

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.274

© К. Л. Виноградова

### РОД *PORPHYRA* (*BANGIALES*, *RHODOPHYTA*) В СЕВЕРНЫХ МОРЯХ РОССИИ

K. L. VINOGRADOVA. THE GENUS *PORPHYRA* (*BANGIALES*, *RHODOPHYTA*)  
IN THE NORTHERN SEAS OF RUSSIAБотанический институт им. В. Л. Комарова РАН  
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2  
E-mail: Vinogradovakl@mail.ru  
Поступила 17.11.2006

В результате таксономической ревизии установлено, что во флоре северных морей России род *Porphyra* представлен 5 видами — однослойными *P. umbilicalis*, *P. purpurea*, *P. leucosticta* и двухслойными *P. miniata*, *P. amplissima*. Вид *P. leucosticta* указывается впервые в российских водах на мурманском побережье Баренцева моря, севернее известной границы распространения вида у берегов Европы. Литературные указания *P. abyssicola* в Баренцевом и Белом морях относятся к разным видам. *P. laciniata* в смысле А. Д. Зиновой (1955) представляет собой *P. purpurea* — вид, обычный на Мурмане и более редкий в Белом море. Вид *P. umbilicalis* имеет широкую экологическую амплитуду, обитая на литорали разных биономических типов; в защищенных условиях он приобретает широко пластинчатую форму и внешнее сходство с *P. purpurea*. На основании изучения типовых образцов вид *P. helenae* рассматривается как конспекцифичный *P. miniata*, для которого характерно расположение репродуктивных структур на разных половинах пластины. *P. amplissima* отличается от *P. miniata* смешанным расположением репродуктивных клеток и рядом морфологических признаков. Распространение видов на севере России ограничено мурманским побережьем Баренцева моря и Белым морем, при этом в последнем *P. leucosticta* отсутствует, а *P. umbilicalis* и *P. miniata* не заходят дальше Горла и Воронки. Обсуждаются таксономия, родственные связи, особенности распространения видов, приводятся их описания на основе регионального материала.

Ключевые слова: *Porphyra*, *Rhodophyta*, виды, таксономия, распространение, северные моря, Россия.

Распространение видов *Porphyra* в Северном Ледовитом океане ограничено высокобореальными морями. В российских водах род встречается только в Баренцевом и Белом морях, тогда как в собственно арктических водах отсутствует. По данным, приведенным в флористической сводке А. Д. Зиновой (1955), которые до последнего времени не подвергались пересмотру и которыми широко пользуются в региональных альгологических исследованиях, в северных морях России род представлен 6 видами — *Porphyra umbilicalis*, *P. laciniata*, *P. abyssicola* из группы однослойных видов и *P. amplissima*, *P. helenae*, *P. miniata*, имеющими двухслойную пластину. Трудности при идентификации природного материала в наших морях, связанные с нечетко указанными отличительными признаками ряда видов в имеющихся руководствах (Зинова, 1955), необычный ареал *P. helenae*, ограниченный мурманским побережьем и единичными пунктами в Белом море, неопределенное систематическое положение *P. abyssicola* и *P. laciniata* показали необходимость ревизии видового состава рода в российском секторе Северного Ледовитого океана, результаты которой представлены в настоящей статье.

Ревизия проводилась с использованием сравнительного морфологического метода на обширном, исчисляемом тысячами образцов, материале из разных географических пунктов и экологически различных местообитаний, имеющемся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), в том числе собранном в разные годы автором. Были изучены образцы, послужившие в свое время основой для литературных указаний (в основном коллекции Е. С. Зиновой и А. Д. Зиновой), а также типы *Porphyra miniata* и *P. helenae*.

## Результаты и обсуждение

### Виды, имеющие однослойную пластину

Вид *Porphyra abyssicola* Kjellm. был описан по нескольким образцам из Норвежского моря как двудомный, с однослойной пластиной, глубоководный вид, распространенный кроме Северной Норвегии довольно часто на Мурмане, редко в Белом море и в Баффиновом заливе (Kjellman, 1883). Четкого представления о виде из данного Ф. Kjellman описания не складывается, поскольку наряду с однополыми растениями он отмечает наличие двуполых, а на рисунке (tab. 17, 4) изображает образец, асимметричную форму которого вполне можно представить как результат разрушения части пластины, несущей антеридии. После К. Rosenvinge (1893), который придал виду статус формы двухслойного вида *Porphyra miniata* (*P. miniata*  $\delta$ . *abyssicola* (Kjellm.) Rosenv.), название вида обычно рассматривается как синоним *Porphyra miniata* (Ag.) Ag. Указывая *P. abyssicola* на Мурмане и в Белом море, А. Зинова (1955) характеризует его как однослойный, но в отличие от Ф. Kjellman однодомный вид с антеридиями и карпоспорами на разных половинах пластины. Образцы, на которых основаны имеющиеся указания (Е. Зинова, 1912, 1929; А. Зинова, 1948, 1955 и другие региональные флористические работы), относятся к разным видам — *P. miniata*, *P. leucosticta*, *P. purpurea*, *P. amplissima*. Самостоятельного вида, обладающего описанными Ф. Kjellman признаками, отличающимися его от других видов, во флоре российских морей нет.

Название *Porphyra laciniata* (Lightf.) Ag. имеет запутанную номенклатурную историю. Оно имело широкое хождение в литературе, однако зачастую служило для обозначения разных видов. В северных районах Атлантического океана *P. laciniata* указывали как самостоятельный вид (Kornmann, Sahling, 1991) или объединяли с *P. umbilicalis* (L.) Kütz., считая их (в разных комбинациях) формами одного вида (Kleen, 1874; Gobi, 1878; Kjellman, 1883; Rosenvinge, 1893, 1909; Kylin, 1944; Krishnamurthy, 1959). Вместе с тем тип базинима *Ulva laciniata* Lightfoot не относится к роду *Porphyra*, а представляет собой вид делессериевых, известный теперь как *ErythroGLOSSUM laciniatum* (Lightf.) Maggs et Hommersand (1993 : 219).

В 1997 г. J. Brodie и L. M. Irvine описали новый вид *Porphyra dioica* с побережья Девона (Англия), который охарактеризовали как двудомный, с маргинальными репродуктивными сорусами, имеющий крупную ланцетовидную или широко овальную изрезанную пластину оливково-зеленого или пурпурно-бурого цвета, обитающий в полузащищенных условиях на камнях, занесенных песком. Несмотря на принципиальные различия в расположении репродуктивных структур, авторы сближают новый вид с *P. purpurea* (однодомный вид с карпоспорангиями и сперматангиями на разных половинах пластины) и считают, что именно к *P. dioica* относится большинство указаний *P. laciniata* в северной Атлантике, в частности *P. umbilicalis* var. *laciniata* в работах Krishnamurthy (1959) и частично Drew (1954), а так-

же *P. laciniata* в работе Kornmann, Sahling (1991) (Brodie, Irvine, 1997; Brodie, Irvine, 2003; Holmes, Brodie, 2004). Формы, напоминающие *P. dioica*, являются обычными на Мурмане, разрастаясь в заметных количествах на пологой каменисто-песчаной литорали в кутах бухт, однако более пристальное изучение регионального материала показало, что здесь присутствует не один вид, а экологические формы видов *P. purpurea* и *P. umbilicalis*, которые в сходных условиях проявляют сходные тенденции в изменчивости, при этом ни одна из них не может быть отнесена к *P. dioica* (см. ниже). *P. laciniata* в смысле А. Зиновой (1955) в соответствии с данным ею описанием вида по форме и цвету однослойной пластины и расположению сперматангиев и карпоспорангиев на разных половинах пластины представляет собой *P. purpurea* (Roth) Ag. Вместе с тем образцы из коллекции Е. Зиновой и А. Зиновой, определенные ими как *P. laciniata*, относятся частично к *P. purpurea*, частично — к широко пластинчатым формам *P. umbilicalis*. Судя по всему изученному материалу, *P. purpurea* является обычным часто встречающимся видом на Мурманском побережье Баренцева моря и более редким в Белом море.

Вид *P. umbilicalis* (L.) Kütz. хорошо известен на российском побережье Баренцева моря. В соответствии с общепринятой трактовкой вида, которая дана и в работе А. Зиновой (1955), при флористических исследованиях в данном регионе он понимается в узком смысле. Обычно к нему относят только форму, растущую в верхнем горизонте прибойной литорали. Настоящее исследование показало, что на Мурмане вид имеет гораздо более широкие экологическую амплитуду и морфологическую изменчивость. Он обитает на литорали разных биономических типов от мысов до кутовых участков бухт. В защищенных от прибоя местообитаниях он приобретает внешнее сходство с *P. purpurea*, что и послужило основанием для смешения этих видов под названием *P. laciniata* (Зинова, 1955).

Вид *P. leucosticta* Thuret in Le Jolis впервые указывается в северных морях России. Судя по литературным данным, вид широко распространен в умеренных и субтропических водах Атлантического океана, отмечен в тропиках и в южном полушарии. Находка вида на мурманском побережье «отодвигает» на север известную границу распространения вида у берегов Европы. Ранее она проводилась в районе Тронхеймс-фьорда. Приведенное ниже описание вида основывается на местном материале, представленном несколькими образцами. Характерные для вида признаки здесь, в самой северной точке, выражены менее четко. У найденных образцов пластина тонкая, испещренность пластины продольными белесыми пятнами, образующимися сперматангиями, внешне выражена слабо, сами участки со сперматангиями небольшие, разных очертаний, что более соответствует северным популяциям вида, описанным как *Porphyra elongata* (Kylin, 1907; Printz, 1926).

Таким образом, в настоящее время во флоре северных морей России достоверно присутствуют 3 вида *Porphyra* с однослойной пластиной — *P. purpurea*, *P. umbilicalis*, *P. leucosticta*. В Белом море первые два вида встречаются более редко, чем на Мурмане, последний вид отсутствует.

#### Виды, имеющие двухслойную пластину

Вид *P. miniata* (Ag.) Ag. в литературе понимается неоднозначно. В одних работах он характеризуется смешанным расположением карпоспорангиев и сперматангиев по краю пластины (Зинова, 1948, 1955; Taylor, 1957; Chen et al., 1970; Перестенко, 1994), в других — расположением карпоспорангиев и сперматангиев на разных половинах пластины (Bird, McLachlan, 1992; Lindstrom, Cole, 1992). Что касается ранних работ, то в них этот важный признак часто вообще не учитывался.

Такая неоднозначность трактовки вида повлекла за собой разное понимание таксономического статуса вида *P. amplissima* (Kjellm.) Setch. et Hus, который в протологе (Kjellman, 1883) характеризуется смешанным расположением карпоспорангиев и сперматангиев. Он понимается как самостоятельный вид (Зинова, 1948, 1955; Jaasund, 1965; Bird, McLachlan, 1992; Lingstrom, Cole, 1992) или включается как варие-тет в *P. miniata* (Rosenvinge, 1893; Jónsson, 1901; Newton, 1931; Taylor, 1957; Lee, 1980). В местной флоре *P. amplissima* и *P. miniata* указывались как самостоятель-ные виды (Зинова, 1948, 1955), но при этом оба вида характеризовались одним и тем же типом расположения репродуктивных клеток — смешанно по краю пласти-ны, а в качестве отличительных признаков указывались глубина произрастания, цвет и толщина пластины, т. е. признаки нечетко выраженные, трудно применимые и потому зачастую приводящие к ошибочным определениям. При таком понима-нии А. Д. Зиновой вида *P. miniata* вид с расположением репродуктивных клеток на разных половинах пластины, распространенный на Мурманском побережье Барен-цева моря и заходящий в Воронку Белого моря, был описан ею (Зинова, 1948) как *P. helenae* Zin. Этот вид фактически должен считаться эндемиком Мурмана, по-скольку до настоящего времени нигде более не указывался (за исключением един-ственного указания в Исландии (Caram, Jónsson, 1972)). Однако для донных мор-ских водорослей такой тип ареала абсолютно не характерен. Уже одно это дало по-вод для более пристального анализа таксономического положения вида *Porphyra helenae* и его связей с другими двухслойными видами рода, и в первую очередь с *P. miniata*.

Название *Porphyra miniata* (Ag.) Ag. было лектотипифицировано G. J. Hollen-berg (1972 : 44). Лектотип представляет собой образец из гербария C. Agardh LD12838, на котором рукой С. Agardh написано : «*Ulva purpurea miniata*, Grønland, Wormskjold, Hb. C. Ag.». Это образец 12 см дл. и 7.5 см шир. слегка асимметрич-ной формы со слабо складчатым одним краем и нескладчатым ровным другим краем, представляющим собой место обрыва в результате разрушения сперматан-гиевой ткани. Об этом можно судить по ее микроскопическим остаткам вдоль этого края и небольшому участку со сперматангиями в нижней части пластины, обнару-женным при изучении данного образца. Предыдущие авторы, изучавшие образец LD 12838, не находили сперматангиев (Lindstrom, Cole, 1992). На сохранившейся части пластины происходит процесс образования карпоспорангиев, которые разви-ваются среди вегетативных клеток и находятся на разной стадии зрелости. Вегета-тивные клетки 16—22 × 13—18 мкм. Сперматии с поверхности расположены по 8(2.4), карпоспоры по 4(2.2), 16—19 × 13—16 мкм; зрелые карпоспоры после раз-рушения стенок карпоспорангиев расположены сближенно или образуют неопре-деленные скопления. Таким образом, тип *P. miniata* недвусмысленно свидетельст-вует о том, что данный вид характеризуется расположением карпоспорангиев и сперматангиев на разных частях пластины.

Тип *P. helenae* снабжен этикеткой: «Murman. Sinus Dalnaja Zelenezkaja. Zona litoralis. VII. 1940. A. Zinova». Это образец светлого пурпурно-красного цвета 14 см дл. и 5 см шир., асимметричный, слегка серповидной формы; выпуклый край неглубоко складчатый, вогнутый — ровный, нескладчатый, образовавшийся в ре-зультате разрушения обесцвеченной сперматангиевой ткани, остатки которой со-хранились в нижней части пластины. Сперматии по 16, 32 в клетке (2, 4, 2—4), развиваются сплошным слоем, вегетативные клетки между ними не сохраняются. Карпоспоры на разной стадии зрелости, образуются среди вегетативных клеток, по 4—8 в клетке (2, 2, 1—2), расположены сближенно или образуют неупорядоченные скопления. Вегетативные клетки 4—5-угольные, 16—23 × 13—19 мкм; среди кар-

поспорангиев — в виде редких абортивных (мелких, уплощенных) клеток. Таким образом, типовые образцы *P. miniata* и *P. helenae* оказываются сходными не только по основному, но и по всем другим признакам. Их принадлежность к одному виду несомненна. Изучение всех других имеющихся в распоряжении материалов подтверждает, что вид *P. helenae* не является самостоятельным и конспецифичен с *P. miniata*.

Вместе с тем вид *P. miniata*, включая и те образцы, которые относились к *P. helenae*, чрезвычайно близок к тихоокеанскому виду *P. variegata* (Kjellm.) Hus, описанному F. R. Kjellman (1889) как *Diploderma variegatum* на о-ве Беринга, Командорские острова. Это сходство прекрасно подтверждается подробным описанием и иллюстрациями строения типового образца *P. variegata* (Kurogi, 1977). У обоих видов карпоспорангии и сперматангии развиваются на четко отграниченных разных половинах пластины по всей ее длине, охватывая и срединные части, хотя скорее созревают в краевых участках. Сперматангии формируются раньше карпоспорангиев, при этом занятая ими часть пластины обесцвечивается и разрушается. В результате пластина становится асимметричной, часто серповидно изогнутой с цельным тонким краем на выпуклой стороне и утолщенным, вторично заросшим после обрыва сперматангиевой ткани на вогнутой стороне. Сперматангии образуются сплошным слоем, вегетативные клетки между ними не сохраняются; зрелые сперматидии сгруппированы плотно, с поверхности в группе  $2 \times 4$ , реже  $4 \times 4$  сперматидии. Карпоспорангии образуются среди вегетативных клеток, зрелые карпоспоры после разрушения клеточных стенок часто образуют неопределенные скопления в общей слизистой матрице, что придает пластине пятнистость, хотя и выраженную в разной степени. Оба вида сходны по количеству и характеру «упаковки» сперматидий и карпоспор, по размерам и форме вегетативных клеток, по форме и основному тону окраски пластины. Морфологическое сходство настолько очевидно, что, основываясь только на нем, *P. miniata* и *P. variegata* следовало бы считать конспецифичными. Однако имеющиеся в литературе данные о наличии генетических различий между этими видами (Lindstrom, Cole, 1992) склоняют к тому, чтобы рассматривать атлантический вид *P. miniata* и тихоокеанский *P. variegata* как викарирующие виды. Исходным является широко бореальный тихоокеанский вид, который проник в Северный Ледовитый океан и распространился вдоль северного побережья Америки. Последующий разрыв ареала в арктических водах привел к формированию близкого вида *P. miniata*, современный ареал которого ограничен высокобореальными водами Атлантического и Северного Ледовитого океанов.

*Porphyra amplissima* (Kjellm.) Setch. et Hus in Hus в соответствии с достаточно полным описанием, которое дал виду F. R. Kjellman (1883, как *Diploderma amplissimum*), характеризуется принципиально иным характером репродуктивной ткани — смешанным расположением карпоспорангиев и сперматангиев по краю пластины, поэтому никоим образом не может быть объединена с *P. miniata*. Изучение материала из Баренцева моря показало, что это хорошо обособленный самостоятельный вид, который отличается от *P. miniata* не только репродуктивными особенностями, но и комплексом морфологических признаков (см. описания видов).

*P. miniata* в смысле А. Д. Зиновой (1955) относится к *P. amplissima*. Это подтверждается не только приводимым ею описанием, но и образцами, на которых оно основывается.

Таким образом, двухслойные виды *Porphyra* в северных морях России представлены 2 видами — *P. miniata* и *P. amplissima*, при этом в Белое море проникает только последний.

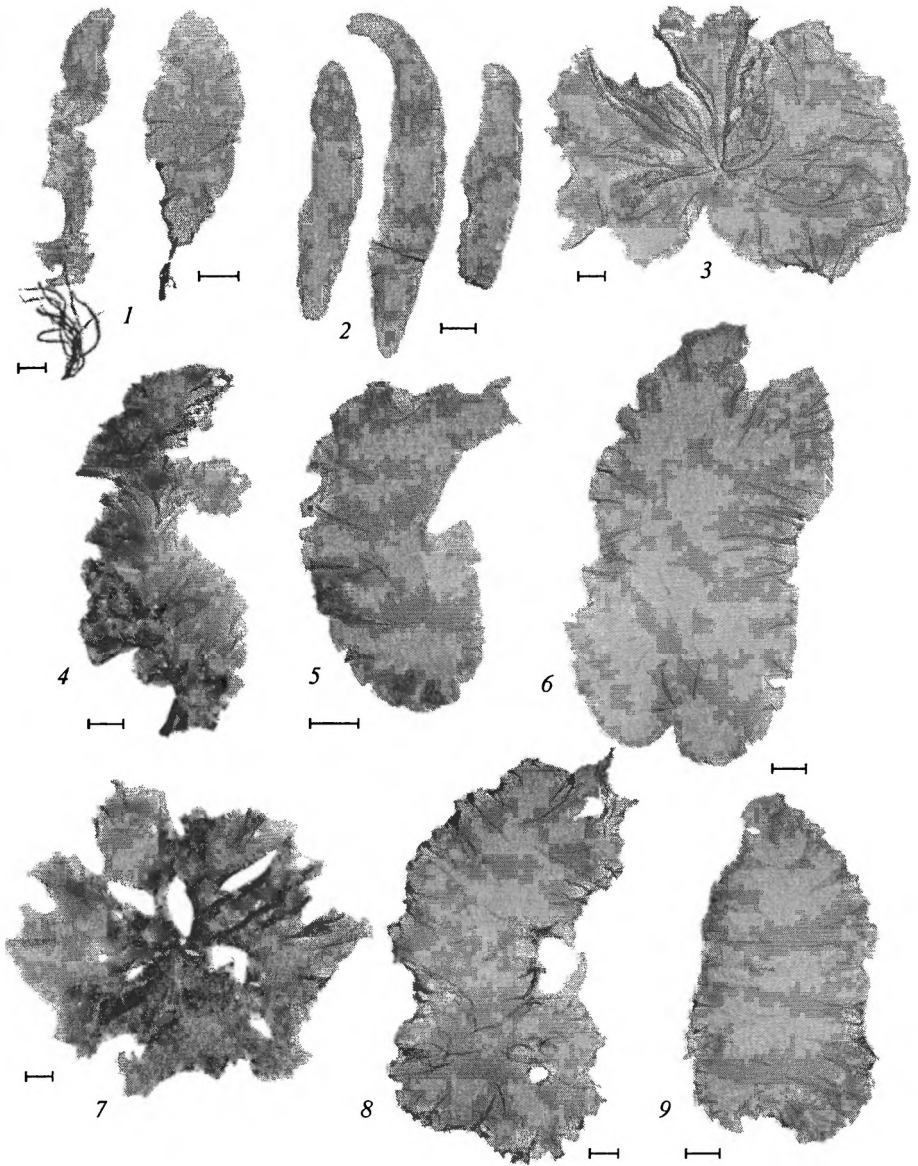


Таблица I. Внешний вид видов *Porphyra*.

1 — *P. leucosticta*; 2—6 — *P. purpurea*, 7, 8 — *P. umbilicalis*; 9 — *P. amplissima*. Масштабные линейки: 1, 2, 7 — 1 см; 3—6, 8, 9 — 2 см.

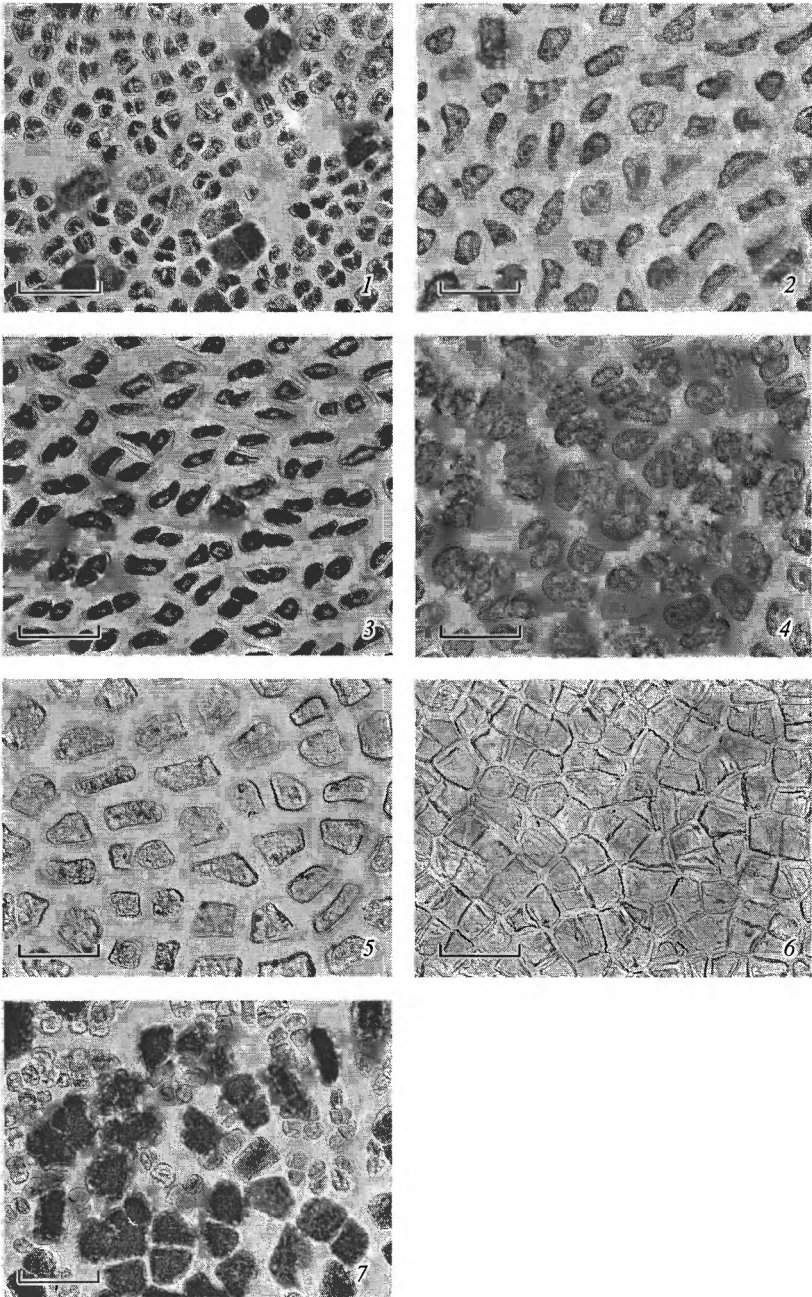
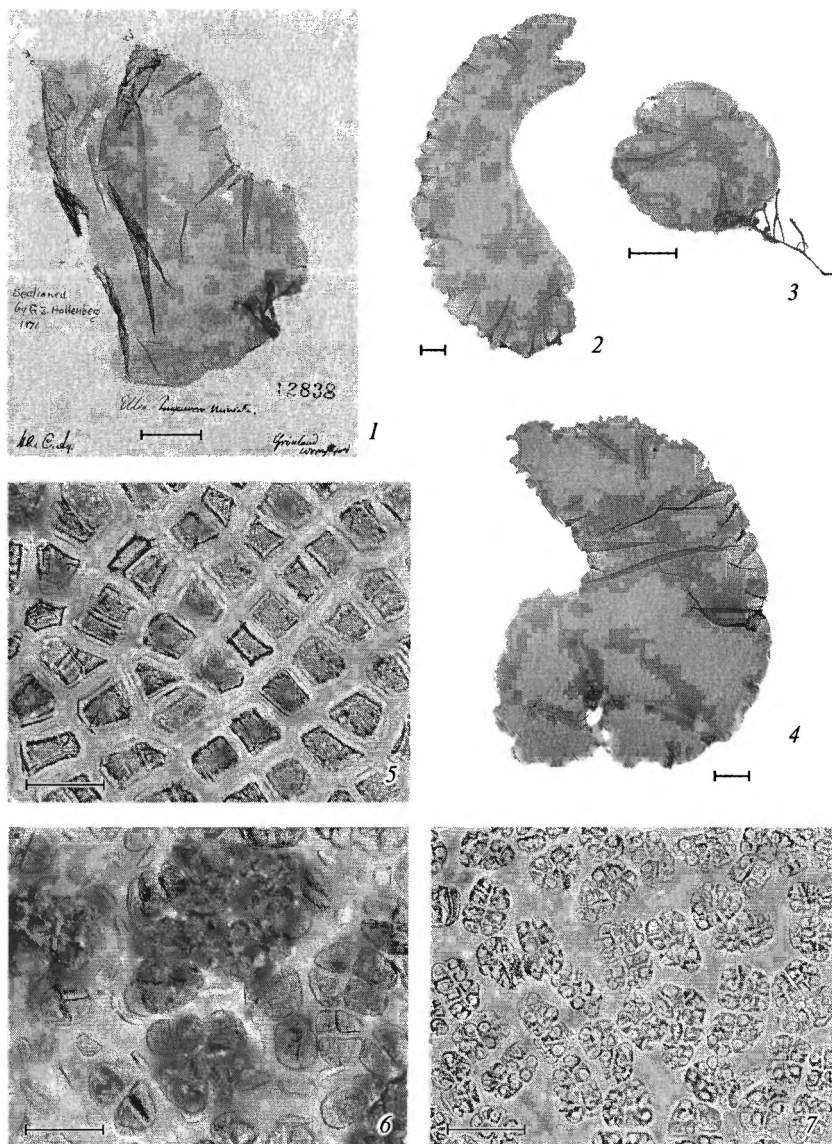


Таблица II. Строение слоевища видов *Porphyra* (вид клеток с поверхности).

1 — часть сперматангиевого соруса с отдельными карпоспорангиями *P. leucosticta*; 2 — вегетативные клетки *P. purpurea*; 3, 4 — вегетативные клетки *P. umbilicalis*; 5, 6 — вегетативные клетки *P. amplissima*; 7 — сперматангии и карпоспорангии *P. amplissima*. Масштабные линейки: 1, 4—7 — 40 мкм; 2, 3 — 30 мкм.

Таблица III. *Porphyra miniata*.

1 — Тип *P. miniata*; 2 — тип *P. helenae*; 3, 4 — растения с побережья Мурмана; 5 — вегетативные клетки с поверхности; 6 — карпоспорангии; 7 — спермангии. Масштабные линейки: 1, 4 — 2 см; 2—3 — 1 см; 5, 7 — 32 мкм; 6 — 28 мкм.



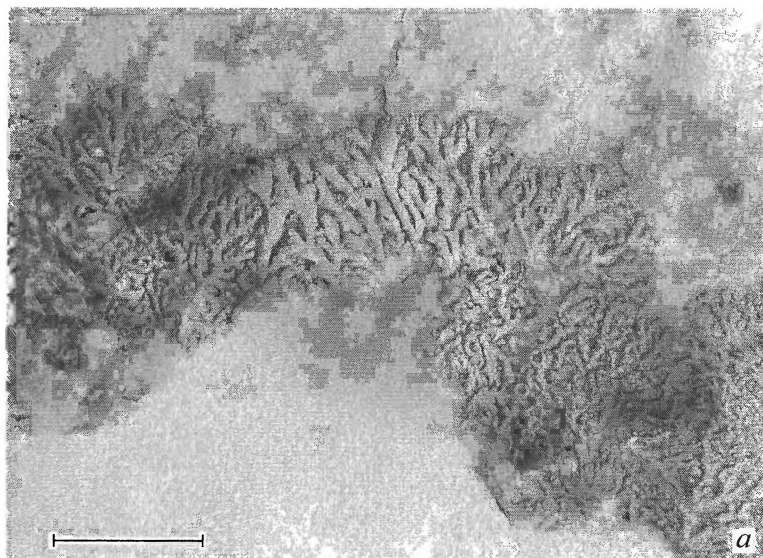


Таблица. Внешний вид таллома с апотециями *Physciella austrosibirica* (а) и *Physciella denigrata* (б).

Масштабная линейка — 5 мм.

1. Пластина однослойная . . . . .	2
Пластина двухслойная . . . . .	4
2. Слоевище однодомное . . . . .	3
Слоевище двухдомное. Сперматангии и карпоспорангии развиваются по внешнему краю пластины . . . . .	<i>P. umbilicalis</i>
3. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на разных продольно разделенных частях пластины . . . . .	<i>P. purpurea</i>
Сперматангии и карпоспорангии развиваются чередующимися сорусами — пятнами в верхней части пластины . . . . .	<i>P. leucosticta</i>
4. Сперматангии развиваются среди карпоспорангиев в верхней части пластины . . . . .	<i>P. amplissima</i>
Сперматангии и карпоспорангии развиваются на разных продольно разделенных частях пластины . . . . .	<i>P. miniata</i>

*Porphyra leucosticta* Thuret in Le Jolis, 1863 : 100; Rosenvinge, 1909 : 65, tab. 2, fig. 4—13; Taylor, 1957 : 206; Rueness, 1977 : 99, tab. 17, 4; Kornmann, Sahling, 1977 : 266, tab. 153. — *P. elongata* (Aresch.) Kylin, 1907 : 110, tab. 3, fig. 1; Printz, 1926 : 51, fig. 1.

Описан с атлантического побережья Франции (Cherbourg).

Пластина удлинено овальная, до 25 см дл. и 7 см шир., слабо или заметно волнисто-складчатая по краю, симметричная, светлая, пурпурно-розовая, в основании округло клиновидная или слегка сердцевидная. Пластина однослойная, тонкая, 20—30 мкм толщ. Клетки с поверхности 15—20(23) × 12—19 мкм, часто 4-угольные и на отдельных участках правильно расположенные.

Слоевище однодомное. Сперматангии и карпоспорангии образуются в верхней части пластины, сорусами в виде небольших пятен разных очертаний, которые чередуются друг с другом или с участками вегетативных клеток. Сперматии по 8—32(2—4, 2, 2—4) в клетке. Карпоспоры 20—30 × 16—20 мкм. (Табл. I, 1; II, 1).

Собран в нижней части литорали и у верхней границы сублиторали на водорослях, а также в плавающем состоянии.

М у р м а н: Печенга (порт Лиинахаари, мыс Крестовый), Ара-губа, губа Ярнышная.

Бореально-субтропический атлантический вид.

По внешней морфологии и смешанному расположению, карпоспорангиев и сперматангиев в верхней части пластины очень напоминает некрупные тонкие слоевища *P. amplissima*, но принципиально отличается от последнего вида однослойной пластиной.

*Porphyra purpurea* (Roth) Agardh, 1824 : 191; Kornmann, 1961 : 179, fig. 3—5; Bird, McLachlan, 1992 : 30. — *Ulva purpurea* Roth, 1797 : 209, tab. 6, fig. 1 nom. cons. — *Ulva purpurea-violacea* Roth, 1788 : 524 nom. rejic.; Kornmann, Sahling, 1991 : 33, fig. 19, 20. — *Porphyra abyssicola* auct. non Kjellm.: Е. Зинова, 1912 : 232 р. р.; Зинова, 1955 : 52 р. р. — *P. laciniata* auct. non Ag.: Е. Зинова, 1912 : 231; 1929 : 3 р. р.; Зинова, 1955 : 51 р. р.

Описан с побережья Германии (Eckwarden).

Пластина овальная, округлая, яйцевидная, ланцетовидная, по отношению к длине широкая или узкая, с ровными или волнисто-складчатыми краями, в основании сердцевидная или складчатая, до 10—20 или 40—50 см дл. Основной тон окраски пурпурный, меняющийся до темного фиолетово-красного, светло-красного и розоватого. Пластина 25—50(60) мкм толщ., нежная, плотно прилипающая к гербарной бумаге, однослойная. Клетки в средней части стерильного слоевища на поперечном срезе субквадратные или незначительно вытянутые в высоту, с поверхности

угловатые, плотно прилегающие, 19—35 × 16—26 мкм, расположенные без порядка, иногда на отдельных участках нечеткими рядами.

Растения однодомные, встречаются мужские растения. Сперматангии и карпоспорангии развиваются на разных половинах пластины, с четкой или размытой продольной границей между ними, от верхнего края к середине и к низу пластины. Сперматангии содержат 32 или 64 спермация (2—4, 4, 4), созревают раньше карпоспорангиев, несущая их часть пластины обесцвечивается и разрушается, придавая пластине асимметричную форму. У мужских растений сперматангии развиваются по всей пластине начиная с краев и сверху, образуя обесцвеченную кайму. Карпоспорангии с короткими трихогинообразными выростами, развиваются сплошь или среди вегетативных клеток, делятся в поверхностной плоскости крестообразно, иногда неупорядоченно, образуя преимущественно 8(2, 2, 2) карпоспор. После разрушения клеточных стенок карпоспорангиев карпоспоры могут образовывать скопления на слоевище. Характерно размножение нейтральными спорами. (Табл. I, 2—6; II, 2).

Растет на литорали и в сублииторали в бухтах от мысов до кутовых участков, преимущественно в полузащищенных хорошо промываемых местах в среднем и нижнем горизонтах литорали. Литофит и эпифит.

Баренцево море: Мурман, повсеместно. Белое море: Воронка, Летний и Терский берега, Соловецкие острова, Кандалакшский залив.

Широкобореальный атлантико-ледовитоморско-тихоокеанский (амфибореальный) вид.

Полиморфный вид. Слоевища, растущие на мористых, хорошо промываемых участках побережья, под покровом крупных водорослей более мелкие, интенсивно окрашены, имеют овально ланцетовидную пластину с относительно ровным краем. Репродуктивные клетки созревают более дружно, поэтому здесь четко выражен характерный для вида признак расположения сперматангиев и карпоспорангиев на разных продольных половинах пластины. На пологой защищенной литорали в кутах бухт в условиях сильной освещенности происходит активный рост, в результате которого образуются крупные пластины, до 50 см дл. и 30 см шир., часто с неровными, лопастными или складчатыми краями. Нижняя часть пластины может разрастаться вокруг базального диска, образуя подобие розетки и напоминая тем самым *P. umbilicalis*. Цвет пластины меняется на светло красный или белесый. При росте на мелких камнях, занесенных песком, нижняя погруженная в песок часть пластины выделяется большей толщиной и темным цветом. В защищенных условиях при усиленном росте процесс размножения становится менее активным. Здесь чаще встречаются растения в стерильном состоянии, увеличивается количество мужских растений. У однодомных растений четко отграниченной сперматангиевой ткани не образуется из-за растянутого во времени созревания сперматангиев, поэтому внешне она может выглядеть как краевая полоса, чаще наблюдаются неразвитые или прорастающие карпоспорангии. Осенние растения по сравнению с летними приобретают темно-фиолетовую окраску, подобную окраске *P. umbilicalis*, и складчато-лопастную пластину.

Форма, растущая в кутах бухт, отличается от *P. dioica* цветом пластины, который не имеет оливковых и зеленых тонов, меньшей толщиной пластины, наличием среди двудомных только мужских растений, меньшим количеством спермациев и карпоспор в антиклинальных рядах.

*Porphyra umbilicalis* (L.) Kützing, 1843 : 383; Зинова, 1955 : 52, рис. 44, 45; Kornmann, Sahling, 1991 : 4, fig. 1—4; Bird, McLachlan, 1992 : 32. — *P. laciniata* (Lightf.)

Ag. sensu: Harvey, 1846, tab. 92; Gobi, 1878 : 50; Kjellman, 1883 : 190 (incl. f. *typica*, f. *umbilicalis*); E. Зинова, 1912 : 231; 1929 : 1 p. p.; Зинова, 1955 : 51 p. p. — *P. insolita* Kornmann et Sahling, 1991 : 20, fig. 5—10. — *Ulva umbilicalis* Linnaeus, 1763 : 1633.

Описан «In Oceano».

Пластина округлая, широко овальная, неопределенных очертаний, иногда широко ланцетовидная, с лопастными выростами и неровными, местами складчатыми краями, часто вертикально разорванная, в основании складчатая или пупочковая, разрастающаяся вокруг подошвы, которая оказывается в середине пластины, 5—15 см дл. или до 50 см дл. и 40 см шир. Основной тон окраски фиолетовый, меняющийся до темно-сливового, оливкового, желтоватобурого, сероваторозового. Пластина 65—75 мкм толщ. или более тонкая, 30—50 мкм. Клетки на поперечном срезе палисаднообразные или почти изодиаметрические, с поверхности 4—3-угольные по протопласту, с округлыми оболочками и потому неплотно прилегающие, часто сгруппированные по 2—8, 16—26 × 13—20 мкм или более крупные, 18—34 × 17—28 мкм и даже более плотно расположенные.

Растения двудомные, редко однодомные; мужские растения встречаются чаще. Сперматангии развиваются по краю пластины, который становится белесым, сплошной или прерывистой полосой, нечетко отграниченной от остальной пластины; содержат 64—128 (2—4, 4—8, 4—8) спермациев. Карпоспорангии с заметными трихогинообразными выростами, развиваются по краю пластины среди вегетативных клеток и абортивных карпоспорангиев, содержат 8—16 (2, 2, 2—4) карпоспор. Преобладает размножение нейтральными спорами, которые образуются подобно карпоспорам, преимущественно на мужских растениях. (Табл. I, 7, 8; II, 3, 4).

Растет в бухтах, на открытых прибойных берегах, преимущественно на скалах верхнего горизонта литорали и в супралиторали, а также в полузащищенных от прибоа и в кутовых участках бухт на каменистых россыпях в среднем и нижнем горизонтах литорали.

Мурман: повсеместно. Белое море: Горло (Три острова).

Широкобореальный атлантическо-ледовитоморско-тихоокеанский (амфибореальный) вид.

В западной части Мурманского побережья встречается часто, являясь обычным для флоры видом. На востоке постепенно редет и далее Горла Белого моря не проникает.

Форма вида из прибойных скалистых местообитаний идентифицируется легко благодаря грубой (не прилипающей к гербарной бумаге) пластине характерной «розеточной» формы, интенсивной фиолетовой или оливковой окраске. В более защищенных условиях пластины более крупные (до 50 см дл.) и тонкие, менее изрезанные и закрученные вокруг подошвы, иногда широко ланцетовидные, более блеклой, до серовато-розовой и желтовато-бурой окраски, более плотно прилипают к гербарной бумаге. Размножение в этих условиях происходит менее активно. Репродуктивные органы развиваются небольшими участками по краю пластины, часто встречаются крупные слоевища в стерильном состоянии. Образование спермациев в тонких пластинах сопровождается меньшим числом периклиналиных делений, поэтому часто они расположены в 4 слоя (на поперечном срезе через пластину), а не в 8, как на более толстых пластинах. Широколанцетовидные формы из защищенных условий по внешнему виду с трудом отличимы от *P. purpurea* из тех же местообитаний, однако сохраняют, хотя и менее выраженные (особенно в стерильном состоянии), такие признаки вида, как двудомность, маргинальное расположение репродуктивных органов, форма вегетативных клеток. Кро-

ме того, пластины *P. umbilicalis* обычно имеют сероватый или буроватый тон окраски.

*Porphyra dioica* (Brodie, Irvine, 1997), судя по описанию, как двудомный вид с маргинальными репродуктивными сорусами, и по ряду других признаков (цвет, количество спермациев и карпоспор в «пакетах», характер вегетативных клеток), по-видимому, более близок к *P. umbilicalis*, чем к *P. purpurea*. Описанная выше форма *P. umbilicalis*, обычная в бухтах мурманского побережья Баренцева моря, имеет сходство с *P. dioica*. Отличия мурманской популяции заключаются в преобладании здесь мужских растений и растений с нейтральными спорами, в меньшей толщине пластины, в приуроченности к защищенным условиям пологой литорали. Эти признаки свидетельствуют скорее о том, что это экологическая форма *P. umbilicalis*, а не самостоятельный вид *P. dioica*.

*Porphyra miniata* (Agardh) Agardh, 1824 : 191; Gobi, 1878 : 51; Rosenvinge, 1893 : 827, fig. 14 (f. *typica*, f. *abyssicola*); Bird, McLachlan, 1992 : 28; Lindstrom, Cole, 1992 : 1355. — *P. abyssicola* Kjellman, 1883 : 191, tab. 17, fig. 4; tab. 18, fig. 10—11; Е. Зинова, 1912 : 232 p. p.; 1929 : 3 p. p.; Зинова, 1955 : 55. — *P. helenae* Zinova, Зинова, 1948 : 442; 1955 : 55, рис. 51, 52. — *Diploderma miniatum* (Ag.) Kjellman, 1883 : 189, tab. 18, fig. 9; Е. Зинова, 1912 : 230. — *Ulva purpurea* var. *miniata* Agardh, 1817 : 42. — *Ulva miniata* (Ag.) Lyngbye, 1819. — *Diploderma amplissimum* auct. non Kjellm.: Е. Зинова, 1912 : 230, рис. 7, 8 p. p.

Описан с побережья Гренландии.

Пластина округлая, овальная, яйцевидная, вытянутая в длину и тогда широко линейная, слегка или заметно асимметричная до серповидной, по краю гладкая или неравномерно складчатая, цельная или оборванная, реже неправильно лопастной формы, в основании округлая или неглубоко сердцевидная, до 30—50 см дл. и 30 см шир. Основной тон окраски пурпурно-красный, разной интенсивности и оттенков, иногда до светло-розового или ярко-красного. Пластина двухслойная, у молодых слоевищ однослойная, 25—65 мкм толщ., клетки на поперечном срезе вытянутые в ширину или реже субквадратные. Вегетативные клетки с поверхности слоевища 15—23(32) × 14—23 мкм, 4—5-угольные, местами правильно 4-угольные, плотно расположенные, как правило не образующие групп, в нижней части ромбовидные, вертикально ориентированные.

Растения однодомные, изредка встречаются мужские растения. Сперматангии и карпоспорангии образуются, не смешиваясь друг с другом, на разных половинах пластины по всей длине до ее основания. Граница между сперматангиевой и карпоспорангиевой тканью может быть четкая, делящая пластину на равные или неравные части или слабо заметная внешне. Сперматангии развиваются и созревают раньше карпоспорангиев, сплошным пятном. В месте их образования пластина обесцвечивается и разрушается, принимая дуговидную форму с одним длинным складчатым краем и другим более коротким ровным. Спермациев в клетке 16, 32 (2, 4, 2—4). Карпоспорангии развиваются среди вегетативных клеток, которые в зрелой ткани остаются в виде мелких abortивных клеток. Карпоспоры 13—24 × 12—18 мкм, по 4, 8 в клетке (2, 2, 1—2) или часто число их неопределенно при неупорядоченном расположении. Нередко карпоспоры образуют скопления, придавая пластине пестрый вид. (Табл. III, 1—7).

Растет в нижней литорали и в сублиторали до глубины 6—8 м, по всему побережью бухт, предпочитает более мористые, хорошо промываемые участки. Литофит, часто эпифит. Обычный на Мурманском побережье вид.

Мурман. Белое море: Воронка (о-в Сосновец).

Высокобореальный североатлантическо-ледовитоморский вид.

По литературным данным, вид распространен от северо-западной Канады до Вирджинии и вдоль побережья Европы от Северной Норвегии до Северной Испании (South, Tittley, 1986). В целом эти данные, вероятно, отражают ареал вида. Однако из-за неоднозначного понимания вида ряд указаний требует проверки. Достоверно по проверенным образцам можно указать следующие районы распространения вида: Гренландия, Ньюфаундленд, Сев. Каролина, Шпицберген, Исландия. W. R. Taylor (1957) приписывает *P. miniata* расположение сперматангиев среди вегетативных клеток и карпоспорангиев, т. е. по типу *P. amplissima*, однако ссылается на образец Phyc. Bor-Amer. № 377, который имеет иное расположение и действительно относится к *P. miniata*.

В наиболее свойственных виду местобитаниях — на более или менее открытых участках побережья с активной гидродинамикой — характерные для него форма и цвет слоевища проявляются более или менее четко. В более крайних условиях защищенной пологой литорали вид приобретает светло-розовую окраску и удлиненную складчатую форму пластины, что делает его внешне сходным с *P. amplissima*. Переход в репродуктивную стадию наблюдается рано. Части пластины с карпоспорангиями и сперматангиями могут быть равноценными по площади, с четкой продольной границей между ними или неравноценными. Если сперматангии занимают меньшую часть пластины, то после ее разрушения общая форма пластины почти не меняется. В этом случае такие пластины можно принять за однополые женские растения.

*Porphyra amplissima* (Kjellman) Setchell et Hus in Hus, 1990 : 67; Зинова, 1948 : 442; 1955 : 54, рис. 49, 50; Bird, McLachlan, 1992 : 26; Lindstrom, Cole, 1992 : 1355. — *Diploderma amplissimum* Kjellman, 1883 : 188, tab. 17, 1—3; 18, 1—8; Е. Зинова, 1912 : 228, рис. 7, 8. — *Porphyra miniata* auct. non Agardh: Зинова, 1955 : 54, рис. 47, 48; Taylor, 1957 : 207 p. p. — *P. abyssicola* auct. non Kjellm.: Е. Зинова, 1912 : 232 p. p.; 1929 : 3 p. p.

Описан с побережья Северной Норвегии (Maasø).

Пластина ланцетовидная, овальная, удлиненная или широкая, симметричная, цельная, изредка разорванная с образованием лопастей, волнистая и складчатая по краю, часто с глубокими и равномерно расположенными складками, с сердцевидным или округлым (у молодых растений) основанием, до 30—40 см дл., реже до 100 см. Основной тон окраски розовый, разной интенсивности от бледно- до темно-розового, иногда с сероватым или пурпурным оттенком. Пластина двухслойная, у молодых слоевищ, особенно по краю, однослойная, тонкая, 28—45 (60) мкм толщ., высота клеток на поперечном срезе больше, равна или меньше ширины. Клетки с поверхности крупные, 23—39 × 15—32 мкм, у края пластины более мелкие, (3)4—5-угольные, трапециевидные, почти прямоугольные или трехугольные, расположенные плотно, не образуя рядов и групп, при активном делении более мелкие, сгруппированные по две.

Растения, как правило, однодомные, изредка встречаются мужские растения. Сперматангии и карпоспорангии образуются смешанно, по краям и от них к середине пластины, преимущественно в верхней ее части, часто с преобладанием тех или других. Сперматангии начинают развиваться раньше карпоспорангиев, образуя микроскопические, из нескольких клеток или более обширные пятна среди вегетативных клеток. В сперматангиях 8, 16, 32 спермациев (2, 2—4, 2—4). Карпоспоры крупные, 18—29 × 13—19 мкм, по 4—8 (1—2, 2, 1—2), часто по 2—3 в клетке. Репродуктивные участки по краям пластины быстро разрушаются, и тогда верхняя часть пластины становится заметно уже основания, (Табл. I, 9; II, 5—7).

Растет в среднем и нижнем горизонтах литорали в бухтах от открытых до кутových участков, преимущественно в полузащищенных и защищенных от прибоя местах; на пологой литорали в условиях пониженной динамики воды и некоторого опреснения слоевища могут достигать 1 м дл. и 0.5 м шир., иногда образуя неприкрепленные скопления. Проникает в верхние горизонты sublиторали до 6—8 м глубины. Литофит и эпифит.

Мурман. Белое море: Кандалакшский залив, Соловецкие острова.

Высокобореальный североатлантическо-ледовитоморский вид.

Цвет слоевища в основе своей розовый, варьирует в разных условиях. На хорошо освещенной литорали в условиях пониженной динамики воды преобладают бледно-розовые тонкие слоевища. При меньшей освещенности — под покровом других водорослей и в более глубоких местах — пластины приобретают ярко-розовый до красного цвет, иногда с фиолетовым оттенком, сходный с цветом растущих рядом слоевищ *P. miniata*. Молодые пластины правильно овальные или яйцевидные, более узкие внизу, с округлым основанием; взрослые характеризуются разным отношением длины к ширине, при этом одинаковой шириной на всем протяжении или большей шириной в нижней части пластины, особенно в фертильном состоянии, глубоким сердцевидным нижним краем. При всем разнообразии формы слоевища характерной особенностью вида, внешне отличающей его от *P. miniata*, являются в целом симметричное строение пластины и наличие глубоких складок, хотя последний признак может быть выражен в разной мере и иногда проявляется также и у *P. miniata*.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зинова А. Д. О некоторых видах *Porphyra* с берегов Мурмана и Белого моря и о новом виде *Porphyra helenaе* Zin. // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 4. С. 440—442.

Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. Л., 1955. 219 с.

Зинова Е. С. Водоросли Мурмана. Ч. I. Введение. Зеленые и красные водоросли // Тр. СПб. о-ва естествоисп. 1912. Т. 43. № 3. С. 171—343.

Зинова Е. С. Водоросли Белого моря. Красные водоросли или багрянки, *Rhodophyceae* // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1929. Т. 59. № 3. С. 3—40.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Agardh C. A. Synopsis algarum Scandinaviae... Lundae, 1817. 135 p.

Agardh C. A. Systema algarum. Lundae, 1824. 312 p.

Bird C. J., McLachlan J. Seaweed flora of the Maritimes. I. *Rhodophyta* — the red algae. Bristol, 1992.

Brodie J., Irvine L. M. A comparison of *Porphyra dioica* sp. nov. and *P. purpurea* (Roth) C. Ag. (*Rhodophyta*, *Bangiophycidae*) in Europe // Cryptogamie, Algologie. 1997. Т. 18. P. 283—296.

Brodie J., Irvine L. M. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. *Rhodophyta*. Part 3B. *Bangiophycidae*. Hampshire, 2003. 167 p.

Caram B., Jónsson S. Nouvel inventaire des algues marines de l'Islande // Acta Bot. Island. 1972. Vol. 1. P. 5—31.

Chen L. C.-M., Edelstein T., Ogata E., McLachlan J. The life history of *Porphyra miniata* // Canad. Journ. Bot. 1970. Vol. 48. P. 385—389.

Drew K. Studies in the *Bangioidae*. III. The life history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. // Ann. Bot., N. S. 1954. Vol. 18. N 70. P. 183—211.

Gobi C. Die Algenflora des Weissen Meeres und der demselben zünachstliegenden Theile des Nördlichen Eismeeres // Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. Sér. 7. 1878. Т. 26. N 1. P. 1—92.

Harvey W. H. Phycologia britannica. Vol. 1. London, 1846. Pls 1—120.

Hollenberg G. J. Phycological notes. VII. Concerning three pacific coast species. especially *Porphyra miniata* (C. Ag.) C. Ag. (*Rhodophyceae*, *Bangiiales*) // Phycologia. 1972. Vol. 11. N 1. P. 43—46.

Holmes M. J., Brodie J. Morphology, seasonal phenology and observations on some aspects of the life history in culture of *Porphyra dioica* (*Bangiiales*, *Rhodophyta*) from Devon, UK // Phycologia. 2004. Vol. 43. N 2. P. 176—188.

Hus H. T. A. Preliminary notes on west-coast Porphyras // Zoe. 1900. Vol. 5. P. 61—70.

- Jaasund E.* Aspects of the marine algae vegetation of North Norway // Bot. Gothoburgensia. 1965. Vol. 4. P. 1—174.
- Jónsson H.* The marine algae of Iceland. I. *Rhodophyceae* // Bot. Tidschrift. 1901. Bd 24, H. 2. S. 127—155.
- Kjellman F. R.* The algae of the Arctic Sea. Stockholm, 1883. 431 p.
- Kjellman F. R.* Om Beringhafvets Algflora // Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 1889. Bd 23. N 8. S. 1—58.
- Kleen E. A. G.* Om Nordlandens högre hafsalger // Öfversigt af Kgl. Sv. Vet. Akad. Förhandl. 1874. N 9. 46 p.
- Kornmann P.* Zur Kenntnis der *Porphyra*-Arten von Helgoland // Helgoländ. wiss. Meeresunters. 1961. Bd 8. H. 1. S. 176—192.
- Kornmann P., Sahling P.-H.* Meeresalgen von Helgoland. Hamburg, 1977. 269 S.
- Kornmann P., Sahling P.-H.* The *Porphyra* species of Helgoland (*Bangiales, Rhodophyta*) // Helgoländ. Meeresunters. 1991. V. 45. N 1—2. P. 1—38.
- Krishnamurthy V.* Cytological investigations on *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. // Ann. Bot. (London). 1959. V. 23. P. 147—176.
- Kurogi M.* Observations on the type specimen of *Porphyra variegata* (Kjellman) Hus and its comparison with Japanese «*P. variegata*» // Bull. Japan. Soc. Phycol. (Suppl.). 1977. Vol. 25. P. 101—112.
- Kützing F. T.* Phycologia generalis. Leipzig, 1843. 458 p.
- Kylin H.* Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Upsala, 1907. 287 S.
- Kylin H.* Die Rhodophyceen der Schwedischen Westküste // Lunds Univ. Aarskrift. N. F. Avd. 2. 1944. Bd 40. N 2. S. 1—104.
- Le Jolis A.* Liste des algues marines de Cherbourg // Mém. Soc. Imp. Sci. Nat. Cherbourg, 1863. T. 10. P. 5—168.
- Lee R. K. S.* A catalogue of the marine algae of the Canadian Arctic // Natl. Mus. Nat. Sci. (Ottawa) Publ. Bot. 1980. N 9. 82 p.
- Lindstrom S. C., Cole K. M.* Relationships between some North Atlantic and North Pacific species of *Porphyra* (*Bangiales, Rhodophyta*): evidence from isozymes, morphology and chromosomes // Canad. Journ. Bot. 1992. Vol. 70. N 7. P. 1355—1363.
- Linnaeus C.* Species plantarum. Editio secunda. Vol. 2. Holmiae, 1763. P. 785—1684.
- Lyngbye H. C.* Tentamen hydrophytologiae danicae... Hafniae, 1819. 248 p.
- Maggs C. A., Hommersand M. H.* Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. *Rhodophyta*. Part 3A. *Ceramiales*. London, 1993. 444 p.
- Newton L.* A handbook of the British seaweeds. London, 1931. 478 p.
- Printz H.* Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes. Oslo, 1926. 273 S.
- Rosenvinge L. K.* Grønlands Havalger // Meddel. Grønland. 1893. H. 3. Afd. 3. S. 763—981.
- Rosenvinge L. K.* The marine algae of Denmark. Contribution to their natural history. Part 1. Introduction. *Rhodophyceae*. 1. (*Bangiales* and *Nemalionales*) // Kgl. Danske Vid. Selsk. Skrift. Raekke Nat. Mat. 1909. Afd. 7. N 1. P. 1—151.
- Roth A. W.* Tentamen florae germanicae. I. Lipsiae, 1788.
- Roth A. W.* Catalecta botanica... Fasc. 1. Lipsiae, 1797. 244 p.
- Rueness J.* Norsk Algflora. Oslo, 1977. 266 S.
- Taylor W. R.* Marine algae of the Northeastern coast of North America // Ann. Arbor, 1957. 509 p.

## SUMMARY

Taxonomic revision revealed that the genus *Porphyra* is represented in the northern seas of Russia by 5 species — monostromatic *P. leucosticta*, *P. purpurea*, *P. umbilicalis* and distromatic *P. miniata*, *P. amplissima*. Previous records of *P. abyssicola* in the Barents and White Seas are in error and transferred to various species. *P. laciniata* sensu A. Zinova (1955) is *P. purpurea*, which is common to Murman coast of the Barents Sea and infrequent in the White Sea. *P. leucosticta* is recorded for the first time in Russia on Murman coast. Based on a study of type specimens *P. helenae* and *P. miniata*. *P. helenae* is considered conspecific with *P. miniata*. The latter is characterized by reproductive thallus divided longitudinally into male and female sectors and closely related to Pacific *P. variegata*. *P. amplissima* differs in having mixed spermatangia and carposporangia along the margin of mature thallus. The distribution of *Porphyra* species in Eurasian sector of the Arctic Ocean is limited to high boreal waters — Murman coast of the Barents Sea and the White Sea. Taxonomy, distribution, relationships of species are discussed. Descriptions of species based on material studied are given.