сужающиеся только у вершины (табл. 1).

Таблица 1 Морфологическая характеристика слоевища *Gracilaria dura* в районе бухты Казачья в летне-осенний период

Table 1 The morphological characteristic of *Gracilaria dura* thallus from the Kazachaya Bay in summer - autumn

Порядок ветви	<i>G. dura</i>					
	<i>f. dura</i>		<i>f. sp.</i>		<i>f. urvillii</i>	
	n	l	n	l	n	l
I	28	37±8,3	24	49±5,0	12	25±3,9
II	155	17±2,6	148	31±4,8	46	11±1,1
III	315	11±1,7	332	15±1,7	78	7±0,6
IV	262	5±0,9	320	9±1,4	64	5±0,5
V	87	3±0,7	143	6±0,8	31	3±0,4
VI	7	3±1,1	28	4±0,5	8	3±0,7
VII	-	-	2	3±0,6	1	2±1,2
VIII	-	-	1	2±1,0	-	-

Примечание: n - количество экземпляров, l - длина в мм.

Количество и длина боковых ветвей варьируют по сезонам и в зависимости от условий местообитания. Талломы грацилярии, произрастающей у открытых берегов, отличаются большей кустистостью, по сравнению с растениями, обитающими в бухтах. Общее количество ветвей в среднем в 3 раза больше, а сами ветви несколько длиннее у водорослей, произрастающих в б. Севастопольской, по сравнению со слоевищами из

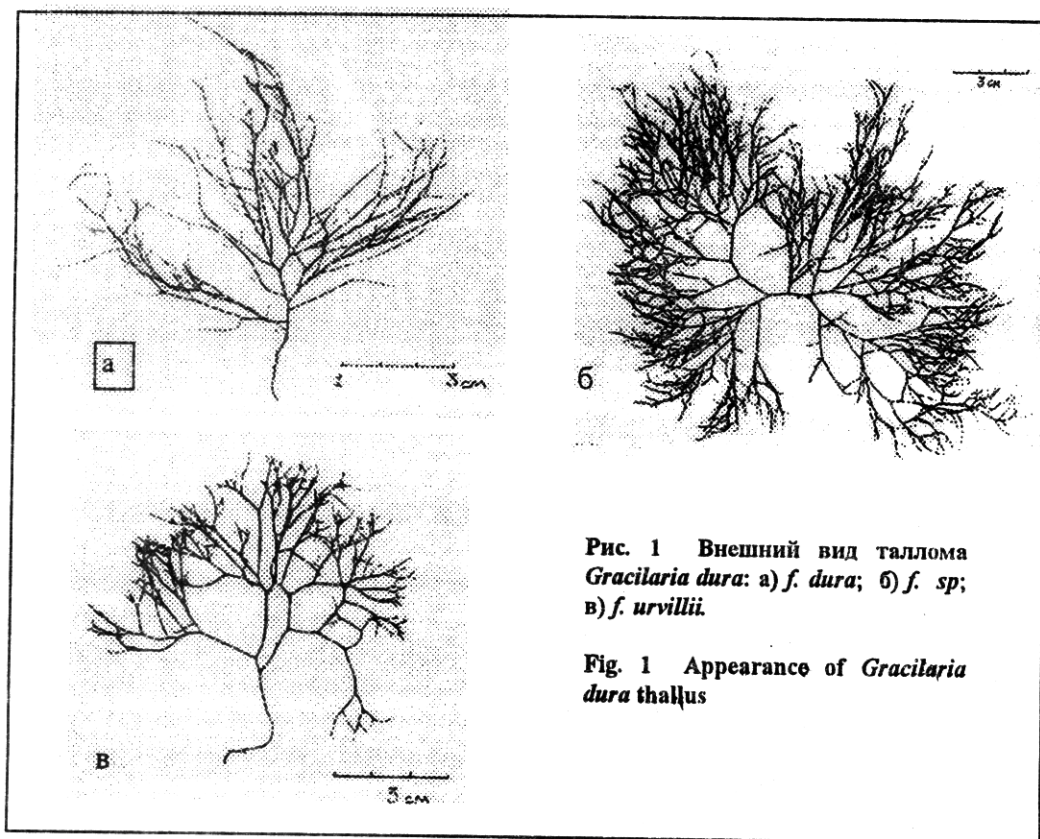


Рис. 1 Внешний вид таллома *Gracilaria dura*: а) *f. dura*; б) *f. sp.*; в) *f. urvillii*.

Fig. 1 Appearance of *Gracilaria dura* thallus

б. Новороссийской. У всех собранных образцов грацилярии максимальные количество и длина ветвей 1-6 порядков отмечены в летний период. На основе полученных данных можно предположить, что эта форма в Черном море образует за год одну генерацию.

На поперечном срезе ось и боковые ветви округлые. Наиболее утолщена средняя часть оси (табл. 2), которая сужается у вершины и вблизи основания ($357,3 \pm 35,2$ и $606,0 \pm 35,6$ мкм соответственно). Коровой слой у вершины оси однорядный, в средней части 2-3-рядный, у основания 5-6-рядный. Клетки корового слоя темно окрашенные, плотно соединенные, немного крупнее, чем у *G. verrucosa* [6]. Их толщина и высота варьируют в пределах соответственно от 11,0 до 12,4 и от 11,3 до 12,2 мкм. Клетки промежуточного и центрального слоев бесцветные, продолговатые, их наибольшие размеры наблюдаются в средней части слоевища.

Таблица 2 Анатомическая характеристика средней части слоевища *Gracilaria dura* в бухте Казачья в летне-осенний период

Table 2 The anatomic characteristic of an average part of *Gracilaria dura* thallus from the Kazachaya Bay in summer - autumn

Структура таллома	<i>G. dura</i>		
	<i>f. dura</i>	<i>f. sp.</i>	<i>f. urvillii</i>
Коровый слой	$12,0 \pm 1,6$	$11,3 \pm 0,4$	$9,6 \pm 0,8$
	$12,2 \pm 1,7$	$11,5 \pm 0,5$	$10,9 \pm 0,4$
Промежуточный слой	$24,2 \pm 3,4$	$21,5 \pm 0,8$	$21,7 \pm 2,8$
	$24,4 \pm 3,5$	$23,3 \pm 1,0$	$25,3 \pm 3,0$
Центральный слой	$161,5 \pm 17,6$	$166,5 \pm 9,3$	$157,0 \pm 10,2$
	$204,4 \pm 14,7$	$196,8 \pm 9,8$	$187,0 \pm 9,2$
Диаметр слоевища	$738,5 \pm 51,4$	$692,5 \pm 33,0$	$897,6 \pm 34,0$

Примечание: в числителе - ширина клеток, в знаменателе - высота клеток (в мкм).

Размножается половым и бесполом способом. На поверхности слоевища женского гаметофита развиваются цистокарпы, которые имеют сферическую форму с конусообразно вытянутой вершиной. Их размеры варьируют от 600,0 до 948,3 мкм в диаметре, а количество - от 1 до 40 на 1 растение. Встречаются с марта по декабрь. Массовое созревание и выход карпоспор происходит в зимний период. Мужские гаметофиты не обнаружены. Бесполой генерация - тетраспорофит встречается с июля по январь. В коровом слое ветвей 1-2 порядков, несколько увеличенных в толщине, развиваются крестообразно разделенные тетраспорангии. Созревание и выход тетраспор происходит осенью.

G. dura f. dura в Черном море произрастает круглый год, обитает преимущественно в зоне ракушечника. В условиях повышенной гидродинамики грацилярия развивается в сообществе макрофитов на глубине 12-15 м. В б. Севастопольской входит в состав фитоценозов *Gracilaria dura* + *Phyllophora nervosa* + *Polysiphonia elongata* (м. Толстый) и *G. dura* + *G. verrucosa* + *Nereia filiformis* (вход в б. Казачья). Биомасса и численность грацилярии в этих районах колеблется от 4,8 до 64,9 г.м⁻² и от 39 до 772 экз.м⁻² соответственно. В средней части б. Новороссийская *G. dura f. dura* растет на глубине 5-15 м, где входит в состав смешенных фитоценозов с *Ulva rigida* и *Enteromorpha intestinalis*. На выходе из этой бухты грацилярия встречается в многолетних цистозири-во-кодиумных (*Cystoseira barbata* + *Codium vermilara*) фитоценозах. Наибольшая биомасса и численность *G. dura f. dura* в б. Новороссийская - 29,5 г.м⁻² и 396 экз.м⁻².

G. dura f. sp. образует упругие, шаровидные слоевища, 5-20 см высоты. Цвет таллома изменяется от желто-красного до темно-кирпичного. Толщина оси 0,4 - 0,9 мм. Ветвление дихотомическое, трихотомическое, реже поочередное. На периферии куста может образовываться множество пучков из ветвей 4-8 порядков (табл. 1). При сильном разрастании они отламываются и дают начало новым слоевищам. Ось и боковые ветви толстые, грубые, хрящевидные. Концы ветвей притупленные, в отличие от всех форм *G. verrucosa*, где сужающиеся ветви заканчиваются заостренной вершиной. Наибольшая длина (49±5,0 мм) отмечена у ветвей 1 порядка. Преобладают ветви 3-4 порядков, их длина составляет 15±1,7 и 9±1,4 мм соответственно. В развитии боковых ветвей наблюдаются два пика - весенний и осенний. Это дает основание считать, что за год данная форма образует две генерации.

G. dura f. sp. имеет самое толстое слоевище. Толщина оси увеличивается от вершины к основанию и изменяется от 303,4±22,6 до 909,1±42,3 мкм (табл.2). Толщина и высота клеток корового слоя колеблется от 10,1±0,3 до 12,1±0,5 и от 10,7±0,4 до 12,5±0,6 мкм соответственно. Количество рядов коровых клеток возрастает в направлении от вершины к основанию (с одного до трех). Клетки промежуточного и центрального слоев крупные, продолговатые.

На оси и боковых ветвях *G. dura f. sp.* часто развиваются галлы, которые, в отличие от шаровидных и гладких цистокарпов, имеют бугорчатую поверхность (тип «цветной капусты»). Галлы встречаются в течение года, их цвет не отличается от окраски таллома. На поперечном срезе заметны два выраженных слоя: наружный, образованный несколькими рядами коровых клеток, аналогичных таковым всего таллома, и внутренний, напоминающий промежуточную зону слоевища, но с более толстыми оболочками клеток. Размножается вегетативным способом. Тетраспорангии и цистокарпы отсутствуют.

G. dura f. sp. относится к неприкрепленным формам. Встречается на илисто-песчаных грунтах в полужакрытых бухтах на глубине от 3 до 10 м. Обнаружена в б. Казачья, преимущественно в нижнем ярусе фитоценозов морских трав - *Potamogeton pectinatus* + *Zostera marina* + *Gracilaria verrucosa* + *G. dura* [5]. Максимальные биомасса и численность отмечены летом (870,0 г.м⁻² и 420 экз.м⁻² соответственно).

G. dura f. urvillii. Слоевища темно-красные, грубые, хрящевидные, обильно разветвленные в верхней части таллома, 3-12 см высоты. Ветвление в средней части

слоевища дихотомическое, у вершины иногда трихотомическое или беспорядочное; имеются ветви 1-6, реже 7 порядков (табл. 1). Ветви последних порядков короткие, сближенные и оканчиваются почти на одном уровне. Наибольшая длина наблюдается у ветвей 1 порядка ($25 \pm 3,9$ мм), а максимальное количество – у ветвей 3 порядка (78 на одно растение).

Среди черноморских видов грацилярии эта форма отличается самыми толстыми ветвями всех порядков. В средней части слоевища диаметр оси составляет $897,6 \pm 34,0$ мкм (табл. 2). Коровой слой по всей оси 1-2-рядный, состоит из мелких, слегка продолговатых, темно окрашенных клеток. Форма и размеры клеток промежуточного и центрального слоев типичные для *G. dura*. Однако, по сравнению с другими формами, у *f. urvillii* клетки располагаются плотнее. Размножается вегетативным способом, половая и бесполоя генерации не обнаружены.

Обитает в б. Казачья на илистых грунтах на глубине 3-10 м. Входит в состав фитоценозов морских трав и встречается единично в течение года.

G. dura является нижнебореальным видом, с довольно узким ареалом. Кроме Черного моря, локально встречается в Атлантическом и Индийском океанах [13, 14]. На побережье Европы обитает у берегов Франции и Италии [10, 11, 12]. Первое систематическое описание *G. dura* в Черном море дано Н.Н. Ворониным [1], отметившим, что вид характеризуется «роговой консистенцией слоевища, мясо-красным цветом и ясно выраженным дихотомическим ветвлением». Позднее [7] вид был найден в Керченской бухте. В [2] приведено описание *G. dura* и ее формы (*f. urvillii*), которые произрастают в неприкрепленном состоянии и не образуют органов размножения. На основе этих и неполных собственных данных А.А. Калутина и Н.В. Миронова [4] объединили оба вида в один – *G. verrucosa*, а *G. dura* перевели в ранг формы – *G. verrucosa f. dura*. Однако впоследствии возник вопрос: к какому виду следует отнести прикрепленную грацилярию, повсеместно произрастающую в зоне ракушечника на глубине 5-20 м в Севастопольской и Новороссийской бухтах. Е.С. Зинова [3] определяла ее как *G. verrucosa*, хотя собранные экземпляры имели плотную мясисто-хрящевидную консистенцию и слоевища розово-красного цвета с выраженным дихотомическим ветвлением. Таким образом, данный вид обладает рядом систематических признаков, характерных для *G. dura*, и значительно отличается от типовой формы *G. verrucosa f. verrucosa* в понимании [2]. Анатомо-морфологические признаки, наличие органов прикрепления и размножения позволяют определить обнаруженные образцы водоросли как типовую форму *G. dura f. dura*, которая не приводится [2], но указывается [4] под названием *G. verrucosa f. verrucosa*. От типовой формы в определенных условиях возникли неприкрепленные: *f. urvillii* (Lamour.) J. Ag. и *f. sp.* Последняя форма описана ранее [2] под названием *G. dura* (Ag.) J. Ag. и *G. verrucosa f. dura* Kalug. et Miron. [4].

Таким образом, в Черном море произрастают два вида *Gracilaria*: *G. verrucosa* и *G. dura*. У этих видов отмечены прикрепленные и неприкрепленные формы, имеющие незначительные различия в анатомическом строении. Наиболее вариабельными у обоих видов являются морфологические показатели: цвет, текстура и характер ветвления слоевищ. Хотя эти параметры самые пластичные, тем не менее, отличия по ним сохраняются в течение всего жизненного цикла. У *G. verrucosa* талломы зеленовато-коричневой окраски, мягкие, часто вялые, боковые ветви длинные, тонкие, нитевидные, сужаются к вершине. Слоевища *G. dura* красно-пурпурового цвета, упругие, жесткие, мясисто-хрящевидные; ось и боковые ветви довольно толстые, грубые, притупленные к вершине. Правомочность утверждения существования двух видов рода грацилярии в Черном море подтверждена также различиями в их биохимическом составе [9] и генетической структуре [8].

1. Воронихин Н. Н. Багрянки (*Rhodophyceae*) Черного моря //Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. - 1909. - 40, № 3-4. - С. 175 - 356.
2. Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. - Л., 1967. - 397 с.
3. Зинова Е.С. Водоросли Черного моря окрестностей Новороссийской бухты и их использование //Тр. Севастоп. биол.станции. - 1935. - 4. - С. 5 - 136.
4. Калугина А.А., Миронова Н.В. Внутривидовая структура *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в Черном море //Новости систематики низших растений. - Л.: Наука, 1985. - 22. - С. 54 - 59.
5. Калугина-Гутник А.А., Куфтаркова Е.А., Миронова Н.В. Условия произрастания *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. и запасы макрофитов в бухте Казачья (Черное море) //Растит. ресурсы. - 1987. - 23, № 4. - С. 520 - 531.
6. Миронова Н.В. Морфобиологическая характеристика и распространение *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в Черном море //Экология моря. - 2000. - 50. - С. 48 - 52.
7. Морозова - Водяницкая Н.В. Материалы к санитарно-биологическому анализу морских вод //Раб. Новороссийской биол. станции. - 1930. - 4. - С. 163 - 181.
8. Столбова Н.Г. Генетическая изменчивость неприкрепленных форм водоросли *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyta) в Черном море //Цитология и генетика. - 1989. - 23, №3. - С. 52 - 57.
9. Судьина Е.Г., Калугина-Гутник А.А., Шнюкова Е.И. и др. Биохимическая характеристика марикультуры *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. и перспективы ее использования //Альгология. - 1994. - 4, №2. - С. 3 - 14.
10. Delivopoulos S.G., Pellegrini M., Pellegrini L. Ultrastructure of the developing tip of the thallus in the red alga *Gracilaria dura* (C.Ag.) J.Ag. //Cytobios. - 1989. - 57, №230 - 231. - P. 177 - 184.
11. Murano E., Toffanin R., Knutsen S. et al. Agar from *Gracilaria dura* (C. Agardh) J. Agardh (*Gracilariaceae*, Rhodophyta) //Oebalia. - 1991. - 17. - P. 431 - 442.
12. Schaub B. The agarophytes *Gracilaria bursa-pastoris*, *G. dura*, *G. verrucosa* and carrageenophyte *Soliera chordis* in the sediments of Thau Lagoon //Univ.aix-Marseille (France). - 1986. - 96 p.
13. Siddhanta A.K., Shanmugam M., Ramavat B.K. et al. Agar from *Gracilaria dura* of the west coast of India //Seaweed res. utilization. - 1997. - 19, № 1-2. - P. 95 - 99.
14. Taylor W. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas //Univ. Michigan. Stud. Sci. Ser. - 1960. - 870 p.
15. Zhang J. (C.F. Chang), Xia B. Some problems in the taxonomy of Chinese species of *Gracilaria* (Rhodophyta) //Hydrobiologia. - 1984. - 116/117. - P. 59 - 62.

Институт биологии южных морей НАНУ,
г. Севастополь

Получено 10.02.2000

N. V. MIRONOVA

THE MORPHO-BIOLOGICAL DESCRIPTION AND THE DISTRIBUTION OF *GRACILARIA DURA* (AG.) J. AG. IN THE BLACK SEA

Summary

The first description of *Gracilaria dura* (Ag.) J. Ag. and its forms from the Black Sea is given. This species has one attached (*f.dura*) and two unattached (*f.sp.* and *f.urvillii*) forms. Anatomical distinctions are insignificant, while morphological signs (e.g. thallus size, the character of branching, the length and number of lateral shoots) vary considerably. *G. dura f.dura* settles predominantly the shell-grit bottom sites at 5-15 m depths in sheltered and in open waters of the Sevastopol and Novorossiiskaya Bays. *G. dura f.sp.* and *f.urvillii* inhabit silty-sandy flats of semi-closed bays at the depths from 3 to 10m; they were found growing in the lower stratum of seagrass phytocenoses.