

К.Л. ВИНОГРАДОВА

**УЛЬВОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ  
(CHLOROPHYTA)  
МОРЕЙ СССР**



А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р  
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

К. Л. ВИНОГРАДОВА

УЛЬВОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ  
(CHLOROPHYTA)  
МОРЕЙ СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
Ленинградское отделение  
ЛЕНИНГРАД · 1974

Ульвовые водоросли (*Chlorophyta*) морей СССР. Виноградова К. Л. 1974.  
Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 1—166.

Первая на русском языке ревизия ульвовых водорослей во флоре морей СССР. В большей части дается анализ морфологии и биологии водорослей порядка *Ulvales*, их классификации, экологии, географического распространения и изменчивости по материалам исследования автора и по данным мировой литературы. В систематической части излагаются результаты критического изучения представителей порядка во флоре морей СССР, проведенного на основе морфолого-экологического метода. Всего для морей СССР указываются 4 семейства, 9 родов, 26 видов и 18 внутривидовых таксонов, в том числе 11 новых таксонов и номенклатурных комбинаций. При описании родов, для тех из них, систематика которых наиболее запутанна, дается оценка признаков, употребляемых в качестве диагностических. Для видов и внутривидовых таксонов приводятся подробное описание, синонимика, данные по экологии и изменчивости, распространение в соответствии с изученными образцами и номенклатурные замечания. Все они иллюстрированы оригинальными фотографиями и микрофотографиями. Имеется ключ для определения родов, видов и форм. Илл. — 41 табл. фотографий и микрофотографий, табл. — 6, библи. — 247 назв.

Ответственный редактор

докт. биол. наук проф. М. М. Голлербах

## ВВЕДЕНИЕ

Значение морских водорослей в экономике моря и огромные перспективы их использования в народном хозяйстве настоятельно требуют всемерного расширения работ по их изучению. Одной из главных задач советских альгологов является создание «флоры» морских водорослей — макрофитов, поскольку только полная инвентаризация видового состава дает теоретическую основу для рационального использования этих водорослей в хозяйстве страны.

Среди макрофитов имеется ряд групп, недостаточно изученных в систематическом отношении, поэтому их флористическое изучение может быть успешным только при условии предварительной монографической обработки. К таким группам относятся все морские *Chlorophyta*, в частности порядок *Ulvales*, которому посвящена эта работа.

Водоросли порядка *Ulvales* обитают во всех морях СССР, занимая в определенных условиях заметное место в растительности прибрежной части моря как по количеству видов, так и по массовому развитию.

В народном хозяйстве СССР ульвовые водоросли не нашли до сих пор непосредственного применения, но представляют собою потенциальный объект использования, так как содержат ряд ценных антибиотиков, витаминов, ферментов. Уместно отметить, что в ряде стран они уже используются в качестве продукта питания. В силу экологических и физиологических особенностей ульвовые являются надежным показателем органического и радиоактивного загрязнения прибрежных районов моря, что имеет существенное значение для изучения и решения проблемы очистки вод. Не менее значительный интерес представляют водоросли порядка *Ulvales* и с точки зрения борьбы с обрастанием судов и гидротехнических сооружений, в котором они играют далеко не последнюю роль. Некоторые представители ульвовых, как выяснилось, могут служить ценным объектом для кариологических и генетических исследований. Повывсившийся в последнее время интерес к морской фитогеографии, биоценологии, биохимии требует знания всех компонентов морской растительности.

Между тем представители порядка *Ulvales* являются до сих пор крайне недостаточно изученной и потому трудной в систематическом отношении группой водорослей. Отсутствие четких таксономических критериев вызывает запутанность и произвольность в определении различных таксонов порядка *Ulvales*. В результате затрудняется использование уже имеющихся в литературе сведений об ульвовых водорослях и тем самым снижается их роль в решении ряда теоретических и практических вопросов гидробиологии.

В последние годы в зарубежной биологической науке эти водоросли вызывают все больший интерес и становятся предметом самых различных исследований. Особенно большой вклад в их изучение внесли Блиндинг (*Bliding*, серия работ) и французские альгологи (*Gaurl*, *Dangeard* и др.).

В СССР, в морях с самыми различными географическими, экологическими и историческими условиями, представители порядка *Ulvales* до сих пор не стали предметом специального изучения. Сведения об ульвовых водорослях можно найти во всех флористических работах, посвященных отдельным морям СССР, но только в немногих из них содержатся описания и систематический разбор видов, родов и других таксонов ульвовых водорослей. В книге Постельса и Рупрехта (1840) приводятся описания нескольких видов *Ulva* и *Enteromorpha* с азиатских берегов России, в том числе и новых для науки. Рупрехт (Ruprecht, 1850) выделяет самостоятельный род *Ulvaria*, включая в него *U. fusca* и *U. splendens* — виды, имеющие в отличие от *Ulva* однослойное пластинчатое строение. В работах Чельмана (Kjellman, 1877a, 1877b, 1883) и Гоби (1878, 1879) описания некоторых видов сопровождаются номенклатурными и систематическими замечаниями, оказавшимися полезными в последующих исследованиях. В работе по водорослям Финского залива Гоби (1879) описывает новый род *Capsosiphon*. Воронихин (1908) в работе «Зеленые водоросли Черного моря» кратко характеризует флору зеленых водорослей моря, в частности Севастопольской бухты, с точки зрения распространения видов по изучаемому району и их морфологии. Все эти ранние работы отличались тем, что в большинстве случаев описания видов основывались на чисто морфологическом их определении. Кроме того, признаки, использовавшиеся в качестве таксономических, не подвергались критической оценке, новые таксоны описывались на основе любого заметного отклонения и, как показали позднейшие исследования, часто из разряда индивидуальной изменчивости. Особое место, с точки зрения интересующего нас предмета, занимают труды Е. С. Зиновой. Это многочисленные работы, касающиеся флоры самых различных районов: Черного (1935) и Белого (1921, 1928a) морей, Мурмана (1912, 1927), Арктики (1925, 1929, 1952), дальневосточных морей (1928б, 1930, 1933, 1940, 1954а, 1954б, 1954в) и др. В них приводятся более или менее подробные описания найденных видов (не всегда сделанные с изучаемого материала), их распространение в соответствии с изученными образцами, синонимика. Благодаря приводимым ссылкам на изученные образцы и возможности изучить их в Гербарии Ботанического института АН СССР эти работы оказались для нас весьма ценными при ревизии и инвентаризации ульвовых водорослей морей СССР. Однако Е. С. Зинова, не ставя перед собой задачи критического изучения ульвовых, не внесла ничего нового в разработку систематики этих водорослей. Представляют также интерес работы Нагаи (Nagai, 1940), Прошкиной-Лавренко (1945), Токида (Tokida, 1954), А. Д. Зиновой (1954, 1957) и др., в которых содержатся сведения об отдельных представителях порядка *Ulvales* из различных районов страны и описываются новые виды. В «Определителе зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР» А. Д. Зинова (1967) приводит полный состав ульвовых водорослей в Черном, Азовском и Каспийском морях с учетом новейших зарубежных данных по систематике этой группы водорослей. Работы К. Л. Виноградовой (1966, 1967а, 1967б, 1968, 1969) являются частью настоящего исследования.

Исходя из вышесказанного, автор поставила перед собой задачу монографической обработки водорослей порядка *Ulvales* из морей СССР. Основное внимание было уделено изучению систематики ульвовых водорослей на видовом уровне, так как успешное решение этого вопроса позволяет, в свою очередь, решить задачу инвентаризации видового состава представителей порядка в каждом из морей СССР. Потребовалось детальное изучение индивидуальной изменчивости, ибо только общий размах этой изменчивости на всем протяжении ареала отражает морфологические и физиологические возможности вида в целом. Наряду с этим были предприняты наблюдения над популяционной изменчивостью, что позволило

понять отношение вида к среде и в какой-то мере проникнуть во внутреннюю структуру вида. Второй задачей настоящего исследования было составление пособия для определения представителей этой трудной в таксономическом плане группы водорослей в морях СССР. Проведенные сравнительно-морфологическое изучение и анализ обширной литературы по интересующим нас водорослям позволили оценить таксономическую значимость признаков у таксонов различного ранга и понять родственные связи внутри порядка. Отсюда, естественно, появилась возможность высказать некоторые соображения о систематическом положении всего порядка и отдельных его представителей и о филогенетических отношениях внутри него.

С развитием культуральных методов исследования ульвовых водорослей стали одним из излюбленных объектов изучения в зарубежной альгологии. Применение этого метода в огромной мере расширило знание их строения, развития, размножения. Неудовлетворительность морфологического метода старой систематики, с одной стороны, и заманчивая возможность всестороннего изучения этих водорослей в культуре, с другой, привели к использованию культуральных методов для критического пересмотра систематики представителей порядка *Ulvales* (Bliding, 1963, 1968; Kornmann, 1963, 1965, и др.). В результате предлагаются новые критерии для выделения таксонов различного ранга, такие как характер смены форм развития, скрещиваемость в культуре, индивидуальные различия в морфологии проростков, характер спор и гамет.

Предварительные наблюдения над некоторыми видами *Ulva* и *Enteromorpha* в культуре, проведенные автором в Институте биологии южных морей АН УССР, и анализ литературных данных привели нас к заключению, что культуральные исследования далеко не всегда могут помочь при таксономическом изучении ульвовых водорослей: во-первых, в культуральных условиях они подвергаются сильной изменчивости; во-вторых, обнаруженные в культуре признаки размножения и прорастания водорослей варьируют в не меньшей мере, чем и остальные; в-третьих, использовать такие признаки в последующей таксономической работе практически невозможно. При чрезмерном же увлечении изучением размножения видов для целей систематики культуральный метод становится столь же односторонним, как и чисто морфологический. Считая, что разработка систематики природного объекта должна основываться в первую очередь на природном материале, мы применили в своей работе морфолого-экологический метод, т. е. на массовом материале старались выявить изменчивость видов *Ulvales* в зависимости от окружающих условий, с тем чтобы определить границы видов и их внутривидовую структуру. Большое место было уделено наблюдениям в природе.

В том случае, если наблюдаемая нами изменчивость подходила под разряд индивидуальной: сезонной, возрастной, половой, биотопической и пр., — ей не давалось таксономического оформления, хотя нередко морфологические различия были значительными. В тех же случаях, когда отдельные изученные нами популяции в разных или в одной части ареала отличались не только морфологически, но и экологически, и географически, они выделялись как таксоны. Если наиболее четко обнаруживались явления, подходящие под разряд экотипических, мы обозначали их таксономически как формы, если же в различных усматривалось влияние географического фактора, то выделялись подвиды.

Исследованием были охвачены все моря СССР, кроме Каспийского. Вследствие континентальности последнего монографическая обработка обитающих в нем представителей *Ulvales* потребовала бы изучения и пресноводной флоры ульвовых водорослей, что является уже самостоятельным предметом изучения.

Собственные сборы автора и наблюдения в природе проводились в следующих районах: в октябре 1962 и в августе 1963 г. в районе Севастопольской бухты и ряде пунктов Южного берега Крыма; в июле 1964 г. в Новороссийской, Геленджикской, Голубой и Анапской бухтах и в 9 точках побережья от Анапы до Геленджика на Кавказском побережье Черного моря; в июле—августе 1966 г. на юго-западном побережье о-ва Сахалин; в июне—июле 1967 г. вдоль побережья Эстонской ССР; в июле—августе 1967 г. в ряде пунктов Кандалакшского залива и на Соловецких островах в Белом море; в июле—августе 1968 г. на литорали Берингова моря в заливах Лаврентия, Провидения и Креста; в июле—августе 1970 г. в заливах Олюторский и Корфа. Использовались флористические сборы предыдущих лет на Мурмане: летом 1958 г. и весной—летом 1961 г. в губах Дальнезеленецкой и Ярншной и летом 1960 г. во многих губах западного и восточного Мурмана. Кроме того, в нашем распоряжении находились коллекции ряда специалистов: многочисленный серийный материал А. Д. Зиновой (БИН) из Черного и северных морей и Л. Перестенко (БИН) из Японского моря, сборы Т. Трей (Лаборатория морской ихтиологии) из Балтийского моря, Е. Блиновой и М. С. Киреевой (ВНИРО) и А. Калугиной (ИНБЮМ) из Черного и Белого морей, В. Возжинской (ИОАН) из Охотского моря и с о-ва Сахалин, В. Макиенко (ДВНЦ СО АН СССР) и Л. Борисовой (ТИНРО) из Японского моря, Ю. Петрова (БИН) из отдельных пунктов дальневосточных морей. Были обработаны водоросли из Гербария Отдела низших растений БИН АН СССР, собранные в разных морях СССР.

Сбор материала в прибрежной полосе моря (литораль и верхняя сублитораль) проводился, как правило, вручную с использованием легкого водолазного снаряжения, гидрокостюма и в редких случаях акваланга; драгировки имели меньшее значение, так как основная масса изучаемых водорослей сосредоточена на глубинах до 1—5 м. Каждая проба состояла из серии образцов. Собранный материал гербаризировался и фиксировался параллельно. Прежде чем выбрать в качестве фиксатора 4%-й раствор формалина в морской воде, была проведена предварительная проверка действия ряда фиксирующих смесей на изучаемые водоросли.

При микроскопировании и микрофото съемке материал окрашивался раствором Люголя для лучшей видимости хлоропласта и пиреноидов. Микрофотографии сделаны с фиксированного и гербарного (предварительно размоченного) материала. Для лучшей сравнимости различных таксонов все микрофотографии имеют одно и то же увеличение — в 500 раз. Фотографии же самих растений даются с различным увеличением.

Учитывая изменчивость ряда анатомических и цитологических признаков в разных частях слоевища, для изучения мы брали фрагменты из нескольких, всегда определенных участков слоевища и соответственно сравнивали их.

Приводимые в работе средние величины различных параметров вычислялись по выборке, состоявшей, как правило, из 25—100 экз., и только в случае отсутствия достаточного материала использовалась выборка меньшего состава. В описании таксонов приводятся пределы вариации выборки по различным параметрам. Сознвая, что сами по себе пределы вариации не являются очень ценной характеристикой, мы приводим их сознательно, с практической целью. Наш материал показал, что зачастую они гораздо шире, чем отмечается в диагнозах. Несовпадение же размеров различных параметров определяемого материала с размерами их в диагнозах приводит определяющего к неверному решению, если учесть, что в этой группе просто организованных водорослей количественные признаки играют весьма существенную диагностическую роль.

При описании географического распространения ссылки на распространение вне СССР используются только в том случае, когда видовая принадлежность не вызывает сомнений. Границы фитогеографических зон и фитогеографические группы даются по А. Д. Зиновой (1962). При указании моря, если нет специальной оговорки, имеются в виду советские берега.

Каждый таксон описывается по следующей схеме: 1) название; 2) синонимика и ссылки на литературу (с особым вниманием к работам по отечественным морям); 3) описание; 4) экология; 5) примечание; 6) номенклатурные заметки (где в этом есть необходимость); 7) распространение в СССР в соответствии с изученными образцами. Общего распространения не дается, так как большинство литературных указаний требует критической проверки. При перечислении изученных образцов приняты следующие сокращения фамилий коллекторов:

КВ — К. Л. Виноградова	АК — А. А. Калугина
ВВ — В. Б. Возжинская	ОК — О. Г. Кусакин
ЕГ — Е. Ф. Гурьянова	ВМ — В. Ф. Макиенко
АЗ — А. Д. Зинова	ЛП — Л. П. Перестенко
ЕЗ — Е. С. Зинова	

Работа выполнена в Отделе низших растений Ботанического института им. Комарова АН СССР при научной консультации старшего научного сотрудника докт. биол. наук А. Д. Зиновой (Александровой). За постоянную помощь при разрешении теоретических и практических трудностей в работе, за проверку и правку рукописи автор выражает А. Д. Зиновой свою признательность и считает своим долгом принести глубокую благодарность всем коллегам, оказавшим содействие при выполнении работы и любезно предоставившим коллекции ульвовых водорослей.

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ

### 1. ОРГАНИЗАЦИЯ СЛОЕВИЩА

Порядок *Ulvales* включает паренхимные формы, у которых деление клеток происходит более чем в одной плоскости. Наиболее просто организованным представителем порядка является род *Percursaria* с нитчатым слоевищем, состоящим из двух рядов клеток. Роды *Enteromorpha*, *Capsosiphon*, *Blidingia* имеют трубчатое слоевище с однослойными многоклеточными стенками, которое остается замкнутым в течение всего онтогенеза и только в результате плодonoшения или механического повреждения становится открытым на вершине. У рода *Ulva* пластинчатое слоевище состоит из двух плотно прилегающих слоев клеток. И, наконец, у целого ряда форм сформировавшийся таллом представлен однослойной пластиной (*Ulvaria*, *Protomonostroma*, *Gayralia*, *Monostroma*, *Kornmannia*). Форма слоевища долгое время считалась основным родовым критерием в порядке, однако, как будет показано ниже, наличие одной и той же формы слоевища у ряда организмов есть результат конвергенции.

Ветвление в пределах порядка присуще роду *Enteromorpha*, а также, в меньшей мере, *Ulva* и *Blidingia*. У других представителей способность к ветвлению практически отсутствует. Образование разветвленно-пластинчатой формы слоевища среди пластинчатых в порядке *Ulvales*, будучи прогрессивным явлением, позволило роду *Enteromorpha* достичь большего видового разнообразия и более широкого распространения по сравнению с другими родами порядка. Это справедливо не только для данной группы организмов, но и для всех многоклеточных водорослей, у которых разветвленная и разветвленно-пластинчатая формы слоевища, создавая наиболее благоприятные условия для обмена веществ, стали господствующими. У разных видов *Enteromorpha* ветвление выражено в самой разной степени. Наряду с видами многократно и обильно разветвленными (*E. ahneriana*, *E. clathrata* и др.) существуют виды, разветвленные сравнительно слабо, с ветвями преимущественно первого порядка (*E. flexuosa*). И, наконец, есть виды простые, у которых ветви, как правило, отсутствуют (*E. linza*, *E. maotica*, *E. intestinalis* f. *intestinalis* и др.). Единственный тип ветвления у рода *Enteromorpha* — боковое. Начало ветви может дать любая клетка слоевища, т. е. любая клетка может стать инициальной (Fritsch, 1956; Burrow, 1959). Ветви могут иметь разную степень развития, достигая в одних случаях тех же размеров, что и главная ось, в других — оставаясь короткими и однорядными.

В пределах рода *Ulva* можно проследить все переходы от широкопластинчатых простых до сложнорассеченных видов. Рассеченность таллома и наличие боковых «листочков» могут быть настолько характерны, что целый ряд «сложных» видов относится к самостоятельному роду *Letter-*

*stedtia*. Папенфус (Papenfuss, 1960) достоверно показал, что как простые, так и сложнорассеченные виды связаны серией переходов и относятся к одному роду *Ulva*. В ряде случаев рассеченность слоевища у *Ulva* обусловлена продольным разрывом первоначально цельной пластины. Но имеются указания на то, что наличие сегментов и лопастных выростов, а также зубчатые края слоевищ (Hoek a. Donze, 1966) объясняются деятельностью инициальных клеток боковой меристематической ткани. В этом случае можно говорить о том, что роду *Ulva* свойственно ветвление, причем наиболее выражено оно у тепловодных видов. У видов, растущих в морях СССР, ветвление отсутствует, наличие же в некоторых случаях зубчатого края свидетельствует о нереализованных потенциях и о родстве простых и разветвленных видов *Ulva*. Интересны указания (Föyn, 1958, 1959, 1960) на присутствие связанного с полом гена, ответственного за образование ветвей у *U. mutabilis*, и на получение мутанта «branched» (разветвленного) у того же вида в культуре, хотя в природе ветвление ему не свойственно. Вероятно, в естественных условиях ветвящиеся мутанты если и возникают у простых видов, то остаются нежизнеспособными.

Способ ветвления у рода *Blidingia* отличается рядом особенностей. В отличие от *Enteromorpha* и *Ulva* ветви у *Blidingia* никогда не бывают однорядными. Даже микроскопические шиповидные веточки берут начало от нескольких инициальных клеток или если и от одной, то сначала делящейся в горизонтальной плоскости. Главные ветви, образующиеся обычно на ранних стадиях развития, есть результат выпячивания полости слоевища и усиленного деления клеток в определенном направлении.

У остальных представителей *Ulvales* ветвление отсутствует. У *Percursaria* ветви возникают как редкое исключение вследствие случайного нарушения в делении верхушечной клетки (Kornmann, 1956). Для *Capsosiphon* характерен особый тип ветвления — ложное как результат расщепления слоевища в продольном направлении.

Если ветвление в порядке *Ulvales* свойственно отдельным его представителям, то образование пролификаций наблюдается у большинства родов (*Enteromorpha*, *Ulva*, *Ulvaria*, *Percursaria*, *Capsosiphon*, *Blidingia*). В литературе встречаются попытки провести различия между ветвями и пролификациями на примере рода *Enteromorpha*. В одних случаях различия строятся на морфологии ветвления (Hamel, 1931): ветви тоньше основной оси и утончаются к вершине, тогда как пролификации подобны основной оси; в других — на анатомическом строении ветвей и пролификаций. По Данжару (Dangeard, 1955, 1959a), пролификации в отличие от ветвей имеют ризоиды в основании и несколько сужены, что придает им облик самостоятельных растений. Однако, как отмечает сам автор, и ветви могут иметь ризоидное основание, если они отходят близ основания слоевища, а в исключительных случаях и в верхней части растения. Таким образом, исчезают различия в строении между ветвями и пролификациями. Несмотря на сходство в строении тех и других образований, ветви и пролификации отличаются друг от друга по причинам, вызывающим их образование, и связаны с разными аспектами жизни организма и его свойствами. Ветвление характеризует определенную ступень морфологической дифференциации тела водорослей в процессе эволюции и представляет неотъемлемое свойство того или иного рода. Ветви не имеют самостоятельного значения, а являются продолжением основной оси и вместе с ней образуют один целый организм со свойственной ему полярностью, явление которой продемонстрировал Мюллер-Штоль на *E. compressa* (Muller-Stöll, 1952).

Способность образовывать пролификации связана с большой регенерирующей способностью клеток ульвовых водорослей и их значительной

автономностью, что свидетельствует о слабодифференцированном слоевище у этих водорослей. Опыты и наблюдения в природе показали (Dangeard, 1957; Shihira, 1958, и др.), что при соответствующих условиях клетки могут регенерировать. Образовывать пролификации может любая клетка таллома, однако преимущественное их развитие наблюдается в нижней части растения. Инициальные клетки пролификаций отличаются от остальных более интенсивной окраской и более густым содержимым. Структура хлоропласта и его границы становятся неопределенными, вакуоль редуцируется и приобретает сетчатую структуру в результате образования тонких анастомозов (Dangeard, 1959a). При образовании ветвей подобных изменений в клетках не происходит.

Пролификации образуются при механическом или химическом воздействии на организм (травмы слоевища, влияние повышенной солености и состава культуральной среды и т. д.). В природных условиях посредством пролификаций происходит вегетативное размножение, как например у *Enteromorpha intestinalis* (Dangeard, 1955) из засоленных полувлажных местообитаний, когда размножение подвижными клетками невозможно. В этом случае на слоевище образуются многочисленные пролификации, которые хотя и не теряют связи с материнским растением, но продолжают вегетировать после его отмирания. У разных представителей порядка *Ulvales* регенерирующая способность проявляется в различной степени, что связано с их организацией и биологией. В том случае, когда у представителей порядка *Ulvales* пролификации отходят от базального диска, можно говорить об адвентивных проростках.

В пределах порядка существуют два принципиально отличающихся способа прорастания и формирования взрослого таллома, которые определяют и многие другие особенности в организации тех или других представителей порядка.

Один из них характерен для большинства родов *Ulvales* (*Percursaria*, *Enteromorpha*, *Ulva*, *Ulvaria*, *Capsosiphon*, *Gayralia*, *Protomonostroma*) и заключается в том, что макроскопический таллом формируется через прохождение стадии однорядной нити. Наиболее характерно при этом первичное образование вертикальной однорядной нити и вторичное — базального диска. Клетка, от которой начинается развитие (зигота, зооспора или неоплодотворенная гамета), первоначально округлая, становится овальной и делится на две — апикальную и базальную. В результате поперечных делений первой образуется однорядная нить, вторая служит для прикрепления нити на первых стадиях роста. Затем у большинства из названных организмов базальная клетка преобразуется в первичный ризоид. Отсутствие первичных ризоидов является особенностью *Capsosiphon fulvescens*. Базальная клетка у этого вида не вытягивается в ризоид, а, делясь, дает клеточную подошву (Bliding, 1963, 1968). Та же особенность отмечается Гэйралем у рода *Gayralia* (Gayral, 1965), но отрицается Блиндингом (Bliding, 1968). Для оценки того, насколько характерно свойство не образовывать первичных ризоидов при прорастании, имеющихся наблюдений недостаточно. Можно предположить, что поведение базальной клетки при прорастании во многом определяется условиями среды. Как показали наши наблюдения, в культуре степень ризоидной вытянутости базальной клетки может быть различной даже у *Ulva* и *Enteromorpha*, для которых обычно характерно образование первичного ризоида.

Недавние исследования (Kornmann, 1956; Sauro, 1958; Dangeard et Parriaud, 1960, 1961; Dangeard, 1962, и др.) обнаружили, что у некоторых указанных организмов наряду с первичным образованием однорядной нити наблюдается прорастание с первичным образованием стелющегося базального диска, из клеток которого позднее вырастают одна или несколько однорядных вертикальных нитей. Этот способ прорастания от-

мечен как преимущественный у *Percursaria*, а также у ряда видов *Enteromorpha* и *Ulva*.

Дальнейшая судьба однорядной нити у описываемых организмов различна. У *Percursaria* она преобразуется в двухрядную нить, у *Protomonostroma* — в однослойную пластину, у остальных родов — в трубчатую структуру. У *Enteromorpha* и *Capsosiphon* последняя сохраняется в течение всего онтогенеза, у *Ulva*, *Ulvaria* и *Gayralia* она кратковременна, причем для *Ulva* характерно превращение трубки в двухслойную пластину, а для двух последних родов — раскрытие замкнутой структуры на стадии 3—10 мм высоты и разрастание в однослойную пластину.

Второй, принципиально отличающийся от первого способ формирования макроскопического таллома, представленный у трех известных до сих пор родов — *Blidingia*, *Kornmannia* и *Monostroma*, заключается в отсутствии стадии однорядной нити. Прорастающая клетка делится и уже на стадии 3—4 клеток начинает ветвиться в горизонтальной плоскости. Повторные клеточные деления образуют многоклеточный однослойный диск, который постепенно становится многослойным в центральной части. Позднее верхний слой клеток диска отслаивается и разрастается с образованием мешковидной структуры. В дальнейшем у рода *Blidingia* формируется трубчатый таллом, у *Monostroma* — широкомешковидный. Последний на более или менее поздней стадии разрывается с образованием однослойной пластины. Для *Kornmannia* характерно, что при разрыве мешка всегда остается трубчатая ножка в основании растения. Другой особенностью *Kornmannia* является то, что в ряде случаев в центральной части диска дифференцируется специальная кольцевидная зона, из которой вырастает открытая на вершине трубчатая структура, и в этом случае мешковидной замкнутой стадии не наблюдается.

Таким образом, мы разобрали в общих чертах вопрос об организации таллома. Однако на самом деле он сложнее, поскольку некоторые представители порядка вегетируют не только в макроскопической, но и в микроскопической форме; кроме того, имеются организмы с гетероморфной сменой форм развития. Этих особенностей мы коснемся, разбирая вопрос о смене форм развития.

Слоевище ульвовых водорослей можно разделить на следующие участки: базальный диск, нижняя часть, образованная ризоидными клетками, верхняя часть, где происходит плодоношение, и остальная часть слоевища между ризоидной и плодоносящей частями.

Если прорастание начинается сразу с образования вертикальной нити, то в образовании базального диска кроме первичного ризоида участвуют главным образом субтерминальные нижние клетки вертикального таллома, выпускающие вторичные ризоиды. В этом случае можно говорить о вторичном образовании диска (*Enteromorpha*, *Ulva*, *Ulvaria* и др.). В другом случае диск имеет первичное происхождение, что особенно четко проявляется у *Blidingia*, *Monostroma*, *Kornmannia*, хотя и у этих организмов нижние клетки слоевища становятся ризоидными и участвуют в прикреплении растения.

Вторичный базальный диск образован ризоидными клетками, собранными в тесно переплетенные нити. При соприкосновении с субстратом эти ризоидные клетки расширяются и плотно к нему примыкают, отчленяя часто 2—3 дополнительных сегмента. Концы ризоидов проникают в неровности субстрата, обеспечивая плотное прикрепление растению. Если растение — эпифит, то ризоиды проникают в ткань хозяина с помощью цитогидролитического фермента (Delf, 1912). Клетки ризоидов одноядерны (у *Enteromorpha* — Ramanathan, 1939; *Monostroma* — Carter, 1926) или многоядерны (у *Ulva* — Delf, 1912). Клетки базального диска могут давать начало дополнительным проросткам и тем самым служить для веге-

тативного размножения (Delf, 1912; Föyn, 1958; Gayral, Dangeard et Sauro, 1958; собственные наблюдения автора); в форме диска растения могут переживать неблагоприятные условия (Delf, 1912; Dangeard, 1959, и др.). У *Ulva* диск может быть многолетним образованием, тогда как пластина — однолетняя. Повышенную резистентность клеток диска у *Ulva* принято объяснять их многоядерностью. Наличие тех же свойств у диска *Enteromorpha* и других родов говорит о том, что дело здесь не только в многоядерности. Степень развития диска может быть различной в зависимости от условий произрастания.

Диск, имеющий первичное происхождение, отличается от вышеописанного тем, что он построен в основном неризоидными клетками. Функции же обоих сходны. Так, у *Percursaria* от диска, достигающего различных размеров, берут начало до 20 растений. В форме диска растения не только переживают неблагоприятные условия, но и плодоносят (*Kornmannia leptoderma*, *K. zostericola*).

Над базальным диском располагается более или менее развитая зона ризоидно вытянутых клеток, которая свойственна всем представителям порядка. Степень их развития связана с той ролью, которую они играют в образовании органа прикрепления, однако и у организмов с первичным многоклеточным диском (*Monostroma*, *Blidingia*, *Kornmannia*), особенно у *Monostroma*, они могут достигать заметного развития. Ризоидные клетки крупнее остальных, интенсивнее окрашены и содержат большее число пиреноидов. Узкие ризоидные отростки отходят обычно от внутренней стенки клетки. (Только у *Protomonostroma undulatum* — первично однослойного организма — они отходят от обеих поверхностей слоевища). Клетки этой зоны проявляют повышенную способность к прорастанию и, наоборот, пониженную — к плодоношению (Shihira, 1958). Остальная часть таллома построена одинаковыми клетками.

Верхняя, плодоносящая часть до момента плодоношения ничем не отличается от вегетативной, и только перед размножением клетки претерпевают ряд изменений. Потенциально все клетки способны делиться и участвовать в росте растения, хотя обычно зона роста (например, у *Enteromorpha*, *Ulva*, *Ulvaria*) располагается в нижней части растения. Точно так же все клетки таллома способны к образованию спор и гамет, хотя обычно в природе плодоношение редко охватывает весь таллом и ограничивается только верхней его частью (Dangeard, 1957; Shihira, 1958).

Рост слоевища у организмов, прорастающих через однорядную нить, на ранних стадиях осуществляется апикальной клеткой, но она функционирует очень короткое время, и тогда преобладающим становится интеркалярный рост (Fritsch, 1956; Kornmann, 1956; Burrow, 1959). У *Percursaria* верхушечная клетка очень скоро приобретает ризоидоподобную форму и больше не функционирует. У *Enteromorpha* апикальная клетка может участвовать в росте до тех пор, пока с первым плодоношением вершина слоевища не разрушится. Для организмов, развивающихся из базального диска через мешковидную стадию, характерен только интеркалярный рост. Как правило, рост — диффузный, хотя, как уже было сказано выше, зона усиленных клеточных делений сосредоточена в нижней части таллома.

Характер расположения клеток в межклеточном веществе у разных организмов в пределах порядка отличается заметным разнообразием. У *Percursaria*, *Enteromorpha*, *Ulva*, *Ulvaria* клетки расположены плотно, так что границы между клетками обычно не видны и оболочки двух соседних клеток можно принять за одну. Межклетники остаются в углах, если слоевище слагается не многоугольными, а округлыми клетками. Увеличение межклетников и очерченность границ клеток возникают лишь в определенных состояниях, например при плодоношении. У *Capsosiphon*, *Gayra-*

*lia* и *Protomonostroma* расположение клеток в принципе рыхлое, что особенно наглядно проявляется у *Capsosiphon fulvescens*, однако может быть и сближенным, например у *Protomonostroma undulatum*. От плотного расположения оно отличается тем, что границы между клетками остаются, как правило, видимыми.

В семействе *Monostromataceae* преобладает сближенное расположение клеток (хотя оно легко переходит в рыхлое) и даже в тех случаях, когда приближается к плотному, границы между клетками чаще всего остаются видимыми.

## 2. СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

В вегетативных клетках представителей порядка *Ulvales* протоплазма занимает периферическую область клетки, в то время как центральная часть клетки занята вакуолью значительных размеров. Наличие одной вакуоли — характерный для ульвовых водорослей признак. Исключение из всех известных организмов этого порядка составляет лишь *Blidingia chadefaudii*, у которой, по свидетельству Шадефо (Chadefaud, 1957), имеются многочисленные вакуоли сферической формы, довольно далеко отстоящие друг от друга. В гаметах и спорах единственная вакуоль заменяется многочисленными мелкими, что представляет реверсию к многоклеточным подвижным организмам (Dangeard, 1952).

**Хлоропласт.** Каждая клетка содержит единственный пластинчатый хлоропласт, расположенный пристенно. В нормальных условиях он расположен у внешней стенки клетки, но обладает подвижностью и в зависимости от освещения может занимать разные положения: у внешней стенки клетки, вдоль боковой или у внутренней. У рода *Ulvaria*, обладающего однослойным пластинчатым слоевищем, пластинка хлоропласта растягивается и основная его масса сосредоточивается ближе к внешним поверхностям клетки, так что между двумя половинами хлоропласта остается узкая перетяжка. Хлоропласт имеет различную форму: он может быть дисковидным, колпачковым, поясковым, с ровными, зубчатыми или лопастными краями и, наконец, звездчатым. У *Blidingia*, например, хлоропласт располагается в центре видимой поверхности клетки. Отходящие от него лучи спускаются вдоль боковых поверхностей клетки до ее середины или почти до проксимального полюса (Chadefaud, 1957).

**Пиреноид.** Для ульвовых водорослей характерно наличие одного или нескольких пиреноидов, расположенных в хлоропласте. Число пиреноидов сильно варьирует, являясь в одних случаях хорошим видовым признаком (*Enteromorpha*, *Ulva*), в других — родовым. Так, например, роды *Capsosiphon*, *Gayralia*, *Blidingia*, *Kornmannia*, *Monostroma* характеризуются одним пиреноидом, *Ulvaria*, *Percursaria* — несколькими.

Величина пиреноида в определенных пределах постоянна для вида и находится в некоторой связи с числом пиреноидов (Седова, 1966). У видов с одним или несколькими пиреноидами они обычно крупнее, чем у видов с большим числом. Кроме того, их размеры связаны со степенью развития крахмальной оболочки. У *Ulva rhacodes* (Hoek a. Donze, 1966) в активно делящихся краевых клетках пиреноиды достигали 1—2.5 мкм в диаметре, тогда как в центральных клетках слоевища — 2.5—4.5 мкм. Пиреноиды не всегда одинаково четко различимы. Плохо заметны они при накоплении крахмала в строме хлоропласта, в делящихся клетках и перед плодоношением.

У ульвовых водорослей на примере *Ulva* и *Monostroma* описаны два способа размножения пиреноидов, происходящего при вегетативном де-

лении клеток, а также при споро- и гаметообразовании (Carter, 1926; Седова, 1966) — путем фрагментации и новообразования. При первом способе пиреноид во время клеточного деления распадается на несколько различных по величине фрагментов, которые способны в дочерних клетках преобразовываться в самостоятельные пиреноиды. Число пиреноидов зависит от числа фрагментов, попавших в клетку, величина их — от величины фрагментов. Этим объясняется неустойчивое число пиреноидов в клетках *Ulva* и часто различная их величина в клетке, поскольку для *Ulva* наиболее характерен способ фрагментации. Второй способ состоит в том, что пиреноид, когда ядро вступает в стадию профазы, постепенно теряет свою крахмальную обертку и все более слабо окрашивается до того, что в метафазе совершенно теряет способность к окраске и выглядит как бесцветное тело, различаемое с большим трудом. После деления он попадает в одну из дочерних клеток и постепенно восстанавливает способность окрашиваться, восстанавливается и крахмальная оболочка. В другой дочерней клетке пиреноид образуется de novo (Carter, 1926; Ramanathan, 1939; Седова, 1966). Оба способа размножения пиреноидов можно встретить вместе даже в одной клетке, однако для *Ulva* наиболее характерен способ фрагментации, тогда как для *Monostroma (grevillei)* — способ новообразования (Carter, 1926). У *Enteromorpha* (Ramanathan, 1939) способ фрагментации вообще не отмечался. Деление пиреноида можно наблюдать и в покоящейся клетке: он может делиться на две половины или на несколько фрагментов. Это вызывается, вероятно, слишком большой аккумуляцией запасных веществ.

Число пиреноидов в гаплоидных клетках у *Enteromorpha* почти в 2 раза меньше, чем в диплоидных. У *E. compressa* var. *lingulata* в гаплоидном состоянии 2—3 пиреноида, в диплоидном — 3—5 (Ramanathan, 1939).

**Ядро.** В клетках ульвовых водорослей располагается во внутреннем слое протоплазмы. Характерно центральное положение ядра, т. е. по продольной оси клетки. Все клетки ульвовых одноядерны, за исключением ризоидных клеток *Ulva* (Delf, 1912). В покоящемся состоянии ядро может быть различных размеров у одного и того же вида (Niizeki, 1957; Comps, 1960). В диплоидном состоянии ядро заметно крупнее, чем в гаплоидном (Carter, 1926; Föyn, 1934; Ramanathan, 1939). При переходе к митозу размеры ядра увеличиваются в 2—4 раза. Митоз в соматических клетках происходит одинаково как в спорофите, так и в гаметофите. У мужских и женских растений размеры, структура ядра и характер митоза одинаковы. Редукционное деление происходит перед образованием зооспор. Описание и картины митоза и мейоза у *Enteromorpha*, *Ulva*, *Monostroma* имеются в ряде работ (Carter, 1926; Föyn, 1934; Ramanathan, 1939; Yabu a. Tokida, 1960).

Число хромосом известно у немногих представителей порядка: *E. compressa* var. *lingulata*  $n=10$  (Ramanathan, 1939), *E. linza*  $n=10$  (Comps, 1960),  $n=12$  (Niizeki, 1957), *U. lactuca*  $n=10$  (Carter, 1926),  $n=13$  (Föyn, 1934), *U. pertusa*  $n=13$  (Yabu a. Tokida, 1960), *M. grevillei*  $n=8$  (Carter, 1926),  $n=6$  (Jönsson, 1968).

**Клеточное деление.** Деление ядра и плазмы синхронизировано. Фрагмопласт появляется после того, как сформировались дочерние ядра, и в редких случаях — когда ядра находятся в поздней анафазе. Обычно он начинается от внутренней стенки клетки, близ которой расположено ядро, и направляется к наружной, у которой находится хлоропласт (Carter, 1926; Ramanathan, 1939). Плоскость деления проходит через середину клетки или косо. Если преобладает деление в косой плоскости, то клетки располагаются беспорядочно. Особенностью *Ulva lactuca* является то, что фрагмопласт у нее извилистых очертаний и выпрямляется только к моменту завершения деления (Carter, 1926).

Клеточные оболочки изучались лишь у *Enteromorpha* и *Ulva* и в меньшей мере у *Blidingia chadefaudii*.

Оболочки *Enteromorpha* и *Ulva* состоят из микрофибрилл, беспорядочно расположенных в аморфном веществе. Микрофибриллы образованы полисахаридами, которые при рентгеновском анализе показали строение, отличное от целлюлозы. В гидролизатах микрофибрилл была обнаружена смесь сахаров: кроме глюкозы много ксилозы, а также рамнозы. В аморфном веществе оболочек обнаружены галактоза, манноза, ксилоза, рибоза, рамноза (Cronshaw, Myers a. Preston, 1958; Барашков, 1963). Однако Кюлин (Kylin, 1946) и Левринг (Levring, 1955) отмечают в оболочках *Ulva lactuca* целлюлозу. Кроме того, в оболочках *Enteromorpha* и *Ulva* были найдены вещества из группы пектиновых, типа полисахаридов — ульвин и ульвацин (Kylin, 1946).

В оболочке гамет и спор (Levring, 1955) целлюлоза и сульфаты полисахаридов отсутствуют. Как гаметы, так и споры окружены тонким студенистым слоем. После копуляции и потери подвижности стенки зиготы утолщаются, и уже на самых первых стадиях в них появляются сульфаты полисахаридов, в то время как целлюлоза формируется вторично (примерно через 24 часа отмечаются первые признаки преломления). Структура оболочек имеет значение при копуляции, и в некотором отношении отличается у мужских и женских гамет. У *Blidingia chadefaudii* (Chadefaud, 1957) клеточные оболочки слагаются из трех элементов: внутренней оболочки пектиновой природы, внешней целлюлозной и лежащей между ними системы пектиновых колец.

Химический состав ульвовых водорослей изучен крайне недостаточно, но имеющиеся данные говорят о большой полезности некоторых из них. Так, *Ulva lactuca* в значительных количествах накапливает йод (до 50 мг%), содержит витамины А (в количествах, равных содержанию в капусте) и В<sub>1</sub>, никотиновую, фолиевую и аскорбиновую кислоты (витамина С в *Ulva lactuca* столько же, сколько в лимоне), целый ряд ферментов (Charman, 1950; Mita, 1960a, 1960b; Барашков, 1962).

### 3. РАЗМНОЖЕНИЕ

**Вегетативное размножение.** Наиболее распространенный способ вегетативного размножения в порядке *Ulvales* — прорастание клеток базального диска с образованием дополнительных растений (Gayral, Dangeard et Cauro, 1958; Dangeard, 1962; Bliding, 1963, и др.) независимо от того, первичного или вторичного происхождения диск. У *Blidingia* (Gayral, 1967) базальный диск не только дает начало нескольким растениям, но и новым дискам. При этом периферические клетки первичного диска вытягиваются в ризоидные слабоокрашенные нити. Клеточное содержимое их сосредоточивается на конце нити, здесь же происходят интенсивные клеточные деления, в результате которых образуется новый диск. Бесцветная часть нити отмирает, и новый диск отделяется от старого.

Способность к вегетативному размножению обнаруживают не только клетки диска, но и любая клетка таллома. *Enteromorpha intestinalis* (Dangeard, 1955), попадая в крайние условия существования (засоленные участки берега), перестает размножаться зооспорами и целиком переходит к вегетативному способу размножения посредством образования пролификаций. К вегетативному размножению можно отнести явление, наблюдаемое Провазоли (Provasoli, 1958) у *Ulva lactuca*. Фрагменты таллома с клетками, обладающими повышенной резистентностью к неблагоприятным условиям, при переносе в новую среду давали проростки. Автор счи-

тает, что эти фрагменты служат для распространения вида, поскольку они переносятся течениями на значительные расстояния. Способность частей таллома сохранять жизнеспособность и образовывать целые свободноплавающие сообщества описывает Шиллер (Schiller, 1909). Вегетативное размножение свойственно *Enteromorpha prolifera* и *Kornmannia leptoderma* f. *mytilicola*. Как мы наблюдали в условиях Белого моря, эти виды растут на мидиевых щетках. Кусочки слоевищ, попадая сюда, закрепляются биссусом мидий и дают пышный рост.

В обычных условиях вегетативное размножение носит факультативный характер. Основное же размножение ульвовых водорослей — половое и бесполое.

**Половое размножение.** Как правило, половые растения двудомны; единичные случаи однодомности можно считать исключением из правила (*Enteromorpha compressa* — Moewus, 1938; *Ulva elegans* — Gayral, 1960; *Kornmannia zostericola* — Yamada a. Tatewaki, 1965).

Мужские и женские растения морфологически сходны, но легко отличаются по цвету: плодоносящие части женских растений сохраняют оливковый цвет, тогда как у мужских они становятся желтоватыми (Kylin, 1947a; Suneson, 1947, и др.). Та же разница имеется и в цвете самих гамет. Это объясняется изменениями в составе пигментов. Исследования *Ulva lactuca* (Нахо а. Clendenning, 1955) показали, что плодоносящие части гаметофита характеризуются более высоким содержанием каротиноидов, более высокой дыхательной и более низкой фотосинтетической активностью, чем соответствующий вегетативный таллом. Состав пигментов в гаметах разных полов заметно отличается. Мужские гаметы *Ulva lactuca* содержат в 2 раза больше каротина и в 2 раза меньше хлорофилла, чем женские. Ксантофилл в тех и других гаметах находится приблизительно в одинаковых количествах. Отношение хлорофилла к каротиноидам в опытах было 8.3 в вегетативном талломе, 2.7 в женских гаметах и 1.1 в мужских.

Гаметы грушевидной формы, как правило, с 2 длинными жгутиками на переднем заостренном конце. Хлоропласт с одним пиреноидом располагается на широком заднем конце, ядро — на переднем. Имеется стигма. Гаметы характеризуются положительным фототаксисом и большой подвижностью в течение нескольких часов.

Форма полового процесса у ульвовых водорослей различна, она меняется не только от вида к виду, но и в пределах одного вида. Некоторые виды считаются только изогамными (*Enteromorpha jugoslavica*, *Ulva dangeardii*, *Ulvaria fusca* и др.); другие — анизогамными (*Enteromorpha intestinalis*, *E. clathrata*, *E. flexuosa*, *Ulva lactuca*, *U. rigida*, *Monostroma grevillei* и др.). Степень анизогамии может быть различной. Так, *E. intestinalis* относится к явно анизогамным видам (Moewus, 1938), тогда как у других анизогамия выражена нечетко (*Enteromorpha prolifera*, *Ulva curvata*, *U. mutabilis*). Кроме того, имеются указания на большую вариабельность этого признака даже в пределах одного вида. И тот и другой половой процесс можно наблюдать в одной культуре (Ramanathan, 1939; Dangeard, 1962). В других случаях различия объясняются разными местообитаниями растений (Moewus, 1938). Размеры гамет варьируют и в пределах одного пола. Поэтому выводы о форме полового процесса должны строиться на основе статистических методов обработки. В результате таких исследований многие изогамные виды оказались анизогамными.

Определение пола генотипическое. Из зооспор одного и того же растения зиготического поколения возникают женские и мужские гаметофиты в одинаковых количествах.

**Бесполое размножение.** Образовавшаяся после копуляции зигота некоторое время продолжает двигаться; в ней различимы 4 жгутика, 2 хлоропласта и 2 стигмы. Затем фототаксис становится отрицательным.

и она оседает. При слиянии гамет у изогамных форм хлоропласт зиготы формируется в результате слияния хлоропластов гамет (Schiller, 1907). У гетерогамных организмов даже со слабо выраженной анизогамией зиготический хлоропласт образуется за счет женского, в то время как мужской хлоропласт дегенерирует, причем скорость дегенерации в какой-то мере связана со степенью анизогамии (Kylin, 1931; Dangeard, 1965).

Зигота после непродолжительного, от нескольких часов до недели, периода покоя начинает прорастать; при неблагоприятных условиях существования сохраняет жизнеспособность в течение многих месяцев. Зиготическое поколение, спорофит, диплоидно. На определенной стадии зрелости в нем происходит зооспорогенез, при котором первое деление ядра редукционное (Föyn, 1934, 1959; Yabu a. Tokida, 1960; Jónsson, 1968). Зооспоры обычно грушевидной формы, с 4 или 2 жгутиками. У *Capsosiphon fulvescens* отмечаются асимметричные зооспоры (Bliding, 1963).

После выхода зооспоры положительно фототаксичны, затем реакция меняется на отрицательную: они плывут от света и оседают. Зооспоры видов *Blidingia*, *Kornmannia* и *Protomonostroma* лишены стигмы и поэтому не реагируют на свет или отрицательно фототаксичны. У некоторых видов *Ulva* (Gayral et Mazancourt, 1959; Gayral, 1960) отмечались зооспоры с отрицательным фототаксисом. Однако вследствие того, что зооспоры этих видов оседают очень быстро, трудно определить, является ли отрицательный фототаксис изначальным. В нормальных условиях зооспоры начинают прорастать без периода покоя (Levring, 1955, и др.). Для их прорастания необходимы определенные условия температуры, освещенности, солености и наличия питательных и стимулирующих веществ (Baudrimont, 1964). При неблагоприятных условиях могут сохранять жизнеспособность до года (Suneson, 1945).

При прорастании для ряда организмов характерно образование пустой эмбриоспоры, не всегда, впрочем, обязательное.

**Партеногенетическое развитие.** Судьба неоплодотворенных гамет различна. Часть из них погибает, а часть как одного, так и другого пола развивается партеногенетически с образованием гаметофитов того же пола или спорофитов (Bliding, 1933; Moewus, 1938; Ramanathan, 1939; Föyn, 1958, 1959; Kornmann u. Sahling, 1962). Оказалось, что то или иное развитие партеногамет наследственно обусловлено определенными генами (Moewus, 1949). При действии гена «аро<sup>o</sup>» гаметы отмирают, так как он ведет к склеиванию хромосом и отмиранию ядра; ген «аро<sup>l</sup>» ведет к нормальному митозу в неоплодотворенных гаметах и тем самым к развитию в гаплоидный гаметофит; ген «аро<sup>t</sup> parth<sup>t</sup>» ведет к удвоению числа хромосом и к развитию в диплоидный спорофит. Дальнейшая судьба партеноспорфита различна. В одних случаях на нем в результате редукционного деления образуются гаплоидные зооспоры, дающие гаметофит, в другом — мейоза не происходит, а диплоидные зооспоры снова прорастают в диплоидные растения. У партеногаметофитов наблюдались саморегуляция числа хромосом (у *Ulva lactuca* — Föyn, 1934) до диплоидного в части клеток таллома и образование на одном растении как гамет, так и зооспор.

Наблюдения в культуре обнаружили отклонение от правильного диплогаплоидного цикла и отсутствие связи между сменой форм развития и сменой цитологических фаз (Föyn, 1962, и др.). Были обнаружены 2-жгутиковые диплоидные гаметы, которые не копулировали и прорастали в спорофит. Диплоидный гаметофит может образовываться (Föyn, 1962) вследствие отсутствия механизма, отделяющего хроматиды, или наблюдаемого изредка слияния зооспор.

**Образование и выход спор и гамет.** Плодоношение обычно начинается в верхней части растения у трубчатых форм и по краю пластины у пластинчатых, постепенно захватывая среднюю часть таллома и в редких случаях

доходя до самого основания. У пластинчатых форм по самому краю таллома остается узкая стерильная оторочка из 1—2 рядов клеток, например у видов *Ulva* или *Kornmannia*. В образовании гамет и спор на примере *Ulvaria fusca* (Dube, 1967) была прослежена цикличность. Выход их наблюдался каждые 8—10 дней летом и каждые 12 дней зимой. Приблизительно за 4—5 дней до их выхода в клетках начинаются изменения: хлоропласт становится зернистым, ядро в интерфазе или ранней профазе мигрирует к центру клетки, образуется отверстие для выхода спор и гамет. В каждой клетке образуется 16—64 гаметы или 4—16 зооспор. Образование их обычно происходит ночью, а выход — рано утром, после восхода солнца или после начала освещения в культуре (Carter, 1926; Föyn, 1934; собственные наблюдения автора и др.). Изредка выход зооспор (Föyn, 1934) и гамет (Föyn, 1955) наблюдается в послеполуденные часы. В культуре образование спор и гамет можно стимулировать перенесением их в свежую среду или добавлением витаминов (Föyn, 1955; Thia-dens and Zenthen, 1967).

Способ выхода спор и гамет и характер выходного отверстия неодинаков у представителей порядка *Ulvales*. У *Percursaria*, *Capsosiphon* и *Blidingia*, так же как и у *Ulothrix*, споры и гаметы выходят заключенными в общую гиалиновую оболочку через округлое отверстие, которое может быть несколько меньше поверхности клетки (*Blidingia*, *Percursaria*) или занимать почти всю поверхность (*Capsosiphon*). Искривления верхней стенки клетки при этом не наблюдается или она становится слегка выпуклой (*Percursaria*). Гиалиновая оболочка сохраняется еще некоторое время после выхода спор и гамет, но вскоре разрывается. У *Kornmannia*, так же как и у *Blidingia*, выходное отверстие округлое, у *Monostroma* округлое или со звездчатыми краями. Для *Enteromorpha*, *Ulva* и *Ulvaria* характерно, что при плодоношении верхняя поверхность клетки искривляется наподобие сосочка, на вершине которого образуется специальное округлое отверстие — пора. Своеобразен способ выхода спор и гамет у *Gayralia oxysperma* и *Protomonostroma undulatum*. Если у всех остальных представителей порядка выход происходит во внешнюю среду, то у этих видов споры выходят в межклетники в результате разрушения боковых клеточных оболочек и, двигаясь в межклеточном веществе, достигают края таллома, и только тогда освобождаются. После плодоношения края слоевища разрушаются, и на талломе не остается никаких следов фертильных участков.

**Характер смены форм развития.** Большинство представителей порядка *Ulvales* характеризуются наличием изоморфной или гетероморфной смены форм развития и диплогаплоидным цитологическим циклом. Однако в пределах порядка мы находим большое разнообразие в особенностях размножения и смены форм развития, вызванное, с одной стороны, наличием примитивных черт, с другой — вторичным упрощением и выпадением того или другого способа размножения.

Наиболее прогрессивное явление в этой группе водорослей — приобретение изоморфной смены форм развития, в настоящее время имеющей место у *Percursaria*, *Enteromorpha*, *Ulva*, *Ulvaria*. У этих организмов происходит правильная смена гаплоидного гаметофита и диплоидного спорофита, сходных морфологически. Следует отметить, что полное морфологическое сходство выдерживается не всегда, и нередко указания на то, что гаметофит и спорофит отличаются по некоторым признакам (Föyn, 1934, 1955; Tokida, 1954; Arasaki a. Shihira, 1959; собственные наблюдения автора).

Гетероморфная смена половой и бесполой форм развития свойственна видам *Monostroma* и *Kornmannia zostericola*. У последнего вида пластинчатый макроскопический спорофит сменяется микроскопическим гаметофитом, имеющим вид многослойного базального диска. У видов *Monost-*

*roma*, наоборот, пластинчатый таллом принадлежит гаметофиту, тогда как спорофит — одноклеточный.

У многих организмов в порядке *Ulvales* наблюдаются нарушения в смене форм развития. В таких случаях обычно выпадает половая форма (выпадение бесполого размножения отмечается гораздо реже), и организм размножается бесполом путем, давая последовательно ряд морфологически сходных или несходных поколений. При этом для размножения служат бесполье тельца с 4 или 2 жгутиками. Блдинг (Bliding, 1963) называет их зооспоридами в отличие от зооспор, считая, что зооспоры свойственны видам со сменой форм развития и образуются в результате редукционного деления. Действительно, в изученных случаях, сравнительно немногочисленных (Niizeki, 1957; Comps, 1960), образование зооспорида происходило без мейоза, причем развитие проходило в гаплоидной фазе. Однако в большинстве случаев цитологические процессы, сопровождающие тот или иной способ размножения, остаются неизвестными, поэтому мы в данном обзоре не будем применять термин зооспорида, а оставим бытующий термин зооспоры как отражающий процесс бесполого размножения.

Размножение только 4-жгутиковыми спорами отмечается у *Enteromorpha ralfsii*, *E. ahlnieriana*, у всех видов *Blidingia* и в некоторых условиях у *Kornmannia zostericola*. У этих водорослей 4-жгутиковые споры прорастают непосредственно в растения, дающие опять 4-жгутиковые споры и морфологически подобные исходным. У *Protomonostroma undulatum* и *Kornmannia leptoderma* до сих пор известно размножение также только 4-жгутиковыми спорами, причем у *Pr. undulatum* происходит смена пластинчатого и одноклеточного поколений, а у *K. leptoderma*, в зависимости от температуры, возникновение спор может происходить как на стадии макроскопического таллома, так и на стадии стелющихся нитей. С другой стороны, имеются организмы, размножающиеся только 2-жгутиковыми спорами. Для *Gayralia oxysperma* — это единственно известный способ размножения. Отмечен он и у ряда видов *Ulva*, описанных в последнее время (*Ulva scandinavica*, *U. neapolitana* — Bliding, 1968). Нередки случаи, когда у одного и того же вида наряду с 4-жгутиковыми образуются и 2-жгутиковые споры (*Enteromorpha linza*, *E. intestinalis* var. *asexualis*, *Ulva olivascens* и др.), причем в самых различных комбинациях. В одних случаях они образуются смешанно на одном и том же растении, в других — преобладание тех или иных спор определяется влиянием экологических, географических и других условий. *U. olivascens* в опытах, проведенных в разные годы, давала только 4-жгутиковые споры, или преимущественное их развитие, или только 2-жгутиковые (Bliding, 1968).

С таксономической точки зрения очень важно ответить на вопрос, насколько тот или иной способ размножения является постоянным для таксона. В некоторых случаях потеря способности к половому размножению эволюционно закрепилась, как например у видов *Blidingia*, *Gayralia oxysperma*, *Protomonostroma undulatum*, так как никакого другого способа, кроме бесполого, при неоднократных опытах не обнаружено. Но имеется немало фактов, говорящих о том, что размножение ульвовых водорослей во многом контролируется внешними причинами. У *Enteromorpha linza* были найдены все типы размножения в зависимости от сезона и экологических условий (Arasaki a. Shihira, 1959). Часто нарушение в цикле связано с географией вида. У атлантической *E. linza* обнаружено только бесполое размножение, тогда как в Японии вид размножается как половым, так и бесполом путем. Подобное явление свойственно и другим зеленым водорослям, когда в отдельных частях ареала или в определенных экологических условиях выпадают целые стадии в смене форм развития (Gayral, 1962a; Jónsson, 1963, и др.). Поэтому к таксономическому применению

признаков размножения, полученных в культуре, следует подходить с большой осторожностью.

Таким образом, в порядке *Ulvales* представлены организмы с изоморфной и гетероморфной сменой форм развития, а также организмы, у которых смена форм развития отсутствует в результате утраты одной из форм. С другой стороны, размножение *Percursaria* и *Capsosiphon* характеризуется рядом примитивных черт. У *Percursaria* уже существует изоморфная смена форм развития, но она не является обязательной. 2-жгутиковые гаметы ведут себя по-разному: они копулируют или развиваются без копуляции в гаметофит, в спорофит или в нити, дающие, подобно *Ulothrix*, как 2-жгутиковые гаметы, так и 4-жгутиковые споры. Подобные смешанные формы, по свидетельству Блиндига (Bliding, 1963), существуют и у *Capsosiphon*. Кроме того, у последнего отмечены размножение спорофита в виде разросшейся зиготы, которая, делясь, дает зооспоры или апланоспоры (Migita, цит. по: Chihira, 1967; Tatewaki, 1969).

#### 4. КЛАССИФИКАЦИЯ

Вопросы систематики и филогении порядка *Ulvales* уже обсуждались автором (Виноградова, 1969) на страницах печати, поэтому здесь уместно лишь кратко остановиться на основных выводах.

В результате проведенных нами исследований структура всего порядка и каждого из семейств представляется следующим образом.

### Класс CHLOROPHYCEAE Kütz.

#### Порядок ULVALES Blackm. et Tansl.

- Сем. MONOSTROMATACEAE Kunieda ex Suneson.  
*Blidingia* Kylin, 1947: 181. Тип. *B. minima* (Näg. ex. Kütz.) Kylin.  
*Kormannia* Bliding, 1968: 610. Тип. *K. leptoderma* (Kjellm.) Blid.  
*Gomontia* Bornet et Flahault, 1888: 164. Тип. *G. polyrrhiza* (Lagerh.) Born. et Flah.  
*Monostroma* Thuret, 1854: 29. Тип. *M. bullosum* (Roth) Thur.
- Сем. CAPSOSIPHONACEAE Chapm.  
*Capsosiphon* Gobi (Гоби), 1879: 88. Тип. *C. fulvescens* (Ag.) S. et G.
- Сем. GAYRALIACEAE Vinogr.  
*Gayralia* Vinogr. (Виноградова), 1969: 1354. Тип. *G. oxy-sperma* (Kütz.) Vinogr.  
*Protomonostroma* Vinogr. (Виноградова), 1969: 1354. Тип. *Pr. undulatum* (Wittr.) Vinogr.
- Сем. ULVACEAE Lamour.  
*Percursaria* Bory, 1823: 393. Тип. *P. percursa* (Ag.) Bory.  
*Enteromorpha* Link in Nees, 1820: 5. Тип. *E. intestinalis* (L.) Link.  
*Ulva* L. emend. Thuret, 1854: 28. Тип. *U. lactuca* L.  
*Ulvaria* Ruprecht, 1850: 218 (410) emend. Gayral, 1964: 258. Тип. *U. splendens* Rupr.

Центральным и наиболее обширным семейством в порядке является сем. *Ulvaceae*. В предлагаемом нами объеме семейство представляет целостную, хорошо ограниченную по основным признакам группу. Все

указанные выше роды характеризуются слоевищем, образованным плотно расположенными клетками; выход спор и гамет осуществляется через круглое отверстие во внешней стенке клетки; при формировании слоевище проходит стадию однорядной вертикальной нити; у всех представителей наблюдается изоморфная смена форм развития. Начало вертикальному таллому дает одна инициальная клетка. Наиболее характерный тип прорастания в семействе — первичное образование однорядной вертикальной нити из апикальной клетки, образующейся в результате первого деления споры, зиготы или гаметы. Наряду с этим образованию вертикальных проростков может предшествовать формирование стелющейся структуры в форме диска, из которого позднее возникает однорядная нить. Первоначальное образование диска можно встретить у *Percursaria*, *Enteromorpha*, *Ulva*, при этом в пределах одного рода и даже вида существуют оба способа прорастания, связанные многочисленными переходами, часто в зависимости от состава культуральной среды (Сауго, 1958; Dangeard, 1962; собственные наблюдения автора). Таким образом, в этой группе водорослей признак первоначального образования диска не имеет филогенетического значения. Поэтому выделение *Percursaria* из сем. *Ulvaceae* (Bliding, 1968) на основе преимущественного развития через стадию диска нельзя считать оправданным.

Род *Percursaria* обладает основными признаками семейства, однако наличие большего по сравнению с другими родами сходства с улотриксевыми водорослями при простоте организации свидетельствует о том, что *Percursaria* — наиболее примитивный представитель этой группы водорослей. Отсутствие в онтогенезе трубчатой стадии, свойственной всем остальным родам *Ulvaceae*, подтверждает мысль о первичности двухрядного слоевища, так как при вторичных изменениях трубчатой формы она остается в виде кратковременной стадии развития.

Сравнительное изучение современных форм показывает, что сем. *Ulvaceae* произошло непосредственно от улотриксеподобных предков и развивалось в направлении усложнения организации, в приобретении и закреплении диплогаплофазного цикла и изоморфной смены форм развития. Первый этап усложнения организации при переходе от улотриксевых к сем. *Ulvaceae* выразился в превращении однорядной нити в двухрядную. Последующее усложнение привело к образованию малорядной трубчатой структуры, которую мы находим уже в роде *Enteromorpha*. От последней возникло все разнообразие остальных представителей сем. *Ulvaceae*.

Род *Ulva*, по-видимому, ответвился от общего предка с *Enteromorpha* на стадии малорядной трубчатой структуры. Большое сходство видов *Ulva* с *E. intestinalis* по слаборазвитой способности к ветвлению, по форме и характеру расположения клеток, по строению хлоропласта, а также прохождению ими трубчатой стадии в раннем онтогенезе подтверждает именно такое направление эволюции.

Род *Ulvaria* очень близок к *Ulva* по всем признакам, кроме организации взрослого таллома, и поэтому можно говорить о сравнительно позднем их разделении.

В семействе *Capsosiphonaceae* в настоящее время известен один род *Capsosiphon* (часть альгологов продолжает оставлять его в сем. *Ulvaceae*). Род характеризуется трубчатым неразветвленным слоевищем; при формировании слоевище проходит стадию однорядной вертикальной нити, выход спор и гамет сходен с таковым *Ulothrix* и *Percursaria*. Основное отличие от представителей *Ulvaceae* заключается в том, что клетки у видов *Capsosiphon* располагаются рыхло в межклеточном веществе и имеют тенденцию располагаться группами, будучи длительное время после деления материнской клетки окруженными общей оболочкой. Другими особенностями семейства являются размножение апланоспорами (Charman, 1952) и сла-

бая способность базальной клетки вытягиваться в ризоид (Bliding, 1968). Характер размножения *Capsosiphon* обнаруживает много сходства с *Ulothrix*. Вероятно, сем. *Capsosiphonaceae* отделилось от общего ствола с сем. *Ulvaceae* очень рано, когда изоморфная смена форм развития не вполне установилась, не стала строго обязательной и в дальнейшем не закрепилась.

Сем. *Gayraliaceae*, выделенное на основании вида *Monostroma oxysperma* (Kütz.) Thur. (*Gayralia oxysperma* (Kütz.) Vinogr.), обладает следующим сочетанием признаков: слоевище пластинчатое, образованное рыхло расположенными клетками, часто сгруппированными по 2—4; ранние стадии онтогенеза представлены однорядной нитью, которая преобразуется в кратковременную трубчатую стадию; смена форм развития отсутствует, имеется только бесполое размножение 2-жгутиковыми спорами; споры выходят в межклеточное вещество в результате разрушения всей оболочки клетки (Gayral, 1965; Виноградова, 1969). Из перечня этих признаков видно, что сем. *Gayraliaceae* наиболее близко к сем. *Capsosiphonaceae*, отличие заключается лишь в способе выхода спор. По-видимому, сем. *Gayraliaceae* произошло от общего предка с сем. *Capsosiphonaceae*, о чем свидетельствует прохождение видом *G. oxysperma* трубчатой стадии в раннем онтогенезе.

В сем. *Gayraliaceae* мы помещаем род *Protomonostroma* Vinogr. (Виноградова, 1969). У него клетки также расположены рыхло в межклеточном веществе; выход спор происходит в межклеточное вещество в результате разрушения клеточной оболочки; ранние стадии онтогенеза представлены однорядной нитью. Единственное важное отличие от *Gayralia* заключается в том, что у *Protomonostroma* отсутствует трубчатая стадия в онтогенезе, а клеточные деления происходят только в двух измерениях, образуя с самого начала однослойную пластину.

Роды *Monostroma*, *Kornmannia* и *Blidingia* занимают особое место в порядке. Основным признаком, объединяющим их в одно семейство *Monostromataceae* и отличающим их от остальных представителей порядка, служит развитие с образованием первичного стелющегося диска и, главное, формирование вертикального таллома в результате отслаивания и разрастания верхнего слоя клеток диска. Такой способ роста свидетельствует о вторичности вертикального слоевища у этих родов. Помещая *Monostroma*, *Kornmannia* и *Blidingia* в одно семейство, следует отметить, что в нем выделяются две эволюционные ветви, которые различаются между собой сменой форм развития. Одну ветвь образуют роды *Blidingia* и *Kornmannia*, другую — *Monostroma* и *Gomontia*. У первых двух родов спорофит представлен макроскопическим слоевищем, гаметофит отсутствует или имеет форму многослойного стелющегося диска. У *Monostroma* спорофит одноклеточный, гаметофит — макроскопический, пластинчатый. Способность эмбриоспоры у ряда представителей *Ulvaceae* делиться не только с образованием вертикальной нити, но и в горизонтальной плоскости, с образованием первичного диска, говорит о том, что в эволюции этот признак мог закрепиться и дать начало стелющимся формам. Первоначально это были организмы, вегетировавшие в микроскопическом состоянии и обладавшие изоморфной сменой форм развития. Подтверждение этому можно найти в жизненном цикле *Kornmannia zostericola*. У этого вида обнаружены микроскопические гаметофит и спорофит в форме диска из нескольких слоев клеток. Затем, на более поздней ступени эволюции, произошло отслоение верхнего слоя клеток диска и разрастание его с образованием макроскопического мешковидного таллома, причем там, где это произошло со спорофитом, образовалась ветвь *Blidingia*—*Kornmannia*. Дальнейшее развитие в ней шло в направлении постепенной утраты половой формы развития, причем в роде *Blidingia* эта утрата, по-видимому, произошла полностью. Роду *Monostroma*, вероятно, предшествовали микроскопические формы с ге-

тероморфной сменой форм развития, что можно наблюдать у представителей рода *Gomontia*.

До сих пор не решенным остается вопрос о ранге ульвовых и их месте в общей системе зеленых водорослей.

Ряд специалистов рассматривает ульвовые водоросли как одно или несколько семейств в порядке *Ulotrichales* (Oltmanns, 1922; Fritsch, 1956; Fott, 1959; Papenfuss, 1960; Gayral, 1965, и др.). Фритч (Fritsch, 1956) обосновывает это тем, что ранние стадии многих ульвовых идентичны с нитями улотриковых. Наряду с вышеуказанной существует точка зрения на самостоятельность порядка *Ulvales*. Впервые ее высказывают Блекман и Тансли (Blackman a. Tansley, 1902), делающие попытку отобразить в классификации зеленых основные направления эволюции из жгутиковых предков и включающие в порядок *Ulvales* все паренхимные типы, у которых деление клеток происходит более чем в одной плоскости. В дальнейшем ту же позицию занимают многие авторы (West, 1904, 1916; Setchell a. Gardner, 1920; Smith, 1933, 1938; Papenfuss, 1951; Мейер, 1961; Silva, 1962; Ramanathan, 1964; Bourrelly, 1966; А. Зинова, 1967, и др.). Взгляд на *Ulvaceae* как семейство в порядке *Chaetophorales* (Wille, 1890, 1909; Printz, 1927) большинством альгологов не принимается.

Разница во взглядах на ранг группы ульвовых водорослей объясняется тем, что одни альгологи, видя в морфологическом разнообразии разные эволюционные тенденции, склонялись к более дробному делению, другие же, придавая меньшее значение морфологии, объединяли их вместе. Но во всех случаях в основе классификации *Chlorophyceae* лежал морфологический принцип.

Корнманн (Kornmann, 1963, 1965) выделяет *Ulvales* и *Ulotrichales* в качестве самостоятельных порядков на основе характера смены форм развития. При этом в порядок *Ulotrichales* он включает нитчатые и пластинчатые формы с одноклеточным спорофитом типа *Codiolum*, организмы же с изоморфной сменой форм развития относятся им к порядку *Ulvales*.

При выделении порядков в классе *Chlorophyceae* первостепенное значение должно отводиться соматической организации, хотя способ размножения и смены форм развития также имеет немаловажное значение.

Сходство в строении клетки и наличие нитчатой стадии в онтогенезе свидетельствуют о происхождении порядка *Ulvales* от общего корня с порядком *Ulotrichales*. Однако этот факт недостаточен для объединения двух порядков. Улотриковые водоросли — однорядные нитчатые формы, достигающие большого разнообразия и высокой специализации. Паренхимная форма строения ульвовых появилась в результате возникновения у клетки способности делиться в нескольких плоскостях. Представители *Ulotrichales* — в подавляющем большинстве пресноводные организмы, тогда как водоросли из порядка *Ulvales* сильно тяготеют к солоноватоводным и морским условиям. Для последних характерно наличие изо- или гетероморфной смены форм развития при диплогаплоидном цитологическом цикле. Улотриковые водоросли, в том числе и специализированные современные формы, — гаплонты; встречающаяся у них изоморфная смена форм развития — явление редкое и эволюционно не закрепившееся. Исходя из сказанного, логичнее считать порядок *Ulvales* самостоятельным наряду с порядком *Ulotrichales*.

## 5. ЭКОЛОГИЯ

Представители порядка *Ulvales* в подавляющем большинстве эврибионтные организмы, широко распространенные в морях Мирового океана. Они населяют преимущественно мелководные участки морских побережий от литорали до глубины 4—6 м; далее вглубь очень быстро редкуют и глу-

бин 15—25 м достигают в редких случаях в условиях хорошей прозрачности (например, *Ulva fenestrata* и *Ulvaria splendens* на Сахалине, *Ulva rigida* в Черном море). Основным фактором, ограничивающим их распределение по вертикали, является требование к свету.

Распределение ульвовых водорослей на литорали определяет отношение их к фактору обсыхания: большинство из них не выносит более или менее длительного обсыхания, поэтому поселяются они преимущественно в нижних горизонтах литорали, а также в ваннах, лужах. При наличии постоянного увлажнения (ванны, сток) они поднимаются в верхнюю литораль и супралитораль. Это относится в первую очередь к видам, выносящим опреснение (*Capsosiphon fulvescens*, *Enteromorpha prolifera*, *E. intestinalis* и др.). Из видов, выносящих периодическое обсыхание, следует назвать *Capsosiphon groenlandicus* и *Blidingia minima*, которые поднимаются в самые верхние этажи литорали, образуя в прибойных условиях на скалах характерные пояса (Мурман, Белое море, Сахалин и др.).

Ульвовые водоросли — преимущественно морские обитатели, однако только небольшая их часть ограничена водами с нормальной соленостью. Большинство же ульвовых связано в своем распространении в той или иной мере с опресненными водами. В данной работе описывается один пресноводный вид *Enteromorpha pilifera*, найденный в устье р. Пярну на побережье Эстонии. Остальные распространены в условиях разной степени солености. Особое место занимает *Enteromorpha maeotica*, распространение которой ограничено лиманами Азовского и Черного морей.

*E. intestinalis* и *E. ahlnneriana* обитают при диапазоне солености от 3 до 18‰ и поэтому их следует считать солоноватоводными организмами. Наибольшего развития они достигают в Балтийском и Черном морях; в других водоемах распространение их ограничено местами с постоянно действующим опреснением. Такое поведение этих видов говорит об их пресноводном происхождении. Подтверждают эту мысль имеющиеся в литературе экспериментальные доказательства того, что *E. intestinalis* наилучшим образом чувствует себя в пресной воде (Brown, 1915). К солоноватоводным видам следует отнести также *E. jugoslavica* (судя по немногим имеющимся данным об экологии вида), *Percursaria percursa* и *Blidingia minima* f. *subsalsa*. Последняя характерна для опресненных участков верхнего горизонта литорали, впадающих в море речек, реликтовых озер и т. д.

К эвригалинным видам, обитающим при солености 5—34‰, относятся *Enteromorpha prolifera*, *E. clathrata*, *E. flexuosa*, *Ulva lactuca*, *U. fenestrata*, *U. rigida*, *Monostroma grevillei*, *Capsosiphon fulvescens* (последний вид считался характерным для сильно опресненных местообитаний, однако в последнее время был обнаружен и в настоящих морских условиях; Nienhuis, 1967). Эти виды одинаково хорошо чувствуют себя как в морских, так и в солоноватоводных условиях, заходя изредка в полуопресненные и эстуарные воды. Так, несмотря на эвригалинность, даже эстуарные виды *Ulva* не могут расти при солености ниже 5‰, так как при этом снижается активность ряда ферментов (Jacobi, 1959), зооспоры теряют способность к прорастанию и погибают (Baudrimont, 1964). *Monostroma grevillei* поселяется в морских (Мурман, дальневосточные моря) и солоноватоводных (Белое море) условиях, как близ источников опреснения, так и при их отсутствии. Виды *Enteromorpha linza*, *E. perestenkoae*, *Ulvaria obscura*, *U. splendens*, *Capsosiphon groenlandicus*, *Protomonostroma undulatum*, *Monostroma crassidermum*, *Blidingia chadefaudii*, *Kornmannia leptoderma* и *K. zostericola* преобладают в морских условиях и не заходят в места с соленостью ниже черноморской (17—34‰). Это не исключает, однако, их способности выносить непродолжительное опреснение, вызванное, например, весенним стоком талой воды, осадками и т. д.

Наиболее эвригалинными среди изученных нами представителей *Ulvales* являются виды *Enteromorpha*. Об этом можно судить по характеру их распределения в морях СССР и по широкому распространению их не только в морских, но и в пресных водоемах.

Отношение видов к солености в чистом виде редко проявляется в природе и связано с другим важным фактором — наличием питательных и стимулирующих рост веществ, к концентрации которых многие виды (особенно виды *Ulva* и *Enteromorpha*) очень чувствительны и наличие которых находится часто в обратной зависимости от солености, так как эти вещества вносятся в море с береговым стоком. Опыты по питанию некоторых видов *Ulva* и *Enteromorpha* (Andersson, 1942, 1943) показали, что они хорошо используют все известные источники азота, причем соли аммония в небольших концентрациях являются для них не только хорошим источником питания, но и стимулятором роста; хорошо используют также мочевину, без предварительного превращения ее в аммонийные соединения, некоторые аминокислоты и другие органические вещества. Поэтому ульвовые водоросли охотно поселяются в сапробных водах. Однако далеко не все виды *Ulvales* одинаково относятся к степени сапробности. По отношению к этому фактору все изученные виды можно разделить на несколько групп.

К видам, преимущественно развивающимся в эвтрофных и загрязненных водах, относятся *Capsosiphon fulvescens* и *Percursaria percursa*. К группе видов, населяющих как чистые воды, так и бухты с заметным загрязнением, относятся *Enteromorpha intestinalis*, *E. linza*, *E. prolifera*, *E. flexuosa*, *Ulva rigida* и *U. fenestrata*. Некоторые виды — *Enteromorpha perestenkoae*, *E. clathrata*, *E. prolifera*, *Capsosiphon aureus* и др. — охотно поселяются в местах с сильным заилением при наличии берегового стока, что также объясняется потребностью их в органике. Ряд видов характерен для чистых промываемых местообитаний и в загрязненные воды не заходит: *Protomonostroma undulatum*, *Monostroma crassidermum*, *Kornmannia zostericola* и др. Небольшую степень сапробности выносят виды *Ulvaria*, *Monostroma grevillei*, *Capsosiphon groenlandicus* f. *magnicellularis*, *Blidingia minima*, *Bl. chadefaudii*, *Kornmannia leptoderma*.

Наиболее интересна группа водорослей, одинаково хорошо растущих и в загрязненных, и в чистых водах. На примере этих видов нами отмечена следующая зависимость: заходя в неестественные для него условия солености, вид проявляет повышенные требования к содержанию органики и поселяется только в сапробных условиях. Так, *E. linza* — вид, широко распространенный в дальневосточных морях (и у побережья Европы) как в чистых морских условиях, так и близ населенных пунктов; в Черном море за пределы сапробных вод не заходит. *E. prolifera* в Балтийском море поселяется лишь близ источников богатой органики, тогда как в остальных морях она характерна и для чистых местообитаний. То же относится и к *E. clathrata*.

С другой стороны, эта группа видов, как например *E. intestinalis* (Виноградова, 1966), *E. linza* и др., благодаря заметной изменчивости под влиянием органического загрязнения служит хорошим показателем сапробности воды.

Распределение ульвовых водорослей определяется также наличием тех или иных веществ органической и неорганической природы, включая микроэлементы, играющих роль стимуляторов роста. Это некоторые металлы (Kylin A., 1943), глюкоза, витамины (Kylin H., 1942), аденин с кинетином (Provasoli, 1958), экстракты из водорослей, почвенный экстракт. Изучая действие гормонов на рост ульвовых водорослей, Провазоли отмечает, что действие их зависит скорее от количественных взаимоотношений сти-

муляторов, чем от качественного действия одного какого-то гормона (Provasoli, 1958). В природе наличие необходимых веществ, стимулирующих рост, обеспечивается береговым стоком, выделениями ряда живых и отмирающих водорослей, действием микробов, искусственным загрязнением (Kylin, 1942; Suneson, 1942, 1943; Provasoli, 1958). Исходя из этого, приуроченность многих представителей ульвовых к мелководьям нельзя объяснить только требованием их к свету: в своем распределении они тесно связаны с зоной водорослевых зарослей. Рост некоторых видов *Enteromorpha* и *Ulva* в воде, взятой с глубины или с поверхности, но в отдалении от берега, тормозился недостатком в ней стимулирующих веществ (Andersson, 1942; Suneson, 1942). По той же причине в бухтах, где имеются разнообразные источники питательных и стимулирующих веществ, ульвовые (например, *Enteromorpha intestinalis*, *E. clathrata*, *Ulva rigida*, *U. fenestrata*) могут образовывать чистые заросли, тогда как в чистых местообитаниях они не встречаются в массовых количествах и являются второстепенными компонентами биоценозов.

В подавляющем большинстве виды порядка *Ulvales* приурочены к более или менее защищенным местам и редко выходят на открытые прибою места. По-видимому, дело здесь не только в отрицательном действии прибою на данные водоросли, а в том, что защищенные места более богаты источниками питания, чем открытые части моря. В Кандалакшском заливе мы наблюдали пышное разрастание *Enteromorpha prolifera* в хорошо промываемых местах с постоянным движением воды, при наличии богатой органики (на молодых мидиевых щетках). На расположенных рядом мертвых мидиевых щетках при отсутствии источников питания этот вид исчезает. На более или менее открытые побережья выходят *Enteromorpha intestinalis* f. *ramosa*, *E. linza*, *E. clathrata*, *Ulva fenestrata*, *Capsosiphon groenlandicus*, *Protomonostroma undulatum*, *Monostroma crassidermum*.

Виды порядка *Ulvales* поселяются на самых различных грунтах естественного и искусственного происхождения. Виды, приуроченные к кустовым участкам бухт, находят там каменисто-песчаный или каменисто-илистый грунт. Здесь растут *Enteromorpha prolifera*, *E. clathrata*, *Monostroma grevillei*, *Capsosiphon aureus* и др. В более открытых местообитаниях обычно преобладают каменистые грунты, где и поселяются соответствующие виды. При отсутствии условий для поселения на грунте (затененность более крупными водорослями и пр.) эти водоросли становятся эпифитами. Большинство ульвовых в равной мере может расти как на грунте, так и на других, обычно крупных растениях. Есть виды, у которых отношение к субстрату меняется в разных частях ареала: *M. grevillei*, например, характерна для каменистого грунта, тогда как *M. grevillei* subsp. *japonicum* поселяется преимущественно на водорослях (*Coccolophora* и др.). Почти обязательными эпифитами являются *Kornmannia zostericola* (главным образом на *Phyllospadix* и *Zostera*) и *Protomonostroma undulatum* (на многих красных водорослях).

Все виды *Ulvales* — прикрепленные организмы, но некоторые из них могут образовывать свободноплавающие скопления, продолжая некоторое время вегетировать в них. Это относится к *Percursaria percursa*, *Enteromorpha clathrata*, *E. pilifera*, *E. maeotica* и реже *E. prolifera*. Скопления плавающих фрагментов слоевища *E. intestinalis* в Балтийском море настолько постоянны, что послужили поводом для описания самостоятельного вида *Monostroma balticum*. Нередко массовые скопления неприкрепленных водорослей (виды *Ulva*, *Enteromorpha*, *Monostroma*) приносят большой вред. Постепенное отмирание их вызывает образование пятен «молочной воды», характеризующихся низким содержанием растворенного кислорода, наличием  $H_2S$  и молочным цветом. Эти условия летальны для прибрежной фауны (Hanks, 1966).

Виды *Ulvales* относятся к однолетним и сезонным формам. Макроскопическое слоевище обычно вегетирует несколько месяцев. Неблагоприятные условия они переживают в виде базальной части, которая в ряде случаев может быть многолетней, как например у *Ulva* и *Ulvaria*, в виде зиготы и даже зооспор. Зигота *Ulva lactuca* выдерживает охлаждение до  $-20^\circ$  и сохраняет жизнеспособность в течение года (Kylin, 1947). Некоторые виды в неблагоприятных условиях вегетируют в микроскопической форме (*Kornmannia leptoderma* в форме стелющихся нитей, *K. zostericola* в форме базального диска).

## 6. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Большинство видов ульвовых водорослей характеризуется обширным ареалом. В литературе существует мнение о широком, вплоть до космополитического, распространении многих из них.

Приспособленность их к жизни в различных географических условиях объясняется целым комплексом физиологических и биологических особенностей. Многие из них способны в различной форме переживать неблагоприятные условия, плодоносить на разной степени морфологического развития, менять характер размножения и смены форм развития. Слабая дифференцированность слоевища определяет способность отдельных частей таллома и даже отдельных клеток (Shihira, 1958) к длительной самостоятельной вегетации и даже к плодоношению. Эта способность объясняет отчасти распространение видов на большие расстояния. Поскольку ульвовые водоросли — однолетние или сезонные формы, они скорее, чем многолетние, могут найти благоприятные условия для вегетации в различных географических районах. Все эти особенности способствуют широкому расселению их в морях Мирового океана.

Изучение большого материала из морей СССР дает нам возможность высказать некоторые замечания о распространении изученных видов *Ulvales*. К сожалению, мы не можем судить об истинных ареалах большинства видов, так как литературные указания на их нахождение за пределами СССР требуют критической проверки. Однако, несмотря на это, материал с такой обширной акватории, как моря СССР, позволяет отметить некоторые закономерности в их распространении.

В результате исследования оказалось, что многие представители *Ulvales* обладают менее широким распространением, чем считалось раньше. С другой стороны, наоборот, пришлось расширить представление о распространении ряда эндемичных и локальных видов.

*Enteromorpha pilifera* — вид, обнаруженный нами в устье р. Пярну Балтийского моря, широко распространен в континентальных водах и относится к пресноводным.

Два вида из изученных нами следует пока считать эндемиками. Это *E. maeotica*, распространение которого ограничено лиманами Азовского и Черного морей, и *E. perestenkoae* — вид, впервые описываемый из зал. Посета Японского моря.

К видам с ограниченным распространением относятся *E. jugoslavica* и *Capsosiphon aureus*. Первый вид указывается для побережья Югославии и Крыма (единственная находка автора в Севастопольской бухте) и должен считаться нижнебореальным видом и эндемиком Средиземноморского бассейна. Второй описан для Новой Зеландии и найден в Японском море. Судя по имеющимся данным, относится к нижнебореальным — нижнеполярным видам.

Остальные виды более или менее широко распространены в морях СССР.

*Enteromorpha intestinalis* — вид, относимый к арктическо-бореальным (А. Зинова, 1967) и к космополитам (Возжинская, 1964), указывался для всех морей СССР. Однако в заметных количествах он распространен лишь в Балтийском и Черном морях. Уже в Белом море и на Мурмане он относится к редким видам. Указывается Блидингом (Bliding, 1968) вдоль побережья Европы и в Средиземном море. На побережье дальневосточных морей мы имели всего два более или менее достоверных нахождения этого вида. На основании имеющихся данных можно говорить о том, что *E. intestinalis* — атлантический вид.

*E. linza* указывается в литературе как вид, «распространенный почти во всех океанах и морях, кроме полярного бассейна» (А. Зинова, 1967). В пределах СССР отмечается нами вдоль побережья дальневосточных морей и в Черном море. Указывается также у берегов Европы (Bliding, 1963). Анализ количественного распределения и частоты встречаемости по широтам показывает, что вид наиболее обильно представлен в Японском и Черном морях, на севере постепенно редет и выше Камчатки и Командорских островов, так же как на Мурмане и в Белом море, отсутствует. Вероятно, его следует отнести к бореально-тропическим видам, как это делает А. Д. Зинова (1967).

Распространение *E. clathrata* ограничено еще более южными районами северного полушария: в морях Дальнего Востока он преобладает в Японском море и севернее Южных Курил не найден; в бассейне Атлантического океана обнаружен в Черном море и вдоль побережья Европы (Bliding, 1963) до западного побережья Швеции и южной части Балтийского моря, т. е. не выходит на север за пределы среднебореальной подзоны. Неверно указывался для северных морей СССР и не может быть отнесен к арктическо-бореальной группе (А. Зинова, 1967).

Изученные нами виды *Ulva* широко распространены. *U. fenestrata* растет во всех дальневосточных морях СССР и заходит в Арктику. Просмотр гербарных образцов из других районов позволяет предполагать, что она идет на юг до Малайского архипелага. *U. lactuca* — вид, характерный для северных районов Атлантического океана. Редкие находки этого вида на Мурмане и в Белом море показывают, что наши северные моря являются северной границей его ареала. *U. rigida* — один из распространенных видов среди макрофитов Черного моря.

Анализ ареала всего рода *Ulva* показывает, что его представители наиболее широко и разнообразно представлены в тропической зоне (в субтропических подзонах) и на границе с бореальной зоной. В северном полушарии они постепенно редуют по направлению к верхнебореальной подзоне и к арктической зоне. Большое видовое разнообразие и частота встречаемости в южных областях сочетаются с их морфологическим разнообразием. Здесь наряду с простыми пластинчатыми представлены виды со сложно рассеченной пластиной и ветвящиеся. Исходя из этого, можно говорить о том, что центр происхождения рода *Ulva* лежит в тепловодных районах Мирового океана. К сожалению, высказаться более конкретно по этому вопросу не позволяет недостаточная и неравномерная изученность систематики и распространения видов *Ulva*.

Ряд видов, несмотря на широкое современное распространение, — по-видимому, холодноводные. Сюда относятся виды *Ulvaria* и *Blidingia*, *Enteromorpha prolifera*, *Monostroma grevillei*, *Protomonostroma undulatum*, *Capsosiphon groenlandicus*. Виды *Ulvaria* в настоящее время заселяют районы от Арктики до Северной Африки и Род-Айленда в Атлантическом океане и от Берингова пролива до Японии и Ванкувера в Тихом, т. е., как и виды *Ulva*, имеют широкое распространение. Однако анализ литературных данных и распространения видов *Ulvaria* в морях СССР приводит к выводу о том, что центром их распространения, в противоположность

*Ulva*, являются холодноводные районы. В этой связи (имея в виду большую близость этих родов) можно предположить, что однослойная форма роста заменила двухслойную в областях с низкими температурами. Современное перекрывание их ареалов — вторичное явление.

*Enteromorpha prolifera* — один из ведущих видов в Белом море, на Мурмане, в Беринговом и Охотском морях. Заходит в арктическую область, будучи наиболее характерным для нижнеарктической и верхнебореальной подзон. Кроме широкого распространения в этих районах характеризуется массовостью развития и большим морфологическим разнообразием. Для Черного и Японского морей этот вид уже менее характерен, встречается в меньших количествах и не достигает столь значительного морфологического разнообразия. Форма *E. prolifera* f. *simplex*, отражающая экологическую изменчивость вида, характерна лишь для северных частей ареала вида (Белое и Охотское моря и т. д.).

*Monostroma grevillei* в настоящее время отмечается по всей бореальной области. Анализ имеющихся сведений об отношении вида к температуре позволяет, однако, говорить о северном происхождении вида. Он наиболее характерен для верхнебореальной и нижнеарктической подзон (Мурман, Белое море, Норвегия, Гренландия, Берингово море, Камчатка, Охотское море). Здесь вид вегетирует с весны до осени. По мере продвижения на юг (атлантическое побережье Франции, Южные Курилы, Японское море) растет лишь зимой и весной. Опыты в культуре показали, что макроскопический таллом развивается при низких температурах, а при повышении  $t$  до  $15^{\circ}\text{C}$  рост затормаживается (Kornmann, 1962b; Jónsson, 1968). Однако вид заходит в воды с более высокой температурой (Японское море, лето), но представлен здесь уже другим подвидом. *Capsosiphon groenlandicus* также обычен для нижнеарктической и верхнебореальной подзон (Новая Земля, Мурман, Берингово море, Камчатка, Охотское море). Форма этого вида f. *magnicellularis* заходит и в Японское море, однако на Южных Курилах и в Японском море не встречена позже мая, поэтому его можно считать арктическо-бореальным видом.

Виды *Blidingia* также можно отнести к группе видов северного происхождения, так как они наиболее характерны для растительности северных морей.

К холодноводным видам, наиболее характерным для верхне- и среднебореальной подзон, относится *Protomonostroma undulatum*. Этот вид встречен на Мурмане, на Курилах и в Японском море. В последнем растет с января до начала июня, летом не найден. По всей бореальной области распространены *Enteromorpha flexuosa*, *Capsosiphon fulvescens*, *Percursaria percursa*, *Enteromorpha ahlneriana*. Эти виды сравнительно редки, приурочены к определенным условиям обитания.

*Kornmannia zostericola* распространена главным образом от Японского моря до Курил (единичные находки на Камчатке), причем в Японском море, особенно в Японии (судя по работам японских альгологов), представлена в весенней флоре и с наступлением лета исчезает. *K. leptoderma* — атлантический вид, распространенный в Гренландии, на Мурмане, на Новой Земле, в Норвегии и Северном море. Требования этого вида несколько смещены в сторону низких температур: он растет в нижнеарктической, верхнебореальной и среднебореальной подзонах, тогда как *K. zostericola* — в верхне-, средне- и нижнебореальной подзонах.

*K. crassidermum* до сих пор считалась эндемиком юго-западного побережья Сахалина (Tokida, 1954). На самом деле вид распространен гораздо шире — от Камчатки до Японского моря — и должен быть переведен из эндемиков в региональные виды с преимущественным распространением в среднебореальной подзоне.

Таким образом, из данного краткого обзора видно, что большинство

изученных нами видов *Ulvales* характеризуются широким распространением, причем не только в широтном, но и в меридиональном направлении, и представлены как в европейских, так и в азиатских морях СССР. Только для тихоокеанских берегов мы указываем *Enteromorpha perestenkoae*, *Ulva fenestrata*, *Ulvaria splendens*, *Capsosiphon aureus*, *Monostroma crassidermum*, *Kornmannia zostericola*. Только у европейских берегов СССР распространены *Enteromorpha maeotica*, *E. jugoslavica*, *Ulva lactuca*, *U. rigida*, *Ulvaria obscura*, *Kornmannia leptoderma*. *Enteromorpha clathrata* представлена атлантическим и азиатским подвидами. Однако и среди этих видов значительное место занимают замещающие виды. Не имеют себе аналогов в другом океане немногочисленные виды: *Enteromorpha perestenkoae*, *E. maeotica*, *E. jugoslavica*, *Capsosiphon aureus*, *Monostroma crassidermum*.

Таким образом, ульвовые водоросли морей СССР представлены у европейских и азиатских берегов одними и теми же видами, подвидами или замещающими видами. К сожалению, мы не можем дать характеристику их распространения (амфибореальное, циркумполярное и т. д.), так как не располагаем достаточными данными о них в арктических и тропических водах. С другой стороны, видовой состав ульвовых водорослей, их облик, морфологическое разнообразие и обилие изменяются от низких широт к высоким параллельно как в европейских, так и в азиатских морях СССР. В этом отношении Черное море имеет очень много сходства с Японским, в частности с заливом Петра Великого, Белое — с Охотским и т. д.

#### 7. НЕКОТОРЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ НАД ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ

В настоящее время описано большое количество видов ульвовых водорослей. Только у рода *Ulva*, например, известно более 60 видовых названий, причем если даже отбросить явно устаревшие и сомнительные, их все-таки остается около 40. Проводимое в последние годы критическое изучение (Bliding, 1963, 1968) той или иной группы ульвовых водорослей закономерно ведет к объединению многих ранее описанных видов, однако общее их число продолжает расти за счет вновь описываемых, причем применение культуральных методов исследования не мешает этой тенденции, а, скорее, способствует ей. Такое положение можно объяснить прежде всего тем, что до сих пор почти не уделялось внимания изучению изменчивости признаков, применяемых в качестве диагностических, будь то морфологические или биологические признаки.

В настоящей главе кратко суммируются некоторые результаты изучения изменчивости ульвовых водорослей и высказывается отношение автора к объему вида в изучаемой группе водорослей. Подробная оценка таксономических признаков дается (где в этом есть необходимость) в специальной части для каждого рода отдельно.

Возрастная изменчивость наблюдается почти у всех видов ульвовых водорослей. У одного и того же растения с возрастом меняется интенсивность окраски (а нередко и тон), размеры и форма слоевища, характер его поверхности. Например, ланцетовидная форма слоевища у молодых растений *Ulvaria obscura* меняется постепенно на широкопластинчатую неправильных очертаний; мешковидная форма *M. grevillei* и *M. crassidermum* — на однослойную пластинчатую; узкоцилиндрическое с гладкой поверхностью слоевище *E. intestinalis* в молодом состоянии меняется на булабовидное, неправильно складчатое у старых растений. Возрастная изменчивость сказывается и на целом ряде анатомических свойств: в молодом возрасте клетки обычно более угловатые, с тонкими оболочками; с возрастом оболочки утолщаются, форма клеток становится округлой,

а как следствие этого — несколько меняется и характер их расположения; на поперечном срезе высота клеток и толщина оболочек, как правило, увеличиваются. С возрастом растения могут терять свою целостность. Сбрасывание конечных ветвей у некоторых видов *Enteromorpha* может привести к изменению внешнего строения и неправильному отнесению такого экземпляра к другому виду. У пластинчатых форм верхние части разросшегося слоевища обрываются и остается неполная пластина с несколько иным анатомическим строением, так как целый ряд параметров меняется от нижней части слоевища к верхней. При определении такие растения обычно принимаются за целые, в результате чего вносятся путаница в их таксономию (например, у видов *Ulva*, *Ulvaria* и т. д.).

Сезонную изменчивость поколений по ряду анатомических признаков нам удалось наиболее четко выявить на примере *Monostroma grevillei*, в результате чего *M. arcticum* — вид, описанный из летней флоры Северной Норвегии, оказался лишь летним поколением *M. grevillei* (подробнее см. в систематической части на стр. 40). В Японском море, судя по многочисленным сборам, у *Enteromorpha clathrata* весной и осенью преобладают широкие слабоветвистые растения, летом — тонкие и многократно ветвистые. В результате летнее и весенне-осеннее поколения считались за разные виды. Зимние растения обычно более интенсивно окрашены, чем летние.

Изменчивость, связанная с полом и, главное, со сменой форм развития, также затрудняет определение ульвовых водорослей. Особенно интересны наблюдения над различиями между половым и бесполом поколениями у организмов с изоморфной сменой форм развития. На различия гаметофита и спорофита по некоторым признакам у *Ulva* и *Enteromorpha* имеются указания в литературе (Carter, 1926; Tokida, 1954; Фюн, 1955). Наш материал подтвердил эти наблюдения. Так, размеры клеток с поверхности у спорофита япономорской *U. fenestrata* были в среднем  $25.0 \times 20.1$  мкм, гаметофита —  $19.8 \times 16.3$  мкм. В Черном море гаметофит и спорофит *E. intestinalis* f. *saprobia* отличались по размерам слоевища и толщине слизистого слоя (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Различия между гаметофитом и спорофитом у *E. intestinalis* f. *saprobia* (n=60—100)

Признак	Гаметофит 30 X 1962	Спорофит 16 VIII 1963	Достоверность различий (t)
Высота растений . . . . .	10.5±0.56 см	7.4±0.31 см	4.8
Ширина растений . . . . .	2.2±0.14 см	1.4±0.09 см	4.7
Толщина слизистого слоя . . . . .	15.1±0.80 мкм	21.0±0.67 мкм	6.0

Объяснить эту разницу сезонными явлениями труднее, так как в конце октября температура воды не испытывала резкого понижения по сравнению с августовской и держалась в пределах 16—19°C.

Большое место в изменчивости данных организмов занимает биотопическая индивидуальная изменчивость, связанная с местообитанием. Признаки, зависящие от места, где живет водоросль, можно суммировать следующим образом: растения из защищенных спокойных вод могут достигать значительных размеров. При этом пластинчатые формы склонны приобретать более широкую неправильную форму и быть менее разорванными. Степень изрезанности слоевища зависит в первую очередь от удара волны, однако эта зависимость может затемняться тем, что на прибойных местах растения мельче и потому часто сохраняют целостность, в то время

как в защищенных местах пластина, достигая значительных размеров, легко разрывается от небольшого движения воды. Трубочатые формы в защищенных местообитаниях также более широкие, раздутые, так что верхняя часть слоевища плавает на поверхности. И наоборот, растения из прибойных мест гораздо мельче, с более узким и более изрезанным слоевищем. У трубочатых форм полость уменьшается за счет сближения стенок слоевища, так как наличие полости на прибое приводило бы к легкому разрушению растения. С возрастанием степени прибойности у ряда организмов увеличиваются размеры клеток с поверхности и уменьшается общая толщина пластины. Подобные изменения в организации растений происходят и с увеличением глубины. Кроме того, с глубиной меняется освещенность, поэтому растения самых мелководных участков (пологая литораль в куту губ) отличаются более светлой окраской. Растения, живущие на прибойных местах, а также у верхней границы литорали и в супралиторали, характеризуются менее развитым ветвлением и мелкоклеточностью.

Ряд признаков меняется по мере изменения сапробности воды. В водах загрязненных (в которых загрязнение сопровождается и явлениями застойности) по сравнению с чистыми растения отличаются наиболее интенсивной окраской, широким слоевищем и мелкоклеточностью (табл. 2). Тот же вывод подтверждается данными табл. 3 (см. стр. 84): клетки с поверхности у *E. intestinalis* f. *saprobia* из полисапробных условий в среднем  $10.9 \times 8.7$  мкм, из мезосапробных —  $13.7 \times 10.0$  мкм.

Таблица 2

Средние размеры клеток *E. prolifera* в Белом море

Таксон	Чистые местообитания	Загрязненные и застойные местообитания	Достоверность различий по длине клеток ( <i>t</i> )
	мкм		
<i>f. prolifera</i> . . . . .	$17.7 \pm 0.62 \times 13.9 \pm 0.52$	$15.7 \pm 0.54 \times 11.8 \pm 0.51$	2.66
<i>f. simplex</i> . . . . .	$16.7 \pm 0.88 \times 12.3 \pm 0.78$	$14.0 \pm 0.70 \times 11.3 \pm 0.51$	2.21

Примечание. *t* определялась по формуле  $t = \frac{d}{Sd}$ , где *d* — разница между средними арифметическими двух групп, а *Sd* — средняя ошибка этой разницы (Рокицкий, 1964, стр. 98) при принятом необходимом уровне значимости 0.05.

Количество примеров биотопической изменчивости можно было бы увеличить. Все эти изменения проявляются как непосредственная реакция на условия местообитания и сходны у большинства организмов, поэтому не могут служить достаточным поводом для их таксономического оформления. Кроме того, даже в одном микростроении растения неидентичны. В одной и той же пробе можно найти растения мелкие и крупные, узкие и широкие, простые и в разной степени разветвленные и т. д. Особенно ярко эта изменчивость прослежена на виде *E. clathrata* subsp. *asiatica*, у которого довольно резкие различия между широкими слабо-разветвленными растениями и узкими многократно разветвленными нельзя в ряде случаев объяснить не чем иным, как только индивидуальными отличиями.

Когда отдельные популяции того или иного вида, приуроченные к определенным условиям среды, отличались по целому комплексу признаков, причем различия эти были достаточно заметными и постоянными, они выделялись как таксономические формы.

Географическую изменчивость ульвовых водорослей можно иллюстрировать примерами прерывистой изменчивости. В некоторых случаях в пределах вида нами выделены подвиды, которые отличаются друг от

друга как морфологически, так и географически (*Monostroma grevillei* subsp. *japonicum*).

Кроме того, у *U. fenestrata* была прослежена клинальная географическая изменчивость по признаку размеров клеток с поверхности. Статистически было выявлено, что происходит постепенное уменьшение размеров клеток с юга на север. Влияние температуры на степень выражения этого признака было подтверждено тем, что та же закономерность наблюдалась при изменении температуры в течение года от летних месяцев к зимним (подробнее см. стр. 71).

Наблюдаемая изменчивость признаков, которые издавна считались таксономическими у ульвовых водорослей, приводит к следующим заключениям.

Ульвовые водоросли — очень пластичные организмы. Наличие разнообразных аспектов индивидуальной изменчивости зачастую затемняет закономерности экологической и географической изменчивости, которые в данной группе водорослей относятся преимущественно к разряду статистических. Вследствие простоты организации ульвовых число таксономических признаков весьма мало, да и те в своем большинстве — количественные. Учитывая это, при определении видов необходимо анализировать весь облик водорослей (т. е. группу признаков) в целом, а только применительно к облику, а не к отдельным признакам можно говорить о наличии или отсутствии хиатуса между группами организмов.

В природе, по-видимому, существует гораздо меньше видов ульвовых водорослей, чем описано в настоящее время в литературе, и каждый вид намного крупнее и полиморфнее. Наша точка зрения приближается к точке зрения Чэпмана (Chapman, 1954), но полностью не совпадает с ней. Чэпман предлагает очень сильное «укрупнение». Так, например, он считает, что у *Enteromorpha* существует всего 5—6 линейевских видов, а остальные представляют их формы и варианты. Тенденция «укрупнения» прослеживается в работах Блиндина, всесторонне изучавшего объект. Гораздо труднее согласиться с мнением Данжара (Dangeard, 1958, 1962), сторонником «дробительства», который описывает множество новых видов на основе морфологии, так же как и особенностей размножения и развития, наблюдаемых в культуре.

Следует остановиться также на том факте, что степень выражения ряда признаков меняется в разных частях слоевища. В зоне деления и в ветвях клетки обычно мельче, в верхней части таллома они увеличиваются; перед плодоношением увеличиваются и округляются, так что явственнее выступают межклетники. Толщина слоевища уменьшается от основания к вершине, несколько увеличиваясь при плодоношении. Число пиреноидов в основании слоевища обычно больше, а в зоне роста — меньше, чем по всему слоевищу; перед плодоношением пиреноиды становятся плохо различимыми. Расположение клеток всегда более правильное в узких частях растения и в молодых растениях.

Характер клеток слоевища может меняться и вне зависимости от зоны роста. Например, клетки одних ветвей могут быть более крупными по сравнению с другими; у пластинчатых форм клетки отдельных участков слоевища могут очень сильно отличаться размерами. Например, у *Ulva* это отчасти объясняется явлением авторегуляции числа хромосом, когда гаплоидные и диплоидные клетки располагаются рядом. Когда растение вегетирует лежащим на грунте, очень часто клетки одной поверхности отличаются от клеток другой (например, у *Enteromorpha prolifera*, *Ulva fenestrata* и др.), а клеточные слои имеют разную толщину. Все эти замечания следует иметь в виду при определении представителей порядка *Ulvales*.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Порядок *ULVALES* Blackm. et Tansl.

Blackman a. Tansley, 1902: 136.

Порядок включает водоросли с паренхимным типом строения, имеющие различную форму слоевища: двухрядную нитчатую, пластинчатую, мешковидную. Слоевище простое или разветвленное. Растения прикрепленные; органом прикрепления служит клеточная подошва первичного происхождения или ризоидная — вторичного. Слоевище дифференцировано на ризоидную, вегетативную и плодоносящую части, хотя и в слабой мере, поскольку любая клетка слоевища, кроме ризоидной, потенциально может стать плодоносящей. Рост на ранних стадиях развития апикальный и интеркалярный, позднее только интеркалярный, диффузный.

Клетки плотно прилегают друг к другу или рыхло расположены в межклеточном веществе. Клеточные оболочки тонкие или утолщенные. Хлоропласт один, пластинчатый, различной конфигурации, пристенный. Клетки одноядерные, за исключением ризоидных клеток некоторых представителей порядка, ядро занимает центральное положение. Вакуоль, как правило, одна. Вегетативное размножение посредством образования дополнительных проростков из клеток базального диска и пролификаций из клеток слоевища.

Бесполое размножение 2- или 4-жгутиковыми зооспорами или апланоспорами.

Половое размножение 2-жгутиковыми гаметами; половые растения, как правило, двудомные. Половой процесс изогамный или анизогамный. Зигота, так же как и зооспоры, может переживать неблагоприятные условия в течение длительного времени, сохраняя жизнеспособность. Гаметы способны к партеногенетическому развитию. Определение пола генотипическое.

Характерна изоморфная или гетероморфная смена форм развития; в последнем случае одна из форм представлена одной клеткой или микроскопической стелющейся структурой. Половая или бесполовая форма развития может вторично редуцироваться. Как правило, смена форм развития сопровождается диплогаплоидным цитологическим циклом. Редукционное деление происходит перед образованием зооспор.

Организмы пресноводные и морские, широко распространены в прибрежной полосе Мирового океана.

В морях СССР порядок *Ulvales* представлен 4 семействами, 9 родами, 26 видами и 18 внутривидовыми таксонами.

- I. Слоевище нитчатое, состоящее из 2 рядов прямоугольных клеток. Пиреноидов несколько . . . . . *Percursaria percursa* (стр. 63).
- II. Слоевище грубчатое, 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. Слоевище всегда простое, до 4 мм ширины . . . . . Род *Capsosiphon* (стр. 58).
    - A. Клетки округлые, крестообразно делящиеся, 5—16 мкм в диам., на одном и том же растении резко отличающиеся по величине. Группы клеток по 2—4 расположены четкими, легко отделимыми продольными сериями по всему слоевищу . . . . . *Capsosiphon fulvescens* (стр. 59).
    - B. Клетки округлые или овальные, 7—18×5—13 мкм, беспорядочно расположенные. Группы клеток прослеживаются лишь в нижней части слоевища . . . . . *Capsosiphon groenlandicus* (стр. 60).
      - a. Клетки с поверхности в верхней части слоевища 7—11×5—10 мкм . . . . . *Capsosiphon groenlandicus* f. *groenlandicus* (стр. 61).
      - б. Клетки с поверхности в верхней части слоевища 11—18×8—13 мкм . . . . . *Capsosiphon groenlandicus* f. *magnicellularis* (стр. 62).
    - B. Клетки 4-угольные, почти квадратные, мелкие, 4—8(11)×3—6(8) мкм, расположенные группами по 2—4 по всему слоевищу; продольные серии выражены не четко. В основании слоевища часто однорядное . . . . . *Capsosiphon aureus* (стр. 59).
  2. Клетки расположены плотно и групп не образуют. Слоевище разветвленное или простое.
    - A. Клетки с поверхности 5—11(14) мкм в диам., беспорядочно расположенные . . . . . Род *Blidingia* (стр. 49).
      - a. На поперечном срезе внутренние клеточные оболочки сильно утолщенные, до 10—60 мкм, слоистые . . . . . *Blidingia chadefaudii* (стр. 53).
      - б. На поперечном срезе внутренние клеточные оболочки не утолщенные или утолщенные незначительно, до 1.5—9 мкм . . . . . *Blidingia minima* (стр. 49).
        - α Слоевище простое или с редкими ветвями первого порядка в нижней части . . . . . *Blidingia minima* f. *minima* (стр. 50).
        - β Слоевище с ветвями первого и второго порядков, в узких веточках клетки расположены рядами . . . . . *Blidingia minima* f. *subsalsa* (стр. 51).
    - B. Клетки с поверхности 10—30 (60) мкм в диам., расположенные рядами или беспорядочно . . . . . Род *Enteromorpha* (стр. 80).
      - a. Пиреноид один.
        - α Слоевище простое или с одиночными ветвями.
          - + Клетки с поверхности в основании слоевища (сразу над ризоидными) неправильно многоугольные или округлые, расположенные беспорядочно по всему слоевищу, включая основание . . . . . *Enteromorpha intestinalis* (стр. 83).
          - Клетки с поверхности в основании слоевища неправильно многоугольные, длина их относится к ширине как 1.7—1.8. Растет в сильно опресненных условиях . . . . . *Enteromorpha intestinalis* f. *intestinalis* (стр. 83).

- ○ Клетки с поверхности в основании слоевища округлые, длина их относится к ширине как 1.2—1.3. Растет в солоноватоводных загрязненных условиях . . . . . *Enteromorpha intestinalis* f. *saprobia* (стр. 86).
- ○ ○ Клетки с поверхности в основании слоевища округлые, длина их относится к ширине как 1.5. Растет в условиях нормальной солености . . . . . *Enteromorpha intestinalis* f. *murmanica* (стр. 86).
- ++ Клетки с поверхности в основании слоевища (сразу над ризоидными) почти квадратные или прямоугольные, редко неправильно многоугольные, расположенные рядами, по крайней мере в нижней части слоевища.
  - Клетки в нижней части слоевища (выше ножки) не вытянутые, расположение клеток рядами прослеживается лишь в самой нижней части растения. Ризоиды развиты слабо. Ножка длинная, спирально закрученная . . . . . *Enteromorpha prolifera* f. *simplex* (стр. 99).
  - ○ Клетки в нижней части слоевища вытянутые, расположение клеток рядами прослеживается на большей части слоевища. Ризоиды заметно развиты. Ножка не закручивается спирально . . . . . *Enteromorpha linza* (стр. 90).
- β Слоевище разветвленное.
  - + Клетки округло-многоугольные, расположенные беспорядочно по всему слоевищу . . . . . *Enteromorpha intestinalis* f. *ramosa* (стр. 88).
  - ++ Клетки 3—5-угольные, в широких ветвях неправильной формы, в тонких почти квадратные или прямоугольные, в среднем 14—18×11—14 мкм. Расположение клеток рядами прослеживается лишь в основании слоевища и в тонких ветвях . . . . . *Enteromorpha prolifera* f. *prolifera* (стр. 94).
  - +++ Клетки прямоугольные и квадратные, в среднем 19—24×12—15 мкм, расположены четкими продольными рядами по всему слоевищу, нарушаемыми лишь в самых широких частях основной оси . . . . . *Enteromorpha ahlneri* (стр. 100).
- б. Пиреноидов несколько.
  - α Слоевище разветвленное.
    - + Клетки в основании слоевища округло-многоугольные, расположенные беспорядочно, за исключением очень тонких растений, крупные, в среднем 38×23.8 мкм . . . . . *Enteromorpha clathrata* (стр. 101).
      - В европейских морях СССР . . . . . *Enteromorpha clathrata* subsp. *clathrata* (стр. 103).
      - ○ В азиатских морях СССР . . . . . *Enteromorpha clathrata* subsp. *asiatica* (стр. 104).
    - ++ Клетки в основании слоевища прямоугольные, редко неправильно многоугольные, расположенные рядами, более мелкие, 17—40×13—25 мкм.
      - Клетки в верхней половине слоевища 13—19×12—15 мкм. Пиреноидов 1—3. 2—3 пиреноида в 30—70% клеток . . . . . *Enteromorpha flexuosa* (стр. 108).
      - ○ Клетки в верхней половине слоевища 10—15×8—12 мкм. Пиреноидов 1—3. 2—3 пиреноида в 10—30% клеток . . . . . *Enteromorpha jugoslavica* (стр. 110).

- ○ ○ Клетки в верхней половине слоевища 12—25×8—16 мкм. Пиреноидов обычно 3—4, реже 5—6. Пресноводный вид . . . . . *Enteromorpha pilifera* (стр. 111).
- β Слоевище простое или с одиночными ветвями, 0.5—4 см ширины.
  - + Слоевище пузыревидное, иногда с пролификациями. Растет в лиманах . . . . . *Enteromorpha maecotica* (стр. 107).
  - ++ Слоевище уплощенное, с ровными краями, с одиночными ветвями. Клетки с округлыми углами и несколько утолщенными оболочками . . . . . *Enteromorpha clathrata* subsp. *asiatica* (стр. 104).
  - +++ Слоевище плоское, с волнистыми краями, всегда простое. Клетки угловатые, с тонкими оболочками . . . . . *Enteromorpha perestenkoae* (стр. 106).
- III. Слоевище пластинчатое, в виде цельного или разорванного мешка или воронкообразное на трубчатой ножке.
  1. Слоевище двухслойное, пластинчатое, грубое, неправильной формы . . . . . Род *Ulva* (стр. 65).
    - А. В азиатских морях СССР . . . . . *Ulva fenestrata* (стр. 70).
    - Б. В северных морях европейской части СССР . . . . . *Ulva lactuca* (стр. 68).
    - В. В Черном море . . . . . *Ulva rigida* (стр. 69).
  2. Слоевище однослойное, пластинчатое, в виде цельного или разорванного мешка или воронкообразное на трубчатой ножке.
    - А. Клетки с поверхности слоевища средних размеров, 8—27×6—20 мкм.
      - а. Слоевище пластинчатое, на цилиндрической ножке, 1—3 мм высоты, грубое, при высушивании буреет. Клетки плотно расположенные, с 2—6 пиреноидами . . . . . Род *Ulvaria* (стр. 74).
        - α В европейских морях СССР . . . . . *Ulvaria obscura* (стр. 79).
        - β В азиатских морях СССР . . . . . *Ulvaria splendens* (стр. 77).
      - б. Слоевище пластинчатое от самого основания, нежное, волнистое по краю. Клетки более или менее рыхло расположенные, с 1 пиреноидом, вдоль продольной оси слоевища крупнее краевых . . . . . Род *Protomonostroma* (стр. 55).
        - α Толщина пластины в верхней части 16—40 мкм. Различия между клетками средней зоны и краевыми прослеживаются высоко по слоевищу . . . . . *Protomonostroma undulatum* f. *undulatum* (стр. 57).
        - β Толщина пластины в верхней части 8—27 мкм, различия между клетками средней зоны и краевыми исчезают уже в нижней половине растения . . . . . *Protomonostroma undulatum* f. *farlowii* (стр. 57).
    - в. Слоевище в виде цельного или разорванного, часто до основания, мешка . . . . . Род *Monostroma* (стр. 38).
      - α Клетки круглые или овальные, рыхло расположенные. Ризоидные клетки овальные или булабовидные, незначительно вытянутые, 13—40×10—22 мкм.
        - + Клетки с поверхности в верхней части 8—14×6—12 мкм. Внешние поверхности клеточных оболочек на поперечном срезе очень сильно утолщены, имеют слоистое строение и ориентированы под углом к поверхности . . . . . *Monostroma crassidermum* (стр. 44).
        - ++ Клетки с поверхности в верхней части 13—27×13—22 мкм, с толстыми оболочками. Внешние поверх-

ности клеточных оболочек на поперечном срезе могут слоисто утолщаться, но не достигают размеров предыдущего вида и всегда ориентированы перпендикулярно поверхности слоевища. Эпифит . . . . .

*Monostroma grevillei* subsp. *japonicum* (стр. 43).

β Клетки 4—6-угольные, угловатые или округлые, более или менее плотно расположенные. Ризоидные клетки заметно вытянутые, с параллельными боковыми стенками, 25—140 × 15—30 мкм, укорачиваются вверх по слоевищу постепенно или резко . . . . .

*Monostroma grevillei* subsp. *grevillei* (стр. 39).

Б. Клетки с поверхности слоевища мелкие, 5—8 × 4—6 мкм . . . . . Род *Kornmannia* (стр. 45).

а. Слоевище прикрепленное.

α В нижней половине слоевище узкотрубчатое, в верхней — широколопастное. Ризоиды отсутствуют. В основании слоевища хорошо выражена зона сильно удлинённых клеток с параллельными боковыми стенками. На камнях . . . . .

*Kornmannia leptoderma* f. *leptoderma* (стр. 46).

β Слоевище воронкообразное с сильно волнистыми узкими лопастями. Ризоиды имеются. Зона удлинённых клеток в основании слоевища выражена в меньшей мере и не всегда. Эпифит . . . . .

*Kornmannia zostericola* (стр. 47).

б. Слоевище лишённое основания, растёт на мидиевых щётках . . . . .

*Kornmannia leptoderma* f. *mytilicola* (стр. 46).

#### Семейство MONOSTROMATACEAE Kunieda ex Suneson

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

Слоевище трубчатое, мешковидное и однослойно-пластинчатое. Расположение клеток в межклеточном веществе более или менее рыхлое или сближенное. 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.

Род MONOSTROMA Thur.

Thuret, 1854 : 29; Parenfuss, 1960 : 315; Bliding, 1968 : 596. — *Ulvopsis* Gaugl, 1964 : 2151; 1965 : 630. — Non *Monostroma* Thur. emend. Gaugl, 1965 : 635.

Тип. *M. bullosum* (Roth) Thur.

Макроскопическое слоевище вначале мешковидное, позднее разрастается и становится однослойным пластинчатым. Базальный диск — первичное образование клеточного строения; в прикреплении растений дополнительно участвуют ризоиды, берущие начало от клеток нижней части слоевища. Клетки 8—27 мкм в диаметре, располагаются в межклеточном веществе рыхло или сближенно. Хлоропласт с одним, реже 2—3 (5) отчетливо видимыми пиреноидами. Размножение бесполое и половое. Гаметы выходят через отверстие овальной или звездчатой формы.

Характерна гетероморфная смена форм развития. Гаметофит — макроскопический пластинчатый, спорофит — одноклеточный. Содержимое клетки спорофита делится с образованием зооспор или непосредственно многоклеточного диска. 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 и 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 эта группа сборная, и к роду *Monostroma* следует относить только те формы, которые имеют строение и развитие, общее с видом *Monostroma bullosum* (Roth) Thur.

*Monostroma grevillei* (Thur.) Witt.

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

Слоевище 1—100 см высоты, ярко- или бледно-зеленое; на мешковидной стадии удлинённо-булавовидное, часто энтероморфообразное; разрываясь, становится воронкообразным или неправильно лопастным, пластинчатым. Слоевище нежное, плотно прилипает к бумаге при высушивании. Клетки с поверхности в ризоидной зоне удлинённо-овальные или веретеновидные, часто сильно вытянутые, 25—140 × 15—30 мкм, постепенно переходящие в ризоидные отростки. Ризоидная зона развита в разной мере и нечетко отграничена 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. Оболочки клеток, обращенные к поверхностям слоевища, тонкие или заметно утолщенные, слоистые, расположенные перпендикулярно поверхности слоевища. Клетки на поперечном срезе прямоугольные или овальные, 7—30 мкм высоты; высота их меньше ширины, равна ей или до 2—3 раз больше. При плодоношении клетки округляются, клеточные оболочки выступают явственнее, межклетники увеличиваются.

Растет на литорали и в верхней части sublиторали разной степени прибойности на камнях и водорослях; выносит опреснение и загрязнение. Широко представлен в северных морях европейской и азиатской частей СССР. Проникая в Японское море, видоизменяется. Поскольку изменение ряда признаков в данном случае можно объяснить влиянием географических условий, япономорская популяция выделяется нами в подвид subsp. *japonicum*.

Subsp. *grevillei* (табл. I, 1—7; II, 1—9; III, 1—6; IV, 1—9).

*Monostroma grevillei* (Thur.) Wittrock, 1866 : 57, tab. 4, fig. 14; Kellman, 1883 : 298; Е. Зинова, 1912 : 211, рис. 2—4; 1928a : 11; 1929 : 65; 1933 : 11; 1954б : 315; 1954в : 266; Nagai, 1940 : 17, tab. 1, fig. 29, 30; Kornmann, 1962b : 195, fig. 1—5; Kornmann u. Sahling, 1962 : 303, fig. 1; Возжинская, 1964 : 419; Виноградова, 1967 : 127, рис. 6—9; Bliding, 1968 : 602, fig. 39—41. — *M. grevillei* f. *typica*, f. *vahllei*, f. *arctica*, f. *intestiniiformis* Rosenvinge,

1893 : 946, fig. 50—52. — *M. arcticum* Wittrock, 1866 : 44, tab. 2, fig. 8; Е. Зино́ва, 1912 : 211; 1928а : 11; 1933 : 12; 1954а : 368; N a g a i, 1940 : 18, tab. 1, fig. 31, 32; T o k i d a, 1954 : 61, tab. 5, fig. 14—17; tab. 7, fig. 1—7; K o r n m a n n u. S a h l i n g, 1962 : 305, fig. 1—4; B l i d i n g, 1968 : 606, fig. 42, 43. — *M. vahlii* J. A g a r d h, 1883 : 109, tab. 3, fig. 84—89; Е. Зино́ва, 1954б : 315. — *M. saccoideum* K j e l l m a n, 1883 : 296, tab. 28, fig. 1—10; Е. Зино́ва, 1954б : 315. — *M. cylindraceum* K j e l l m a n, 1883 : 295, tab. 30. — *M. angicava* K j e l l m a n, 1883 : 287, tab. 29; T o k i d a, 1954 : 62; tab. 5, fig. 3—6; tab. 11, fig. С. — *Enteromorpha grevillei* T h u r e t, 1854 : 25. — *Ulvopsis grevillei* (Thur.) G a u r a l, 1964 : 2151; 1965 : 630, fig. 1, tab. 3, В, С; 1966 : 183, tab. 13.

Слоевище до 100 см высоты; мешковидная стадия 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 удлинённые, 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, сближенно расположенные, иногда собранные в группы по 2—4. Толщина пластины в нижней части слоевища 18—50 (65) мкм, в верхней — 12—40 мкм. Высота клеток на поперечном срезе 7—20 мкм. Оболочки клеток, обращенные к поверхностям слоевища, тонкие или утолщенные.

Растет преимущественно в среднем горизонте литорали разной степени прибойности. На прибойных скалистых берегах растения обычно небольших размеров (1—15 см высоты), в кутовых участках бухт на песчано-каменистом грунте достигают 1 м длины. Легко выносит опреснение и загрязнение. Не выносит обсыхания, поэтому растет в литоральных лужах и ваннах, там, где во время отлива держится вода. На Мурмане и в Белом море очень редко является эпифитом, в азиатских морях эпифитизм *M. grevillei* subsp. *grevillei* — более распространенное явление.

П р и м е ч а н и е. Ряд анатомических признаков подвида, как показало сравнительное изучение мурманского материала (см. подробно: Виноградова, 1967б), меняется по сезонам в зависимости от температурного фактора. Весенняя форма, встречающаяся на Мурмане с марта до июня при температуре от 0 до 5,5° С, отличается от летней меньшей толщиной пластины (в среднем 18,7 мкм в верхней части) и наличием над ризоидными клетками широкой (до 3—4 см) зоны сильно удлинённых с параллельными боковыми стенками клеток, постепенно укорачивающихся к вершине. У летней формы, растущей на Мурмане с июня по октябрь при 5—10° С, средняя толщина пластины в верхней части 24,2 мкм. Клетки в нижней части слоевища не достигают размеров клеток весенней формы и укорачиваются по направлению вверх более резко. Крайней формой является полное отсутствие вытянутых клеток. В этом случае над ризоидными клетками располагаются 4—5-угольные клетки 13—21×12—26 мкм. Закономерность в изменчивости, выявленная у *M. grevillei* subsp. *grevillei* на Мурмане, сохраняет свою силу и в других частях ареала, хотя в каждом конкретном местообитании географические и экологические условия накладывают на нее свой отпечаток. Беломорская летняя форма имеет то же строение клеток, что и мурманская, но отличается меньшей толщиной пластины (в среднем 19,4 мкм в верхней части) за счет слабого утолщения слизистого слоя. В отличие от Мурмана в Белом море *M. grevillei* — редкий вид, растения мелкие, 2—12 см высоты.

На Дальнем Востоке зависимость строения *M. grevillei* subsp. *grevillei* от температуры подтверждается, однако отсутствие полного и равноценного сезонного материала в каждой точке побережья не дает возможности проследить ее достаточно четко.

На однолетние организмы, заканчивающие вегетацию в течение короткого времени, часто влияют не многолетние средние, а конкретные температуры в момент роста. Популяция *M. grevillei* subsp. *grevillei* на литорали зал. Креста (Берингово море) в августе 1968 г. характеризовалась растениями с признаками летней и весенней форм. Температура воды в заливе в это время была около 10° С, но в месте сбора, вследствие длительных дождей, усилился пресный сток, охладивший морскую воду до 5° С. Поскольку охлаждение было довольно длительным, молодые растения популяции обладали признаками весенней формы, а более старые — летней. По мере продвижения на юг в структуре признаков у *M. grevillei* наблюдается преобладание летней формы.

Поскольку весенняя и летняя формы сохраняют одинаковое общее строение и связаны переходами, их нельзя считать отдельными видами. Как указывалось ранее (Виноградова, 1967б), весенняя форма хорошо согласуется с описанием *Monostroma grevillei* (Thur.) Witt., а летняя — с *M. arcticum* Witt. (Wittrock, 1866). Интересно подчеркнуть, что Виттрок указывает для *M. grevillei* сроки произрастания в Северной Норвегии с марта по июнь, а для *M. arcticum* — с июня по октябрь. Это дает нам основание считать, что *M. arcticum*, описанная из летней флоры Северной Норвегии, является лишь летним поколением *M. grevillei*.

Видовая самостоятельность *M. arcticum* Witt. отрицается многими специалистами, тем не менее этот вид продолжает фигурировать в литературе. В последнее десятилетие в понятие вида *M. arcticum* начали вкладывать новый смысл, отделяя его от *M. grevillei* на основе особенностей размножения. При изучении в культуре (Kornmann u. Sahling, 1962; Bliiding, 1968) было обнаружено, что растения, не отличимые от *M. grevillei* морфологически и растущие рядом с ней, обладают иным способом размножения. У них отсутствовала копуляция гамет и образование одноклеточного спорофита, а мешковидный таллом размножался в течение ряда поколений нейтральными 2-жгутиковыми клетками. Блиндинг рассматривает эти клетки как гаметы, потерявшие способность к копуляции. По мнению указанных авторов, отклонения в цикле развития (у *M. grevillei* наблюдается смена мешковидного гаметофита и одноклеточного спорофита) вызваны присутствием другого вида, который они называют *M. arcticum*. Этот вывод вызывает ряд возражений. С одной стороны, вряд ли законно использовать в данном случае название *M. arcticum*, поскольку *M. arcticum*, в понимании Блиндинга (Bliiding, 1968), обладает морфологическими признаками как *M. grevillei*, так и *M. arcticum* Виттрока, а размножение типового материала остается неизвестным. С другой стороны, анализ всех имеющихся данных по биологии и распространению *M. grevillei* не позволяет считать данные особенности размножения признаком, достаточным для выделения вида. Для роста и созревания спорофита и гаметофита *M. grevillei* требуются определенные температурные условия. Рост мешковидного слоевища происходит в диапазоне температур от 3 до 14° С. Поэтому в южных частях своего ареала в Атлантике (Франция) вид растет весной и при повышении температуры пропадает, тогда как в северных районах Атлантики сохраняется в течение всего лета. Образование одноклеточного спорофита и рост связаны с более высокими температурами (15° С в культуре), однако созревание его происходит при 3—5° С (Jónsson, 1968). В Гренландии, Норвегии, на Мурмане и в других северных районах *M. grevillei* растет с весны до осени без перерыва, причем плодоносящие экземпляры наблюдаются с апреля

по август (Мурман) при температуре от 3 до 10° С. Логично предположить, что при определенной температуре, неблагоприятной для роста одноклеточной формы развития, *M. grevillei* может давать ряд агамных поколений; при этом приуроченные к лету отличаются от развивающихся весной по ряду признаков. Примеры разнообразия способов размножения у одного и того же вида в зависимости от экологических и географических условий нередки у зеленых водорослей (Arasaki a. Shihira, 1959; Jónsson, 1963; Bliding, 1968, и др.).

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Мурман.** Мотовский зал., Русская Лапландия, 1840 Бер, как *M. grevillei* и *M. arcticum*. — Кольский зал.: о-в Седловатый, 11 VII 1932 Киреева; Пала губа, окрестн. Мурман. биол. станции, 25 VI 1909 ЕЗ, как *M. grevillei*; Корабельная бухта, 24 VII 1909 ЕЗ, как *M. arcticum*. — О-в Кильдин: 15 VIII 1927 Савич; 7 VII 1941 ЕЗ, как *M. arcticum*. — Терiberка, устье реки, лит., 12 V 1925, как *M. grevillei*. — Губы Дальнезеленецкая, Ярышная, Плохие Чевры, многочисленные сборы в 1958, 1960, 1961 гг. в течение III—VIII кв. — Рында, у Разбойной горы, верх. гор. лит., 7 VI 1925 ЕГ, как *M. grevillei*. — **Чешская губа**, мыс Бармин, 1841 Рупрехт, как *M. arcticum*. — **Белое море.** Сосновка, лужа в верх. лит., 23 VII 1938 АЗ. — Пялка: р. Пялка, 16 VII 1938 АЗ; заливчик за тоней, илесто-песчаный грунт, 17 VII 1938 АЗ. — Кандалакшский зал., губа Чупа: мыс Левин Наволок, сублит., 10 III 1961 БС; Луды, лужи лит., 20 VII 1967 КВ; Красный мыс, пояс *F. vesiculosus*, 25 VII 1967 КВ. — О-в Жижгин, 1928 ЕЗ, как *M. arcticum*. — Соловецкие о-ва. Пертоминский монастырь, Песьи Луды, Унская губа, 1916 ЕЗ, как *M. arcticum*; о-в Песьи Луды, лит., песок, 1918 ЕЗ, как *M. arcticum*; о-в Соловки: бухта Благополучия, 23 VI 1955 АК; между Овсяной и мысом Ребалда, нижн. гор. лит., песок, 28 VIII 1955 АК; Ребалда, севернее мола, 16 VI 1956 АК; о-в Анзер, губа Троицкая, ванны лит., 1 VII 1956 АК, южный берег, 13 VIII 1967 КВ. — **Берингово море.** Материковое побережье. Бухта Провидения, у мыса Лихачева, лит., 16 VII 1968 КВ. — Зал. Креста, Эгвекинот, ср. гор. лит., 6 VIII 1968 КВ. — **Командорские о-ва.** О-в Беринга: Орлов риф, нижн. часть ср. гор. лит. и в биоценозе *Corallina* и *Lithophyllum*, 5 IV 1931 ЕГ, как *M. crassiuscula*; Входной риф и риф у питомника, в каменных ямах, верх. часть лит., 1931 ЕГ, как *M. grevillei* f. *vahllei* и как *M. crassiuscula*. — **Вост. Камчатка.** Мыс Жупанова, ст. 509 Спасский; 23 IV 1935 Спасский, как *M. arcticum*. — Авачинский зал.: №№ 4988, 4989, 4991, 5040, V 1909 Савич; Раковый маяк, V 1909 Савич; лагуна у Тарьинской бухты, 21 VI 1908 Раменский, как *M. grevillei*; Петропавловск, VII 1848 Вознесенский, как *Ulva lactuca*. — **Охотское море.** Бухта Нагаева, галечно-песчаная лит., 20 и 31 VII 1957 ВВ. — Аян, 9 VII 1957 ВВ. — Бол. Шантар: мыс Бол. Анаур, ванны за грядой рифов, ср. лит., 14 VIII и 12 IX 1957 ВВ; губа Якшина, верх. лит., 14 VIII 1957 ВВ; мыс Филиппа, скалы лит. и сублит., 15 VIII 1957 ВВ; мыс Базисный, ванны скалистой прибойной лит., 15 VIII 1957 ВВ. — О-в Сахалин. Пост Дуэ, 3 VI 1870 Рейнгардт, как *M. grevillei*. — Лагуна Буссе, гл. 2 м, на *Coccophora*, 28 V. — **Курильские о-ва.** О-в Парамушир. Бухта Шелихова: песчаный пляж близ ручья, сб. 7 и 21 VI 1955 Овчинникова; ванна, 1955 В. Короткевич; лит. перед домом, 16 VII 1955 В. Короткевич; ст. 6, 21 VI 1955 Овчинникова. — Северо-Курильск, ст. 2, 10 VI 1955 и ст. 3, 11 VI 1955 В. Короткевич. — О-в Шикотан. Бухта Крабовая: риф у Сфинкса, 8V 1955 ОК; мыс Ближний входной, нижн. и ср. гор. лит., 5 II, 23 III, 7 и 21 IV, 6 V 1955 ОК; разрез III, сб. 2, ср. гор. лит., 8 IV 1955 ОК; мыс Южной входной, 23 V 1955; риф у Пальца, 23 IV, 7 и 24 V 1955 ОК; мыс Ближний Брекчиевый, лит., 5 II, 23 III, 7 IV 1955 ОК. — **Япон-**

**ское море.** Материковое побережье. Совгавань, маяк Красный партизан, до гл. 2 м, 5 VI 1968 ВМ. — Мыс Путятина, 4 VI 1968 ВМ; гл. 0.5—1.5 м, на *Tichocarpus*, 6 VI 1968 ВМ. — Бухта Преображения, 2 I 1933 Кардакова. — О-в Петрова, 2 I 1933 Кардакова.

Subsp. *japonicum* Vinogr. subsp. nov. (табл. V, 1—8).

*Monostroma grevillei* auct. non Wittr.: Е. Зинова, 19286 : 28; N o d a, 1962 : 84, fig. 4. — *M. crispatum* auct. non Kjellm.: Е. Зинова, 19286 : 28. — *M. angicava* auct. non Kjellm.: N o d a, 1962 : 85, fig. 6, 7.

Frons sacciformis vel in lobos dissecta, margine undulata. Cellulae rhizoidales a facie ovoidales, 27—40×17—22 μ, rhizoidibus longis praeditae, irregulariter dispositae, superiores 13—27×13—22 μ membrana crassa, solitariae vel binae-ternae. Lamina 21—81 μ crassa. Membranis cellularum ad faciem spectantibus multo crassioribus, stratosi.

Planta praecipue epiphytica in locis apertis ed pro parte a ventis defensis; in parte inferiore zonae litoralis et in zona sublitorali. Mare Japonicum — sinus Petri Magni.

T y p u s. Mare Japonicum, sinus Poseta, peninsula Gamovii, promontorium Grotty dictum, in ejectione; in *Coccophora* 22 V 1968, V. Makienko. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A subsp. *grevillei* lobis margine undulatis, cellulis a facie aliter formati, lamina crassiore necnon membranarum cellularum in sectione transversali stratosi differt.

Слоевиде до 15 см высоты, 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, расположенные беспорядочно. 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 толстыми оболочками, расположенные рыхло по одной или по 2—3. Высота пластины в нижней части слоевища 40—81 мкм, в верхней — 21—40 мкм. Высота клеток на поперечном срезе 15—30 мкм. Оболочки клеток, обращенные к поверхностям слоевища, толстые, слоистые. При окрашивании раствором Люголя слоевище легко окрашивается в красно-фиолетовый цвет.

Растет преимущественно как эпифит на водорослях *Coccophora*, *Rhodometela*, *Grateloupia*, *Sargassum* и др., на открытых и полузащищенных местах в нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали.

**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 имеют косога расположения, как у последнего вида. Внешне легко спутать с *Kornmannia zostericola*.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Японское море.** Материковое побережье. О-в Верховского, юго-вост. берег, 17 V 1966 Борисова. — Зал. Посета: кут бухты Троица, гл. 0.4 м, 17 V 1968 ВМ; бухта Троица, 1 VII 1966 ВМ; п-ов Гамова, мыс Гроты, выбросы, на *Coccophora*, 22 V 1968 ВМ; мыс Крейсеров, скалы, пояс *Scytosiphon*, на *Coccophora* и *Polysiphonia*, 30 IV и 30 V 1965 ЛП; бухта Экспедиции, мыс Шелех, 27 IV 1965 ЛП; скалистый мыс скалы Чурхадо, пояс мозаики водорослей, 12 V 1965 ЛП; о-в Фуругельма, пояс *Coralina*, 23 V 1965 ЛП. — Уссурийский зал.: мыс Басаргин, на *Sargassum*, 4 VII 1926 ЕЗ, как *M. grevillei*; гл. 0.5—0.8 м, 11 V 1968 ВМ; бухта

Соболь, 12 V 1926 А. Кузнецов; 8 VI и 6 VII 1926 ЕЗ, как *M. crispatum* и *M. grevillei*; бухта Патрокл, 16 VI 1926 А. Кузнецов, как *M. crispatum*.

**Monostroma crassidermum Tok.** (табл. VI, 1—9).

Токیدا, 1954 : 63, tab. 5, fig. 7—13; tab. 11, fig. D; А. Зинова, 1959 : 148; Возжинская, 1964 : 449. — *Monostroma angicava* auct. non Kjellm.: Токیدا, 1934 : 17.

Слоевиде 1—20 см высоты, зеленое или желто-зеленое, на мешковидной стадии шаровидное или удлинено-яйцевидное с клиновидным основанием, позднее пластинчатое. Форма пластины округлая или неправильно лопастная с пупочковым основанием и с неровно оборванными волнистыми краями. Слоевиде нежное, легко разрушается, плотно прилипает к бумаге при высушивании. Клетки с поверхности в ризоидной зоне булавовидные, незначительно вытянутые, 13—24×10—16 мкм, с узкими и длинными ризоидными отростками, как правило резко ограниченными от клетки. Иногда от одной клетки отходит по 2 ризоида. Ризоидная зона короткая и четко отграничена от остальной пластины. В остальной части слоевища клетки круглые, полукруглые или овальные (очертания внутреннего содержимого более угловатые, чем очертания оболочек), 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. Оболочки клеток, обращенные к поверхностям слоевища, сильно утолщенные, слоистые, косо расположенные, с четко выраженными межклетниками. Клетки на поперечном срезе округлые или овальные, суженные на концах, 8—19×5—14 мкм, чаще 8—11×8—11 мкм; высота их равна ширине или несколько ее превышает (редко до 2 раз). При плодоношении клетки увеличиваются в размерах, 13—20×11—16 мкм, и округляются, резко отличаясь от нижележащих клеток. На поперечном срезе толщина пластины и высота клеток увеличиваются, при этом клетки располагаются не четко в одной плоскости, а беспорядочно.

Размножение вида неизвестно. Наблюдаемые автором 2-жгутиковые клетки являются, вероятно, гаметами. Выходят они через отверстие овальной формы, очертания которого, так же как и оболочки клеток, после выхода гамет различимы с большим трудом.

На Сахалине и на Курильских островах один из широко распространенных видов. Растет 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*. Отмечен в июле—октябре. До сих пор считался эндемиком Сахалина.

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 выражения характерных для него признаков может меняться, и тогда вид становится трудно отличим, с одной стороны, от *Monostroma 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 *M. crassidermum* отличается формой клеток, которые никогда

не бывают прямоугольной формы, как у *M. grevillei*, и косо направленными утолщениями внешних клеточных оболочек.

Распространение (в соответствии с изученными образцами). Берингово море. Олюторский зал., бухта Лаврова, скалистые рифы, лит., 15 VIII 1970 КВ. — Охотское море. Зап. Камчатка, мыс Утколоцкий, лит., 21 VIII 1963 ВВ. — О-в Сахалин. Ивановка, № 310, 13 IX 1954 ВВ. — Антоново: 28 VII 1954 ВВ; гряды, среди *Corallina*, 19 и 28 VII 1966 КВ. — Ясноморск, VIII 1966 КВ. — Шебунино, зона *Phyllospadix*, кораллиновые тротуары, гл. 0.2—0.4 м, 26 VIII 1966 КВ. — Корсаков, лит., 31 VII 1947 ЕГ. — Курильские о-ва. О-в Парамушир, бухта у аэродрома, скала в сев. части, 2 VIII 1955 В. Короткевич. — О-в Итуруп. Зал. Доброе Начало: разр. XVI, сб. 1, 2, 5, 11 VIII 1954 ОК; разр. XVII, сб. 1, 12 VII 1954 ОК; разр. XXIV, сб. 1, 16 VIII 1954 ОК; поселок Иодное, разр. XXV, сб. 5, 17 VIII 1954 ОК. — Зал. Одесский; разр. XX, сб. 1, 14 VIII 1954 ОК; разр. XXI, сб. 1, 15 VIII 1954 ОК; бухта Золотая, разр. XV, сб. 2, 2 VIII 1954 ОК. — Зал. Китовый, разр. XXXIV, сб. 1а и 2, 31 VIII 1954 ОК. — Зал. Касатка, разр. 11а, сб. 1, ванна нижн. гор. лит., 15 VII 1954 ОК; разр. VII, сб. 2, 19 VII 1954 ОК; разр. I, сб. 3, 13 VII 1954 ОК. — Зал. Куйбышевский, разр. XXVI, сб. 1, 26 VIII 1954 ОК; разр. VIII, сб. 1, 20 VII 1954 ОК; разр. XXVII, сб. 1, 27 VIII 1954 ОК. — Бухта Белавина, разр. XXXV, сб. 1 и 2, 1 IX 1954 ОК. — О-в Шикотан, бухта Цыбой, нижн. граница фукусов, 22 VIII 1947 Скарлато. — Японское море. Материковое побережье. У скалы Пещерной между камнями, до гл. 1 м, 11 VIII 1928 Гайл. — Перо руля правого борта РТ-1227, 10 X 1954 Тарасов.

Род KORNMANIA Blid.

Bliding, 1968 : 610.

Тип: *K. leptoderma* (Kjellm.) Blid.

Макроскопическое слоевище однослойное, пластинчатое, с трубчатим основанием. При формировании слоевища из клеток базального диска образуется замкнутая мешковидная или открытая на вершине трубчатая структура, которая позднее разрывается. Базальный диск — первичное образование. Ветвление отсутствует. Клетки мелкие, 5—11 мкм в диаметре, более или менее сближенно расположенные, нередко группами по 4—16 клеток. Хлоропласт — тонкая пластинка с одним крупным, плохо видимым пиреноидом. Размножение бесполое и половое. Споры выходят через округлое отверстие в середине внешней стенки клетки, которое может занимать почти всю поверхность клетки или только часть ее. Гаметы и споры лишены стигмы, не реагируют на свет или отрицательно фототаксичны. Характерна гетероморфная смена форм развития, или половая форма выпадает. Спорофит — пластинчатый, макроскопический, однако созревание его может происходить на стадии стелющихся нитей или базального многослойного диска. Гаметофит представлен многослойным базальным диском. Половое размножение характеризуется изогамией и однодомностью.

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

**Kornmannia leptoderma** (Kjellm.) Blid.

Bliding, 1968 : 611, fig. 44—46. — *Monostroma leptoderma* Kjellman, 1877b : 52, fig. 23, 24.

Слоевиде тонкопластинчатое, светло- или темно-зеленое, прикрепленное, и тогда с хорошо развитой трубчатой нижней частью, или лишнее

основания. Клетки с поверхности в основании слоевища вытянутые, прямоугольные, с параллельными продольными стенками и с прямыми или косыми поперечными перегородками, 30—60×9—11 мкм, расположенные продольными рядами. Ризоиды отсутствуют или имеются единичные, спускающиеся по внешней поверхности слоевища. Выше по слоевищу клетки меняют свою форму: они укорачиваются, становятся ромбовидными или неправильно 4—6-угольными, 11—16×10—11 мкм, расположение продольными рядами нарушается. В средней части слоевища клетки 8—11×8—9 мкм, в верхней 5—8×4—6 мкм, 4-угольные, округлые, расположенные продольными, поперечными или концентрическими сериями. Самые мелкие клетки находятся у края слоевища. Пластина тонкая, 14 мкм толщины в нижней части слоевища и 8—10 мкм — в верхней. Утолщений внешних оболочек не наблюдается. Клетки на срезе округлые, 10—12 мкм высоты в нижней части и 6—8 мкм — в верхней. Перед спорообразованием клетки округляются, толщина пластины увеличивается. Споры образуются по 4 в клетке в верхней части таллома, при этом по краю остается кайма из вегетативных клеток. Размножение только бесполое.

Растет в нижнем горизонте защищенной песчано-каменистой литорали и на мидиевых щетках. Хорошо отличается от других видов внешней формой и мелкоклеточностью.

#### *F. leptoderma* (табл. VII, 1—8).

*Kornmannia leptoderma* (Kjellm.) B l i d i n g, 1968 : 611, fig. 44—46. — *Monostroma leptodermum* K j e l l m a n, 1877b : 52, fig. 23, 24; R o s e n v i n g e, 1893 : 944, fig. 48; J ó n s s o n, 1904 : 63; K o r n m a n n u. S a h l i n g, 1962 : 312, fig. 10—13; В и н о г р а д о в а, 1967b : 125, рис. 4, 5.

Слоевище 15—20 см высоты, светло-зеленое, нежное, характерной формы: нижняя половина таллома узкотрубчатая, верхняя — моностроматическая, состоящая из одной или нескольких лопастей разной величины с волнистыми краями; иногда в месте перехода от трубчатой части к лопастной слоевище скручивается. При высушивании в моностроматической части плотно прилипает к бумаге.

На Мурмане эта форма относится к редким, не образует массовых зарослей и обладает четкой экологией. Она растет в защищенных местах (куты губ) в нижнем горизонте литорали на песчано-каменистом грунте.

П р и м е ч а н и е. В условиях Мурмана плодоносит в конце мая — начале июня, в Гренландии — с мая по июль. На Гельголанде этот вид дает несколько пластинчатых поколений при низких температурах (в культуре 3—4° С), при повышении температуры до 15° С вегетирует в микроскопической нитчатой форме, которая размножается при помощи таких же 4-жгутиковых спор, как и пластинчатое слоевище (Kornmann u. Sahling, 1962). Влиянием температуры, по-видимому, и объясняется поведение вида в разных точках ареала: в Северной Америке (Taylor, 1957) и на Гельголанде растет ранней весной, на Мурмане — весной и ранним летом, в Гренландии сохраняется до июля. Очевидно, остальное время года переживает по типу гельголандских растений в нитчатой форме, которую трудно обнаружить.

Р а с п р о с т р а н е н и е (в соответствии с изученными образцами). Мурман. Губа Дальнезеленецкая, бухта Оскара, 22 IV—27 V 1961, КВ.

#### *F. mytilicola* Vinogr. f. nov. (табл. XI, 1—2).

Frons atro-viridis, facile dilabens, libera.

In mytilis juvenilibus, aeratione copiosa; in sedimentis organicis, mytilis participibus formatis.

Mare Album — sinus Kandalakschensis.

Т у р у s. Mare Album — sinus Kandalakschensis, sinus Rugozerskaja, statio biologica Universitatis Mosquaensis, in parte media zonae litoralis 2 VIII 1967, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A forma typica crescentia libera, fronde teneriore coloratione atroviridi necnon oecologia differt.

Слоевище лишено основания. Вегетируя на молодых мидиевых щетках, фиксируется при помощи биссуса мидий. Слоевище темно-зеленое, нежное, очень легко разрушается при прикосновении, лопастное. Лопастидо 10 см ширины, с волнистыми краями.

Растет в хорошо защищенных от прямого удара волны местах, на молодых мидиевых щетках. Своеобразие условий произрастания заключается в сочетании хорошей промываемости с богатым содержанием органики фекального происхождения, седиментируемой мидиями. В начале августа наблюдалось образование спор.

П р и м е ч а н и е. Отличается от типовой формы более нежным слоевищем, темно-зеленым цветом, неприкрепленной формой роста (нигде в окрестностях при тщательном исследовании прикрепленные растения не были найдены) и своеобразной экологией.

Р а с п р о с т р а н е н и е (в соответствии с изученными образцами). Белое море. Кандалакшский зал., губа Ругозерская, Беломорская биол. станция, Корга, ср. гор. лит., 2—8 VIII 1967 КВ.

#### *Kornmannia zostericola* (Tild.) Blid. (табл. VIII, 1—9).

B l i d i n g, 1968 : 620. — *Monostroma zostericum* T i l d e n, 1900 : 388; Y e n d o, 1917 : 184; S e t c h e l l a. G a r d n e r, 1920 : 238, tab. 14, fig. 12, 13; N a g a i, 1940 : 20, tab. 1, fig. 27, 28; Y a m a d a a. K a n d a, 1941 : 217, fig. 1—4; T o k i d a, 1954 : 59, tab. 6, fig. 1—3; Y a m a d a a. T a t e w a k i, 1965 : 105, fig. 1—7; tab. 1—3; S c a g e l, 1966 : 40, tab. 18, fig. A—C. — *M. areolatum* S e t c h e l l a. G a r d n e r, 1920 : 240, tab. 25, 26, fig. 2. — *M. leptodermum* auct. non Kjellm.: C o l l i n s, 1909 : 213. — *Prasiola fluviatilis* auct. non Aresch.: E. З и н о в а, 1928b : 31 pr. p.; 1933 : 13.

Слоевище нежное, светло-зеленое, 1—7 (10) см высоты, прикрепленное, воронкообразное или разорванное на лопасти почти до самого основания. Лопастид 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 находится зона вытянутых клеток с параллельными продольными стенками и с прямыми или косыми поперечными перегородками, 15—40×12—19 мкм, расположенных продольными рядами. Выше клетки делятся преимущественно в поперечном направлении, так что 2—10 дочерних клеток остаются расположенными в ряд и сближенными, при этом группы выступают тем отчетливее, чем более рыхло клетки расположены в межклеточном веществе. Нередко зона вытянутых клеток с параллельными продольными стенками развита незначительно или совсем отсутствует. В средней части слоевища клетки 4-угольные, округлые, часто почти квадратные, 4—10×3—8 мкм, реже более крупные, 8—13×6—11 мкм, расположенные плотно или группами по 4—16. Самые мелкие клетки у края слоевища. Толщина пластины в нижней части слоевища 15—27 мкм, в верхней 8—12 мкм. Клетки на поперечном срезе внизу 8—16 мкм

высоты, несколько вертикально вытянутые, сверху 6—8 мкм, округлые. Утолщений внешних оболочек, кроме самой нижней части слоевища, не наблюдается.

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

**П р и м е ч а н и е.** По данным Ямада и Татевачи (Yamada a. Tatewaki, 1965; Tatewaki, 1969), жизненный цикл *K. zostericola* характеризуется гетероморфной сменой форм развития: макроскопический спорофит сменяется микроскопическим многоклеточным гаметофитом. Однако под влиянием экологических условий зооспоры могут давать в течение ряда поколений пластинчатые спорофиты (Yamada a. Kanda, 1941). Гаметофит созревает при 3—7° С. Наиболее благоприятная температура для роста и созревания спорофита 5—10° С. При температуре выше 15° С пластинчатый таллом не образуется, и созревание спорофита происходит на стадии диска, подобного гаметофиту. Влиянием температуры можно объяснить поведение вида в природе. На севере Японии макроскопический спорофит отмечен с января по июнь. То же характерно и для советских берегов Японского моря. По мере продвижения на север сроки вегетации вида удлиняются. На средних и северных Курилах его можно встретить в июле и августе как в фертильном состоянии, так и в виде проростков. По внешнему строению слоевища и эпифитному образу жизни легко может быть принят за *Monostroma grevillei* subsp. *japonicum*. Отличается от последнего подвида мелкими клетками, тонкой пластиной и формой клеток с поверхности.

**Н о м е н к л а т у р н ы е з а м е т к и.** Большое сходство обнаруживает с *Kornmannia leptoderma*. Однако по целому ряду признаков в строении и биологии за *K. zostericola* должна быть сохранена видовая самостоятельность. Такими признаками являются: наличие хорошо развитых ризоидов; рыхлое расположение клеток в нижней части слоевища; в меньшей мере выраженный или отсутствующий признак вытянутых клеток в нижней части таллома; разная экология; значительная географическая удаленность; различия в размножении и цикле развития. Впервые вид был описан Тилден с берегов штата Вашингтон. Коллинз (Collins, 1909, 1913) не признает вида *Monostroma zostericum* Tild. и, считая его синонимом *M. leptodermum* Kjellm., указывает последний вид как на атлантическом, так и на тихоокеанском берегах Америки. Однако в работах последующих альгологов оба вида фигурируют как самостоятельные.

В 1920 г. Сетчелл и Гарднер (Setchell a. Gardner, 1920) описывают новый вид — *M. areolatum*, отличающийся от *M. zostericum* более крупными размерами, более разорванным слоевищем и наличием ареол в расположении клеток. Просмотр образцов из разных точек ареала убедил нас в том, что данные признаки не имеют таксономического значения и недостаточны для выделения вида. Хотя причины образования ареол или их отсутствия скрыты от нас, изменчивость по этому признаку настолько индивидуальна, крайние формы связаны такими многочисленными переходами в самых разных комбинациях, что нет никаких оснований приписывать этому признаку значение видового.

**Р а с п р о с т р а н е н и е** (в соответствии с изученными образцами). **Вост. Камчатка.** Авачинский зал.: Петропавловск, «ковш», выбросы и лит., №№ 4988 и 4991, V 1909 Савич; близ входа в зал. Калаус, 1930

ДВИИ, как *Prasiola fluviatilis*. — **О-в Сахалин.** Ясноморск, на *Zostera*, 3 VIII 1966 КВ. — Три брата, лит., 21 V 1926 Закс. — Волково, ст. 34, на *Phyllospadix*, 18 V 1955 ЛТС-2. — Орловка, лагуна, проба 3, на *Phyllospadix*, 18 V 1955 ВВ. — **Курильские о-ва.** О-в Парамушир: мыс Опорный, разр. 22(32), сб. 3, пояс *Ulva*, *Monostroma*, *Gigartina*, на *Halosaccion tilesii*, 6 VIII 1967 ОК; зал. Северо-Курильский, к югу от мыса Воронова, на *Acrosiphonia*, VIII 1967 Тараканова. — О-в Итуруп. Зал. Касатка: Бомбовый пляж, на *Rhodymenia*, 20 VII 1967 ОК; бухта Рейд Удобный, ванны сублит. типа, на *Halosaccion*, 10 VII 1967 ЛП. Зал. Доброе Начало, на *Phyllospadix*, 14 VIII 1954 ОК. — О-в Шикотан. Бухта Крабовая: нижн. лит. и верх. сублит., на *Phyllospadix*, 24 IV 1955 ОК; пляж у электростанции, на *Phyllospadix*, 22 IV 1955 ОК; риф у Пальца, 7 V 1955 ОК. — **Японское море.** Материковое побережье. О-в Петрова, гл. 1 м, I 1933 Кардакова. — Усурийский зал.: бухта Соболев, 17 VII 1926 ЕЗ, как *Prasiola fluviatilis*; бухта Патрокл, 21 IV 1926 Закс, как *M. grevillei*; гл. 1—1.5 м, на *Phyllospadix*; 18 IV 1926 Проценко; на *Phyllospadix*, 4 IV 1926 Закс. — Зал. Посыета: бухта Витязь, кут, на *Zostera*, 13 VI 1965 ЛП; мыс Крейсеров, разр. II, станция 5, гл. 2—4 м, на *Zostera*, 6 V 1965 Голиков; о-в Фуругельма, на *Phyllospadix*, 16 V 1965 ЛП; бухта Троица, гл. 2 м, на *Phyllospadix*, 24 V 1968 ВМ; лит., на *Phyllospadix*, 1 V 1968 ВМ. — О-в Наумова, сев.-зап. сторона, гл. 1—7 м, Борисова.

Род *BLIDINGIA* Kylin

K y l i n, 1947a : 181; 1949 : 30, fig. 30, 31.

Т и п: *B. minima* (Näg. ex Kütz.) Kylin.

Слоевище трубчатое, простое или разветвленное. Базальный диск — первичное образование клеточной структуры. Клетки мелкие, сближенно или почти плотно расположенные в межклеточном веществе. Хлоропласт звездчатой формы, с одним пиреноидом в центре. Размножение бесполое, 4-жгутиковыми спорами. Споры выходят через округлое отверстие во внешней стенке клетки. Они лишены стигмы и не обнаруживают фототаксиса. При прорастании характерно образование пустой эмбриоспоры. Половое размножение неизвестно.

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

Для морей СССР указывается *Blidingia minima* с формой f. *subsalsa* и *B. chadefaudii*. *B. marginata*, указанная для Каспийского моря Зиновой и Заберяжской (1966), в других морях СССР не обнаружена.

*Blidingia minima* (Näg. ex Kütz.) Kylin.

K y l i n, 1947a : 181. — *Enteromorpha minima* Næg. ex K ü t z i n g, 1849 : 486.

Слоевище до 15—20 см высоты, простое и редко или обильно 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 стенок 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  $7.9 \times 5.1$  мкм. Наружные оболочки  $1.3-5.5$  мкм толщины, внутренние оболочки утолщены незначительно, до  $1.3-9$  мкм, с увеличением утолщений становится заметной слоистость клеточных оболочек. Растет на литорали и супралиторали открытых и защищенных берегов в условиях нормальной солености и значительного опреснения.

#### *F. minima* (табл. IX, 1-5).

Bliding, 1963 : 23, fig. 7a-m. — *Blidingia minima* (Näg. ex Kütz.) Kylin, 1947a : 181; 1949 : 30, 31; Gaugl, 1966 : 169, tab. 7; Scagel, 1966 : 42, tab. 21, C-E. — *Enteromorpha minima* Näg. ex Kützing, 1849 : 486; 1856, Tab. phyc. 6, tab. 43, 3; Ahlner, 1877 : 48, fig. 8a, b; Setchell a. Gardner, 1920 : 250; E. Зинова, 1927 : 22 pr. p.; Bliding, 1938 : 84, fig. 1-6; Sjostedt, 1939 : 18, fig. 1; Taylor, 1957 : 67. — *E. minima* f. *glacialis* Kjellman, 1877a : 50; E. Зинова, 1929 : 64. — *E. micrococca* Kütz. sensu Ahlner, 1877 : 46, fig. 7a, b; Collins, 1909 : 204 (по цит. образцу Phyc. Bor.-Amer. № 66); E. Зинова, 1927 : 21; Nagai, 1940 : 10, tab. 1, fig. 7, 8. — *E. nana* (Sommerf.) Sjostedt, 1939 : 35; Tokida, 1954 : 50, tab. 4, fig. 17-19; Возжикская, 1964 : 419. — *E. nana* var. *minima* (Näg.) Sjostedt, 1939 : 38 pr. p. — *Ulva intestinalis* var. *nana* Sommerfeldt, 1826 : 186.

Exs. Wittr. et Nordst. № 43 *E. minima* f. *glacialis* Kjellm.; Phyc. Bor.-Amer. № 66 *E. micrococca*.

Слоевище  $0.5-15$  см высоты и  $0.5-6$  мм ширины, простое или с редкими ветвями в основании; гладкое или неправильно закрученное, внешне напоминает *Enteromorpha intestinalis*. Клетки с поверхности в средней части слоевища  $4-7(9) \times 4-6(7)$  мкм, по направлению к вершине увеличиваются и достигают размеров  $(5)7-9(11) \times 5-8(10)$  мкм.

Форма характерна для верхнего горизонта валунной и скалистой литорали открытых мест, где часто является поясообразующей, но легко заходит в полузащищенные места, вынося небольшую степень опреснения. Растения из открытых местобитаний отличаются небольшими размерами слоевища ( $1-4$  см высоты и  $0.5-2$  мм ширины) и более мелкими клетками, тогда как в защищенных условиях растения достигают  $15$  см высоты и  $6$  мм ширины и имеют более крупные клетки.

Номенклатурные заметки. В 1849 г. Кютцинг (Kützing, 1849) описал вид *E. minima* Näg. ex Kütz., а в 1856 г. — *E. micrococca* Kütz. Судя по изображениям, приводимым в Tab. phyc. 6, tab. 30, II (*E. micrococca*) и 43, III (*E. minima*), основное различие между видами автор видел в большей толщине внутренних стенок слоевища у *E. minima*. В противоположность Кютцингу Альнер (Ahlner, 1877) описывает *E. micrococca* с более толстым слоевищем,  $15-24$  мкм толщины, и более мелкими клетками,  $4-5$  мкм в диаметре, по сравнению с *E. minima*, у которой стенки  $8-15$  мкм толщины и клетки с поверхности  $5-7$  мкм в диаметре. Деление Альнера было принято большинством последующих альгологов (J. Agardh, 1883; Kjellman, 1883; Rosenvinge, 1893; Setchell a. Gardner, 1920; Newton, 1931; Taylor, 1957, и др.). Сьестедт (Sjostedt, 1939), изучив оригинальные образцы, выяснил, что *E. micrococca* Ahln. соответствует *E. minima* Näg. с утолщенными стенками; *E. micrococca* Кютцинга отличается не только более тонкими стенками, но и расположением клеток рядами. Поэтому *E. micrococca* Kütz. он оставляет как самостоятельный вид, который впоследствии Блиндиг (Bliding, 1963) переводит в синоним *Blidingia marginata*. Для тонкостенных форм с беспорядочно расположенными клетками Сьестедт предлагает название *E. nana* (Sommerf.) Sjostedt, так как оригинальные экземпляры *Ulva intestinalis* var. *nana* Som-

merf. полностью соответствуют *E. minima* Альнера. Вид *E. minima* Näg. с толстыми стенками он переводит в ранг варианта *E. nana*. Попытки объединить формы с толстыми и тонкими стенками в один вид были и раньше (Hauck, 1885; Hamel, 1931; Bliding, 1938, и др.), однако до последнего времени в большинстве альгологических работ они продолжают фигурировать как равноценные виды. Блиндиг (Bliding, 1963), просмотрев типовой материал *E. intestinalis* var. *nana*, убедился в том, что этот вариант характеризуется значительным размахом в толщине таллома и не может быть отделен от *E. minima* даже на уровне варианта. Отнеся *E. micrococca* Kütz. к *Blidingia marginata*, он объединяет все остальные таксоны под именем *B. minima* var. *minima*.

Во всех работах, касающихся данных видов, говорится лишь о толщине внутренних оболочек, а не о характере утолщения. Поэтому вполне возможно, что у многих авторов *E. micrococca*, в смысле Альнера, включает в себя отчасти или полностью *B. chadefaudii*. Так, образец № 223 из эксикат Wittr. et Nordst., цитируемый Сьестедтом к *E. nana* var. *minima*, должен быть по характеру среза отнесен к *B. chadefaudii*. Чтобы выяснить этот вопрос, нами были просмотрены, насколько возможно, все опубликованные в советских работах образцы и внесены соответствующие коррективы.

Распространение (в соответствии с изученными образцами). Мурман. Кольский зал., о-в Бол. Олений, 1921 ЕЗ, как *E. micrococca*. — Губа Дальнезеленецкая: пролив между двумя островами, на поверхности камня вне воды, 4 VII Тиховская; бухта Аварийная, скала, верх. гор. лит., 12 VII 1961 КВ. — Белое море. Кандалакшский зал. Губа Чупа, Луды, верх. гор. лит., 20 VII 1967 КВ. — Великая Салма, Киндомыс, 5 VIII 1967 КВ. — Берингово море. Олюторский зал., мыс Останцы, ср. гор. лит., 17 VII 1970 КВ. — Охотское море. Kamtschatka occid. pr. Iavino, 1847 Wosnessensky, как *E. intestinalis*. — Курильские о-ва. О-в Парамушир, бухта Шелихова, 19 VI 1955 В. Короткевич. — О-в Симушир: разр. 4, сб. 2, 13 VIII 1954 ОК; бухта Спасения, разр. 6, сб. 4, ОК. — О-в Уруп, бухта Алеут, сб. 69, проба 8, скалы, 18 IX 1955 Овчинникова. — О-в Итурур, зал. Касатка: разр. 1, сб. 3, 13 VII 1954 ОК; бухта Рейд Удобный, разр. 14, 10 VII 1967 ЛП. — О-в Шикотан. Бухта Крабовая, риф у Сфинкса, сб. 1, 26 IV 1955 ОК, устье 1-й речки, на гальке в верх. гор. лит. — Бухта Анама, мыс Южный Входной, верх. край отлива, 6 VIII 1949 ЕГ, как *E. minima*. — Около бухты Цыбой, скалы, прибой, 24 VIII 1947 Скарлато, как *E. minima*. — Японское море. Бухта Джигит, верх. пояс в местах с сильным опреснением, лит., 16 VII 1928.

#### *F. subsalsa* (Kjellm.) Vinogr. comb. nov. (табл. X, 1-12).

*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. 14l, 15c pr. p. — *Enteromorpha micrococca* f. *subsalsa* Kjellman, 1883 : 292; Setchell a. Gardner, 1920 : 249, tab. 16, fig. 4; E. Зинова, 1927 : 21; 1929 : 64 pr. p.; 1952 : 84; Nagai, 1940 : 11, tab. 1, fig. 9. — *E. nana* var. *subsalsa* (Kjellm.) Sjostedt, 1939 : 53; Tokida, 1954 : 52. — *E. clathrata* f. *uncinata* auct. non Le Jol.: Kjellman, 1877a : 44; 1877b : 50. — *Blidingia minima* auct. non Kylin : A. Зинова, 1957 : 156.

Exs. Wittr. et Nordst. № 131 *E. clathrata* var. *uncinata*; Phyc. Bor.-Amer. № 912 *E. minima*.

Слоевиде обильно разветвленное, 0.1—3 мм ширины, образует слу- танные массы. Ветви первого порядка длинные, узкие, более или менее густо покрыты короткими веточками, часто шишвидными и крючковид- ными. Основная ось расширяется сверху или остается узкой, нередко складчато-скрученная. Клетки с поверхности в средней части слоевища неправильно многоугольные с округлыми углами, 5—13×5—10 мкм, бес- порядочно расположенные, за исключением самых узких веточек.

Форма характерна для мест, где сказываются опреснение и влияние суши. Растет в супралитерали и на литерали, близ рек, ручейков, или в лагунах с солоноватой водой, заходит в водоемы, потерявшие связь с морем (например, реликтовые озера Новой Земли, где  $S\ 8-15\%$ ). В этих условиях часто образует массовые заросли. В зал. Креста характерна для верхнего горизонта литерали в местах, не имеющих непосредственной связи с морем, куда морская вода подсасывается в сизигийные приливы, с сильным влиянием суши и пресных вод; грунтом здесь служит галька с почвой; сюда заходят наземные растения. Наиболее характерна для арк- тических районов, где дает максимум встречаемости и биомассы.

**Примечание.** Отличается от типовой формы обильным ветвле- нием по всей оси слоевища и наличием ветвей второго порядка; клетки в массе несколько крупнее за счет толстых оболочек. Вследствие узости ветвей расположение клеток более упорядоченное.

**Номенклатурные замечки.** Этот вариант впервые был указан Чельманом (Kjellman, 1877a) на Шпицбергене и в лагунах с соло- новатой водой на Новой Земле (Kjellman, 1877b) как *Enteromorpha clath- rata* f. *uncinata*. Впоследствии это название было переведено им в синоним *E. micrococca* f. *subsalsa* (Kjellman, 1883). После Чельмана *subsalsa* как форма *E. micrococca* или *E. minima* фигурирует в литературе для обозна- чения разветвленной формы, характерной для опресненных мест. В 1963 г. Блиндинг, просмотрев типовой материал Чельмана из разных мест, делает вывод о его неоднородности и образует два таксона: *E. minima* var. *rami- fera* и *E. marginata* subsp. *subsalsa*, между которыми делит чельмановскую *E. micrococca* f. *subsalsa*. Материал со Шпицбергена (Treurenberg bay и Greyhook) он относит к *Blidingia marginata*, материал же с Новой Земли и из Питлекая — к *B. minima*.

Обработывая коллекции с Новой Земли, Новосибирских островов и дру- гих мест, мы столкнулись с невозможностью достоверно отнести их к тому или иному таксону, поскольку описания Блиндинга не содержат в себе раз- ницы, достаточной для выделения этих водорослей. В описании *B. mi- nima* var. *ramifera* и *B. marginata* subsp. *subsalsa* говорится, что клетки рас- полагаются рядами в узких молодых ветвях, тогда как в более широких порядок нарушается. Не имея возможности просмотреть весь чельманов- ский материал, мы смогли внимательно изучить образец из Грейхука (Greyhook), хранящийся в эксикатах Wittr. et Nordst. под № 131, который Блиндинг относит к *B. marginata*. Не обнаружив в его строении принци- пальных различий с *B. minima*, мы не принимаем деления Блиндинга и рас- сматриваем f. *subsalsa* Чельмана целиком как форму *B. minima*. То же подтверждает рисунок ветви чельмановского лектотипа из зал. Трейрен- берг (Treurenberg bay), приводимый Блиндингом (Bliding, 1963 : 40, fig. 15c), так как в нем не обнаруживается принципиальной разницы с *B. mi- nima* var. *ramifera* (Bliding, 1963 : 28, fig. 8d).

К *B. marginata* subsp. *subsalsa* Блиндинг относит экземпляр № 467 из Рhus. Vog.-Amer., который, как доказал его просмотр, действительно явля- ется разветвленной формой *B. marginata*.

Исходя из вышесказанного, название subsp. *subsalsa* для разветвлен- ной *B. marginata* оказывается незаконным, так как f. *subsalsa* Чельмана относится к *B. minima*.

Для разветвленной формы *B. marginata* мы предлагаем новое название: *Blidingia marginata* f. *ramulosa* nom. nov. (= *B. marginata* subsp. *subsalsa* (Kjellm.) Bliding, исключая синонимы).

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Новая Земля.** Черная губа: реликтовое озеро № 7, 25 VIII 1925 Ушаков, как *E. minima*; на скалах выше линии прилива, 25 VIII 1925 Ушаков, как *E. compressa*. — О-в Берха, у «Монахов», самый верх. гор. лит., 7 IX 1927 Ушаков, как *E. micrococca*. — В проливе о-ва Баренца, по речке (выброс), 10 IX 1927 Ушаков, как *E. micrococca*. — **Карское море.** О-в Тыртов, лагуна, 9 VIII 1948 Е. Короткевич. — **Новосибирские о-ва.** О-в Котельный, лит. лужи и ручейки, Е. Короткевич, как *B. minima*. — **Берингово море.** Зал. Креста: Эгвекинот, у лодочного причала, верх. гор. лит., изолированный от моря участок берега, куда вода подсасывается в прилив, 6 VIII 1968 КВ; мыс Раздельный, 13 VIII 1968 КВ; у мыса Ка- менного, 15 VIII 1968 КВ. — **Охотское море.** Амурский лиман, мыс Джа- уре, на камнях в верх. гор., 9 VIII 1928 Ушаков, как *E. micrococca*. — **Курильские о-ва.** О-в Уруп, зал. Рейд Открытый, разр. 33, ручей на песке. — О-в Шикотан, бухта Крабовая, нижняя супралит., на отвесном берегу между заводом и рыбалкой, 24 IV 1955 ОК.

*Blidingia chadefaudii* (J. Feldm.) Blid. (табл. IX, 6—13).

Bliding, 1963 : 30, fig. 10, 11. — *Enteromorpha chadefaudii* J. Fel- dman, 1954 : 15. — *Feldmannodora chadefaudii* (J. Feldm.) Cha- defaud, 1957 : 653. — *Ulva micrococca* (Kütz.) Gobi (Гобби), 1878 : 104. — *Enteromorpha micrococca* auct. non Kütz.: Е Зинова, 1928a : 10 pr. p.; 1933 : 10, 1954a : 368; Ch ad e f a u d, 1951 : 115. — *E. minima* auct. non Näg. ex Kütz.: Е. Зинова, 1927 : 22 pr. p. — *E. linza* auct. non J. Ag.: Е. Зинова, 1912 : 205 pr. p. Exs. Wittr. et Nordst. № 223 *E. minima*.

Слоевиде от 1—2 до 20—25 см высоты, простое или с редкими веточ- ками в основании. Клетки с поверхности неправильно многоугольные, часто округлые, и тогда с хорошо различимыми межклетниками. В сред- ней части слоевища клетки мелкие, 5—7×4—6 мкм, к вершине увеличи- ваются, достигая размеров 8—10 (12)×5—8 (9) мкм, однако это правило выдерживается не всегда, и в природе можно найти растения как мелко- клеточные, так и крупноклеточные по всему слоевищу. Толщина стенок слоевища 15—80 мкм, от основания к вершине утончаются. Клетки на срезе овальные, редко прямоугольные, часто с перетяжкой посередине, 5—11 мкм высоты и 4—7 мкм ширины. Внешняя оболочка может утолща- ться до 8 мкм. Внутренняя оболочка каждой клетки утолщается, приобретая конусовидную или полусферическую форму и слоистую структуру. Достигая значительной толщины (до 60 мкм), они уже не участвуют в делении клеток, в результате чего образуется «дендроидная система» оболочек, т. е. оболочки на поперечном срезе дихотомически «разветвлены».

Вид характерен для защищенных, но хорошо промываемых чистых мест. Растет в среднем горизонте песчано-каменистой и валунной лито- рали. Заходит в места обитания *B. minima* var. *minima*, т. е. на открытые прибойные берега, выносит опреснение.

**Примечание.** *B. chadefaudii* — вид, очень близкий к *B. minima*. Отмечаемое Блиндингом отличие по более крупным клеткам на массовом просмотренном материале не подтвердилось. Отличие состоит лишь в ха- рактере утолщения внутренних оболочек, которые у *B. chadefaudii* до- стигают значительной толщины и имеют своеобразное строение. Однако при

начальном их развитии характер среза близок к таковому *B. minima* и отличается от последнего лишь нечетко очерченной внутренней стенкой слоевища. Несмотря на большую близость этих двух видов, отсутствие переходных форм, совместное произрастание в одном и том же месте и невозможность объяснить различия экологической и географической изменчивостью заставляют считать их самостоятельными видами.

В морях СССР, как показали наши исследования, *B. chadefaudii* — широко распространенный вид, обладающий более широким экологическим диапазоном, чем отмечено в описаниях вида. Вызывает некоторое недоумение то, что Блиндиг (Bliding, 1963) встретил его лишь в Средиземном море, хотя Шадефо (Chadefaud, 1957) в изобилии находит его в районе Роскофа. Образец № 223 Exs. Wittr. et Nordst. *E. minima* с западного побережья Швеции соответствует описанию и изображению *B. chadefaudii* Блиндига (1963). Вероятно, этот вид действительно широко распространен, но не отмечался в литературе вследствие неправильного отнесения его к *B. micrococca*, так как все авторы до Шадефо (Chadefaud, 1957) обращали внимание не на строение клеточных стенок, а лишь на их толщину.

Распространение (в соответствии с изученными образцами). Мурман. Русская Лапландия, V 1915 Бер, как *E. micrococca*. — Кольский зал.: 1911 ЕЗ, как *E. micrococca* f. *typica*; Екатерининская гавань, лит., ЕЗ, как *E. micrococca*; Вайда-губа, 1911 ЕЗ, как *E. clathrata*. — О-в Кильдин, на деревянной балке, 31 VI 1924 ЕЗ, как *E. minima*; Larponia rossica, 1839 Шренк, как *E. linza*; Larponia, напротив о-ва Кильдин, 1839 Шренк, как *E. linza*. — Гаврилово: 1839, как *E. intestinalis*; окрестности Мурманской биологической станции, лит., 30 VI 1911 ЕЗ, как *E. compressa*. — Губа Дальнезеленецкая: о-ва Сухой—Жилой, сверху камней, 26 VII; бухта Оскара, песчано-каменистый пляж. — Губа Ярнышная кут, 13 VII 1964 Афанасьева; бухта Бобровая, по течению ручья, 1964 КВ. — Белое море. Великая Салма, побережье от биол. станции до Киндомыса, верх. и ср. гор. лит., 31 VII—9 VIII 1967 КВ. — Губа Чула, Левин Наволок, ср. гор. лит., 24 VII 1964 КВ. — Вост. Камчатка. Авачинский зал.: бухта Ахоттен, 1933 Спасский, как *E. micrococca*; Петропавловск, коса у памятника Славы, со стороны залива, 1930 ЕГ, как *E. micrococca*; бухта Солеварка, 1930 Попов, как *E. micrococca*. — Охотское море. Тауйская губа, бухта Гертнера, S-494, 1 VIII 1957 ВВ; S-479, ВВ. — П-ов Лисьянского, S-527, 2 VIII 1957 ВВ; S-531, ВВ. — О-в Сахалин. Ясноморск, вершины гряд, 13 VIII 1966 КВ. — 73 км южнее Невельска, у реки, вместе с *Cladophora* и *Ulva*, 24 VIII 1966 КВ. — Зал. Анива: бухта Буссе, лит., 25 VII 1947 Скарлато; Кочубице, лит., 13 VII 1947 ЛГУ. — Курильские о-ва. О-в Расшуа, охотоморская сторона, 8 IX 1955 Овчинникова. — О-в Итуруп. Зал. Куйбышевский: разр. 9, сб. 1, 28 VII 1954 ОК; разр. 26, сб. 1, 26 VIII 1954 ОК. — Зал. Касатка: разр. 7, сб. 2, 19 VII 1954 ОК; мыс Рибуншири, разр. 5, сб. 4, ОК. — О-в Кунашир: зал. Измены, Петрово, пляж у пирса, верх. гор. лит., 2 VII 1951 ОК; валунная россыпь к северу от поселка Алехина, ср. гор. лит., разр. 14, сб. 7, 19 VII 1951 ОК. — О-в Шикотан. Бухта Отрадная: мыс Юж. Входной, 8 и 9 VIII 1949 ЕГ, как *B. minima*. — Бухта Анама: мыс Брекчиный, 23 VII 1949 ЕГ, как *B. minima*; мыс Ближний Входной, 28 VII 1949 ЕГ, как *B. minima*; кут, пляж перед 1-й речкой, 26 VII 1949 ЕГ, как *B. minima*. — Бухта Горобец, южн. берег, 24 и 28 VIII 1949 Полетика, как *B. minima*. — Бухта Мапуба, на камнях, №№ 296 и 555, 22 VIII 1949 Полетика, как *B. minima*. — Японское море. Материковое побережье. Бухта Патрокл, у перешейка, 21 VI 1926 ЕЗ, как *E. intestinalis* и *E. intestinalis* f. *genuina*.

## Семейство GAYRALIACEAE Vinogr.

Виноградова, 1969 : 1354. — *Monostromataceae* Гауга I, 1965 : 633. — Non *Monostromataceae* Kunieda ex Suneson, Suneson, 1947 : 245.

Слоевище пластинчатое, однослойное, образовано 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 проходит стадию однорядной нити. Правильная смена форм развития не прослежена.

Род PROTOMONOSTROMA Vinogr.

Виноградова, 1969 : 1354.

Тип: *P. undulatum* (Wittr.) Vinogr.

Слоевище пластинчатое, однослойное, формируется непосредственно из однорядной нити, минуя трубчатую стадию. Клетки расположены рыхло или сближенно, иногда группами по 2—4. Хлоропласт — светлая гомогенная пластинка, пиреноид 1. Размножение бесполое и половое. Бесполое — 4-жгутиковыми спорами, при этом пластинчатое поколение чередуется с одноклеточным. Зооспоры лишены стигмы. Половое — 2-жгутиковыми гаметами. Зигота делится с образованием зооспор.

В морях СССР отмечен один вид — *Protomonostroma undulatum*. По видимому, к этому роду следует отнести также *Monostroma latissimum* (Kütz.) Wittr., в смысле Сеги и Гото (Segi, 1956; Segi a. Goto, 1956).

*Protomonostroma undulatum* (Wittr.) Vinogr.

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

Слоевище 5—20 см высоты и 2—10 см ширины, 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. Средняя зона в основании слоевища характеризуется с поверхности вытянутыми клетками 30—100×18—25 мкм, несущими ризоиды. Постепенно вверх клетки укорачиваются и принимают многоугольную или ромбовидную форму; ризоиды редуют и исчезают. На высоте середины растения клетки с поверхности в средней зоне 19—65×16—40 мкм, ближе к вершине — 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. Между ними и клетками средней зоны размеры промежуточные. Толщина слоевища в средней зоне у основания 30—120 мкм, постепенно вверх уменьшается до 8—40 мкм. Клетки на поперечном срезе вертикально или горизонтально вытянутые, 6—27×6—20 мкм. У края слоевища на поперечном срезе пластина имеет такое же строение, что и в средней зоне, отличаясь лишь меньшей толщиной. При спороношении края слоевища буреют и разрушаются, распадаясь на мелкие фрагменты. Клетки округляются и располагаются группами по 2—4.

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

**Примечание.** Жизненный цикл вида (Yamada a. Saito, 1938; Yamada a. Tatewaki, 1959; Kornmann u. Sahling, 1962) заключается в смене пластинчатого макроскопического и одноклеточного микроскопического бесполого поколений, размножающихся 4-жгутиковыми спорами. Зооспоры лишены стигмы и не обладают фототаксисом. Половая форма развития отсутствует. Рост пластины происходит нормально при 4°C, при 1°C замедляется, при 15°C нормального развития не происходит. Полученные в культуре данные свидетельствуют о холодоводности вида. На Мурмане он появляется в апреле при температуре 0.5—1.5°C, бурно растет в мае—июле (4—8°C). Те же требования к температуре вид предъявляет на Дальнем Востоке: в советских водах он отмечен в апреле—июне, у берегов Японии вегетирует с января по июнь, когда температура воды колеблется в пределах 0.5—14°C. Вероятно, остальное время года переживает в одноклеточной стадии.

Размножение и развитие *M. undulatum* полностью совпадает с таковыми *M. pulchrum* (Yoshida, 1964).

**Номенклатурные заметки.** В литературе описаны две формы *M. undulatum*: f. *undulatum* и f. *farlowii*. Последнюю форму выделил Фосли (Foslie, 1890), включив в нее как синоним *M. pulchrum*, — вид, описанный Фарлоу (Farlow, 1881) из Новой Англии (США). И хотя некоторые авторы присоединились к мнению Фосли (Rosenvinge, 1893; Kornmann u. Sahling, 1962, и др.), *M. pulchrum* продолжает фигурировать в литературе как самостоятельный вид (Collins, 1909; Yendo, 1917; Yamada a. Saito, 1938; Tokida, 1954; Taylor, 1957, и др.).

В оригинальном описании *M. pulchrum* (Farlow, 1881) говорится о том, что пластина имеет толщину 6 мкм и никогда не бывает мешковидной. Фосли при изучении вопроса нашел, что образцы, присланные ему Коллинзом под названием *M. pulchrum* из Массачусетса, типового местобитания, имели толщину около 80 мкм. Возможно, что измерения Фарлоу относились или к самой верхней части таллома, или к очень молодым растениям. Таким образом, Фосли не находит принципиальной разницы между *M. pulchrum* и *M. undulatum* и более тонкие растения выделяет как f. *farlowii* последнего вида. Наши исследования мурманского и дальневосточного материалов показали, что толщина пластины у *M. undulatum* подвержена сильным изменениям в разных частях слоевища и у разных растений, однако все разнообразие не выходит за пределы внутривидовой изменчивости и связано серией переходных форм. Просмотрев образец № 658 из Phyc. Bor.-Amer., который приводится в описаниях *M. pulchrum* (Collins, 1909; Taylor, 1957, и др.), мы пришли к выводу, что характер его клеток не отличается от такового *M. undulatum* f. *farlowii*. К сожалению, из-за плохого состояния образца не удалось рассмотреть его основания. Йендо (Yendo, 1917), сравнивая япономорский материал с типовой формой *M. undulatum* из Норвегии, находит различия между ними достаточными, чтобы отнести свои образцы к *M. pulchrum*, причем f. *farlowii* сводит в его синонимы. Токида (Tokida, 1954), оставляя самостоятельность за видом Фарлоу, не признает выводов Йендо и указывает для Сахалина f. *farlowii*.

Данные по размножению и развитию япономорской *M. pulchrum* и атлантической *M. undulatum* свидетельствуют об идентичности этих видов.

Современное понимание *M. pulchrum* несколько запутанно, так как в диагнозе Тэйлора (Taylor, 1957) этот вид характеризуется мешковидной стадией, что противоречит первоописанию и пониманию вида многими авторами.

Мы признаем точку зрения Фосли и его сторонников. Во флоре морей СССР указываются обе формы вида: f. *undulatum* и f. *farlowii*, различающиеся в основном толщиной пластины. Но поскольку в нашем распоряже-

нии находился немногочисленный и главным образом гербарный, плохо размокающий материал, зачастую очень трудно было определить истинную толщину таллома того или иного образца. Поэтому вопрос о разделении этих форм требует дополнительных наблюдений.

#### *F. undulatum* (табл. XII, 1—8).

*Monostroma undulatum* Wittrock, 1866: 49, tab. 3, fig. 9; Collins, 1909: 241; Kornmann u. Sahling, 1962: 308, fig. 5—9. — *M. undulatum* Wittr. f. *undulatum*: Виноградова, 19676: 123, рис. 1, 2. — *M. undulatum* f. *typica* Foslie, 1890: 114. — *M. undulatum* f. *farlowii* auct. non Foslie: Taylor, 1957: 71. — *M. oxypermum* auct. non Doty: Виноградова, 1961: 91.

Exs. Phyc. Bor.-Amer. № 406 *M. undulatum* f. *farlowii*.

Слоевище 5—20 см высоты и до 10 см ширины, овальное, с волнистыми краями и клиновидным основанием, ярко-зеленого цвета. Различие между средней зоной и краями слоевища прослеживается почти до самой вершины. Ризоидные отростки у некоторых клеток встречаются высоко по слоевищу. Размеры клеток на высоте середины растения в средней зоне 30—65×20—40 мкм, ближе к вершине 25—40×16—20 мкм. Толщина пластины в средней зоне у основания 60—120 мкм, постепенно вверх уменьшается до 40 мкм. На поперечном срезе пластина характеризуется вертикально вытянутыми клетками 16—27 мкм высоты и 12—20 мкм ширины и толстым внешним слизистым слоем. Иногда клетки вытянуты в горизонтальном направлении. 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 высоты и 8—11 мкм ширины; близ основания общая толщина 30—60 мкм. Расположение клеток группами, отмечаемое Виттроком в диагнозе вида, наблюдалось крайне редко.

Растет на каменисто-валунной литорали, в среднем и нижнем горизонтах, на открытых, хорошо промываемых берегах. Как правило, эпифит *Halosaccion ramentaceum*, *Rhodymenia palmata*, *Rhodomela lycopodioides*.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). Мурман. Губа Дальнезеленецкая: зап. берег у мыса Пробного, 4 VI 1958 КВ; мыс Пробный, ванночки в верх. и ср. лит., 23 VI 1958 КВ; о-в Кречетов, камни лит., 2 и 17 VII 1958 КВ; мыс Пробный, 16 VII 1958 КВ; 12 VI 1964 Гринталь; пояс *F. serratus* и *F. inflatus*, 14 VII 1961 КВ; бухта Аварийная, 12 VII 1961 КВ; о-в Сухой, зап. и сев. сторона, 14 VI 1961 КВ; пересушка, со стороны моря, 26 VI 1961. — **Курильские о-ва.** О-в Уруп, бухта Рейд Открытый, пояс *Rhodymenia*+*Fucus*, 3 VIII 1967 ЛП.

#### *F. farlowii* (Foslie) Vinogr. comb. nov. (табл. XIII, 1—7).

*Monostroma undulatum* f. *farlowii* Foslie, 1890: 114; Rosenvinge, 1893: 945; Collins, 1909: 241; 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 высоты и 2—5 см ширины, бледно-зеленое, нежное, легко разрушается и с трудом отстает при размачивании от бу маги, что, по-видимому, объясняется меньшим развитием слизистого слоя по сравнению с типовой формой. Различие между средней зоной и краем слоевища исчезает ближе к основанию. Уже в нижней половине растения клетки средней зоны имеют с поверхности округло-многоугольную форму и лишены ризоидов; размеры их (19—30×16—20 мкм) немного превышают размеры краевых клеток (13—15×11—14 мкм). Выше это

различие пропадает совсем. Чаще наблюдается расположение клеток группами по две. Толщина пластины в ризоидной части 30—60 (до 80) мкм, над ризоидами в средней зоне 20—40 мкм, в верхней части 8—27 мкм. Клетки на поперечном срезе в отличие от типовой формы почти равносторонние или вытянутые горизонтально, 6—15 мкм высоты и 6—13 мкм ширины.

На Мурмане растет в защищенных местах на литорали и в сублиторали полукрытых мест. Эпифит. В Японском море и на Курилах растет на *Corallina*, *Gigartina*, *Laurencia*, *Ptilota* и других водорослях в открытых прибою местах на литорали и в самом верхнем горизонте сублиторали. Судя по незначительному количеству образцов, здесь эта форма встречается редко.

**Примечание.** Морфология дальневосточных растений отличается тем, что основание очень редко остается клиновидным, как у мурманских растений. Обычно пластина в нижней части разрастается так, что основание становится сердцевидным или пушковым, и тогда растение трудно отличить от *M. crassidermum*. Иногда средняя зона может проследиваться почти до вершины, как это имеет место у типовой формы, однако толщина пластины остается как у *f. farlowii*.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Мурман.** Губа Дальнезеленецкая: вост. берег, 9 VI 1958 КВ; о-в Немецкий, сев. сторона, 20 VI 1958 КВ; пересушка, 6 VI 1958 КВ. — Губа Ярнышная, у кута, ср. лит., 12 VI 1958 КВ. — **Курильские о-ва.** О-в Парамушир, бухта Шелихова, ст. 5, 20 VI 1955 В. Короткевич. — О-в Симушир: бухта Китобойная, мыс Водопадный, разр. 10, сб. 5, 26 VIII 1957 ОК; разр. 1, сб. 1 и 2, 9 VIII 1957 ОК; — зал. Мильна, разр. 3, сб. 1, 12 VIII 1957 ОК. — О-в Шикотан, бухта Крабовая, мыс Южн. Входной, сб. 4, ОК. — **Японское море.** Зал. Посыета: бухта Сивучья, пояс *Corallina*, 3 VI 1965 ЛП; о-в Фуругельма, пояс *Corallina*, 16 V 1965 ЛП; мыс Скалистый косы Чурхадо, пояс мозаики водорослей, 12 V 1965 ЛП. — О-в Верховского, юго-вост. лит., V 1966 Борисова. — О-в Петрова, I 1932 Гайл, как *M. crispatum*.

Семейство CAPSOSIPHONACEAE Charp.

Charp., 1952 : 55; 1956 : 429.

Слоевище трубчатое, образовано клетками, рыхло расположенными в межклеточном веществе. Выход спор и гамет осуществляется через отверстие во внешней стенке клетки, занимающее почти всю ее поверхность. При формировании слоевище проходит стадию однорядной вертикальной нити. Правильная смена форм развития отсутствует, реже гетероморфная.

Род CAPSOSIPHON Gobi

Гоби, 1879 : 88; Parenfuss, 1951 : 311, 314.

Тип: *C. fulvescens* (Ag.) S. et G. (= *C. aureolum* (Ag.) Gobi).

Слоевище трубчатое, полость проходит через все слоевище или в основании сохраняется однорядная нить; простое или с ложными ветвями, изредка с пролификациями. Клетки рыхло расположены в межклеточном веществе. Дочерние клетки могут более или менее долго сохранять материнскую оболочку, и тогда возникает расположение клеток группами. Степень выражения этого признака неодинакова у разных видов. Базальный диск — вторичное образование клеточной структуры. Хлоропласт с одним центральным пиреноидом. Размножение апланоспорами, 2- или 4-жгутиковыми спорами, гаметами; правильная смена форм развития

отсутствует или гетероморфная. 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.

*Capsosiphon fulvescens* (Ag.) S. et G. (табл. XIV, 1—9).

Setchell a. Gardner, 1920 : 234; Bliding, 1935 : 62, fig. 4; 1963 : 15, fig. 2—4; Tokida, 1942 : 82, fig. 1; Kylin, 1949 : 16, fig. 10; A. Зинова, 1954 : 255, рис. 8; 1961 : 89; 1967 : 52, рис. 12. — *Capsosiphon aureolum* (Ag.) Gobi (Гоби), 1879 : 88; Newton, 1931 : 75, fig. 55. — *Ulva fulvescens* Agardh, 1822 : 420. — *U. aureola* Agardh, 1835 : 29. — *Enteromorpha aureola* (Ag.) Kützing, 1849 : 481. — *E. fulvescens* (Ag.) Printz, 1927 : 178.

Exs. Wittr. et Nordst. № 138 a, b *Enteromorpha quaternaria*; № 139 *E. quaternaria* var. *ochracea*.

Слоевище цилиндрическое или сдавленное, 0.01—2 мм ширины, желто-зеленое или золотистое, простое или с ложными ветвями и редкими пролификациями. Сформировавшиеся растения обычно многорядные до самого основания. В основании слоевища клетки с поверхности ризоидно вытянутые, крупнее остальных; сразу над ними клетки прямоугольные, более или менее плотно расположенные, 7—16×5—11 мкм. Выше и по всему слоевищу клетки почти круглые или овальные, расположены очень рыхло, одиночно или группами по 2—8 (чаще по 4). Такое расположение клеток, а также их разноразмерность связаны с характером их деления. Клетки обычно делятся крестообразно, в результате чего каждая из четырех дочерних клеток в 4 раза меньше материнской. При этом дочерние клетки долгое время остаются в общей материнской оболочке. Там, где деление захватывает большинство клеток, они расположены четкими группами по 4, мелкие и приблизительно одного размера; но там, где не все клетки подвергаются одновременному делению, бросается в глаза неодинаковость их размеров и разное количество клеток в группах. В результате самые крупные клетки выглядят как одиночные, меньших размеров — собранными по 2 и, наконец, только что поделенные — по 4. Самые мелкие клетки имеют размеры 5.5×5.5 мкм, самые крупные 11—15×9—12 мкм, плодоносящие 14—17×11—17 мкм. Расположение клеток группами, так же как и мелкие их размеры, приурочены к интенсивно растущим частям; в верхних, особенно плодоносящих, преобладают крупные клетки, а расположенные группами, хотя и сохраняется, выражено менее четко. Группы клеток располагаются правильными сериями, легко отделимыми друг от друга, что ведет к возникновению ложного ветвления. Стенки слоевища 16—25 мкм толщины, на поперечном срезе овальные или слегка суженные на концах, внешняя и внутренняя оболочки слегка утолщаются до 3—6 мкм.

Растет сгустанными массами в верхнем горизонте литорали в сильно-защищенных местах. Предпочитает эвтрофные воды, а также места, где сказывается опреснение, хотя и относится к эвригалинным видам.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). Белое море. Великая Салма, Беломорская биол. станция, верх. гор. лит., под пресным стоком, 31 VII 1967 КВ. — О-в Анзер, верх. гор. песчано-камен. лит., 12 VIII 1967 КВ. — О-в Соловки, юго-вост. берег, верх. лит., 11 VIII 1967 КВ. — Сосновка, 28 VII 1938 АЗ.

*Capsosiphon aureus* Charp. (табл. XI, 7—10).

Charp., 1952 : 54; 1956 : 429, fig. 81. — *Capsosiphon fulvescens* auct. non S. et G.; Chichara, 1967 : 163, fig. 1A—Z, pl. 1—3.

Слоевиде сдвоенное, тонкое, до 0.7 мм ширины, простое, слизистое, желто-зеленое или оливковое. Образующаяся на начальных стадиях развития однорядная нить, прежде чем в ней начнутся продольные деления, может достигать значительной длины — в 30—50, иногда в 100 клеток. Продольные деления захватывают всю нить, и тогда растения, еще совсем молодые, становятся многорядными до самого основания, или в нижней части деление происходит менее активно, и тогда сформировавшиеся растения остаются однорядными в основании. Клетки с поверхности прямоугольные, длина их несколько меньше ширины, 6—8×8—10 мкм. Выше клетки той же прямоугольной формы, но вертикально вытянутые, 7—11×4—6 мкм. По всему слоевищу клетки угловатые, 4-, редко 5-угольные, субквадратные, субпрямоугольные или неправильной формы, от 4—7×3—5 до 8—11×5—8 мкм. Располагаются клетки группами по 2—4, но не всегда одинаково четко выраженными, чаще общая материнская оболочка одевает 2 клетки, а не 4. Клетки располагаются продольными сериями, отделенными друг от друга узкой полосой межклеточного вещества. Каждая серия состоит из 2—4 рядов клеток. Однако четких продольных рядов не образуется, поэтому расхождения продольных серий и ложных ветвей не наблюдается. Стенки слоевища 8—16 мкм толщины, клетки на поперечном срезе овальные, 5—11 мкм высоты, утолщение оболочек не характерно.

Собран на глубине около 2 м в биоценозе *Zostera asiatica* на сильно заиленном песчаном грунте и как выброс на *Zostera* в марте—апреле. Для СССР указывается впервые.

**Примечание.** В отличие от *Capsosiphon fulvescens* одновременного деления клетки на четыре здесь не наблюдается, поэтому меньше бросается в глаза разноразмерность клеток. Кроме того, отличается от *C. fulvescens* угловатой формой клеток, сближенным их расположением, отсутствием правильных продольных рядов, прослеживаемых по всему слоевищу, более тонкими стенками, отсутствием ризоидно вытянутых клеток в основании растения и неотчетливо видимым пиреноидом.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). Японское море. Зал. Посыета, коса Чурхадо, мористая сторона, гл. 2 м, ил—песок, среди *Zostera asiatica*, 11 III 1966 Голиков. — О-в Змеиный, на *Zostera*, 1 IV 1968 Лабутина.

#### *Capsosiphon groenlandicus* (J. Ag.) Vinogr.

Виноградова, 1969 : 1354. — *Monostroma groenlandicum* J. Agardh, 1883 : 107, tab. 3, fig. 80—83.

Слоевиде цилиндрическое, волосовидное в основании и постепенно расширяющееся к вершине, 1—3 мм ширины, простое, в сформировавшемся состоянии многорядное от самого основания. Клетки с поверхности в основании слоевища сильно вытянутые и крупнее остальных. Выше клетки округлые или слегка угловатые, 5—14×4—12 мкм, рыхло расположенные в межклеточном веществе, собранные в группы по 2—4 и одетые общей материнской оболочкой. Последний признак наиболее четко выражен в нижних частях слоевища; по направлению к вершине 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. Деление клеток происходит в разных направлениях, поэтому для вида характерно отсутствие рядов в их расположении, за исключением самой нижней части. Вследствие рыхлого расположения клеток слоевище легко распадается, но не в продольном направлении, как у *C. fulvescens*, а беспорядочно. Стенки слоевища 17—60 мкм толщины. На поперечном срезе клетки 13—34 (40) мкм высоты и 6—15 мкм ширины,

сильно вытянутые в высоту. Характерно развитие слизистых утолщений у внутренних оболочек и слизи в полости слоевища. В нижних частях растения и в молодых нитях слизь развивается настолько, что заполняет всю полость, к вершине постепенно исчезает. Нередко наблюдается утолщение внешней оболочки до 10—20 мкм.

Растет на прибойной и защищенной литорали, встречается в загрязненных водах.

**Примечание и номенклатурные заметки.** Вид был описан Агардом (J. Agardh, 1883) как *Monostroma groenlandicum*. В 1920 г. Сетчелл и Гарднер (Setchell a. Gardner, 1920) перевели его в род *Enteromorpha*. Авторы считали, что по своей тонкой трубчатой структуре, которая остается замкнутой и никогда не разрывается, образуя однослойную пластину, этот вид гораздо ближе к роду *Enteromorpha*, чем к *Monostroma*, хотя и отличается от видов *Enteromorpha* более или менее рыхлым расположением клеток в межклеточном веществе.

Тщательный анализ морфолого-анатомических признаков этого вида привел нас к заключению, что его нельзя относить ни к *Enteromorpha*, ни к *Monostroma*. В 1968 г. (Виноградова, 1968) он был переведен в род *Blidingia*, поскольку мурманский материал показал, что по целому ряду признаков он примыкает к видам этого рода. Такими признаками были мелкоклеточность, лопастной хлоропласт, один центральный пиреноид, более или менее сильное развитие слизи в полости слоевища.

В ходе дальнейшего изучения этого вида на более обширном материале удалось уточнить ряд анатомических особенностей, после чего отнесение его к роду *Blidingia* представляется нам необоснованным.

От рода *Blidingia* он отличается: 1) рыхлым расположением клеток и 2) развитием через однорядную нить. Кроме того, оказалось, что размеры клеток варьируют в значительных пределах, поэтому вид не может считаться мелкоклеточным.

Сравнение со всеми существующими родами *Ulvales* по комплексу признаков и в первую очередь таких, как характер ранних стадий онтогенеза, способ выхода клеток размножения, анатомическое строение, показало, что вид обнаруживает принципиальное сходство с родом *Capsosiphon*, куда теперь мы его и помещаем. Такими признаками являются: 1) трубчатое неразветвленное слоевище, 2) рыхлое расположение клеток в межклеточном веществе и сравнительно долгое сохранение поделенных клеток в общей материнской оболочке, 3) развитие через однорядную нить, 4) выход клеток размножения через широкое отверстие в верхней стенке клетки.

Если систематическое положение данного вида вызывало много затруднений, то внутривидовая систематика его оставалась крайне простой. В литературе отсутствуют сведения о его внутривидовой дифференциации. Лишь в описании Коллинза (Collins, 1909) говорится о том, что растения из северной части Тихого океана более мелкоклеточны, чем из Атлантики. Нами эти наблюдения не подтвердились. Но, с другой стороны, была выявлена экологическая изменчивость вида, на основании которой мы выделяем две формы: *f. groenlandicus* и *f. magnicellularis* f. nov.

#### *f. groenlandicus* (табл. XV, 1—13).

*Monostroma groenlandicum* J. Agardh, 1883 : 107, tab. 3, fig. 80—83; Rosenvinge, 1893 : 954, fig. 53; Collins, 1909 : 208; Е. Зинова, 1912 : 209, рис. 1 пр. р.; 1929 : 66; 1940 : 152; Nagai, 1940 : 16, tab. 1, fig. 22—24; А. Зинова, 1959 : 148. — *Enteromorpha groenlandica* (J. Ag.) Setchell a. Gardner, 1920 : 248; Taylor,

1957 : 69. — *Blidingia groenlandica* (J. Ag.) Vinogr. (В и н о г р а д о в а), 1968 : 39, рис. 1, 2.

Слоевиде до 10 см высоты и 1—1.5 мм ширины. Клетки с поверхности в нижней и средней частях слоевища (5)7—11(14) × (4)5.5—10(12) мкм, группы клеток и рыхлое их расположение прослеживаются высоко по слоевищу. На поперечном срезе клетки 16—25 мкм высоты и 6—11 мкм ширины, высота их превышает ширину в 1.5—4 раза. Внешняя оболочка может утолщаться до 8—10 мкм, в крайних случаях до 20 мкм (у экземпляров из Охотского моря). При плодоношении клетки увеличиваются в размерах до 11—17 × 8—14 мкм с поверхности и до 30—40 × 10—14 мкм на поперечном срезе.

Форма характерна для верхнего горизонта прибойной скалистой или валунной литорали, где часто образует пояс вместе с *Bangia fuscopurpurea* и *Urospora penicilliformis*. В более защищенные места и в нижние горизонты литорали проникает редко.

Р а с п р о с т р а н е н и е (в соответствии с изученными образцами). **Мурман.** О-в Седловатый, 12 VII 1932 Киреева, как *M. groenlandicum*. — Губа Дальнезеленецкая: бухта Аварийная, пояс *F. serratus*, 16 VI 1961 Гринталь; о-в Безымянный, верх. лит., 30 V 1938 Тиховская, как *M. groenlandicum*; у мыса Пробного 4 VI 1958 КВ; 12 VI 1964 Евтюкова; 26 VI 1961 КВ; сев. часть о-ва Жилого, лит., 6 VI 1958 КВ; бухта Аварийная, верх. лит., 9 VII 1964 Евтюкова; 2 VII 1961 КВ; пересушка 8 V 1961 КВ. — О-в Харлов, бухта Сирены, ср. гор. лит., 30 VII 1939 Либман, как *M. groenlandicum*. — Губа Гаврилово, камни и скалы, 24 VI 1911 ЕЗ, как *M. groenlandicum*. — **Новая Земля.** Антонова губа, лит., 31 VII 1925 Ушаков, как *M. groenlandicum*. — **Берингово море.** Зал. Креста, мыс Опасный, верх. гор. лит., 22 VIII 1968 КВ. — **Командорские о-ва.** О-в Беринга, на вершинах камней ср. части лит. против школы, № 270, 24 V 1931 ЕГ, как *E. intestinalis*. — **Вост. Камчатка.** Кроноцкий зал.: мыс Заводской, 13 VI 1935 Спасский, как *E. intestinalis*; 16 VI 1935 Спасский, как *E. intestinalis*. — **Охотское море.** Бол. Шантар, S-636, 15 VIII 1957 ВВ; № 655, 1957 ВВ. — Аян, S-158, 10 VII 1957 ВВ.

*F. magnicellularis* Vinogr. f. nov. (табл. XVI, 1—10).

*Monostroma groenlandicum* auct. non J. Ag.: Е. З и н о в а, 1912 : 209 пр. р.

Cellulae a facie 13—18 × 11—13 μ, sectione transversali 13—32 μ altae, 11—15 μ latae, in substantia intercellulari laxa et gregarie positae in parte frondis inferiore tantum visae.

In parte media ac inferiore zonae litoralis, in locis defensi in aquis puris et inquinatis.

Mare Barentz — Murman; mare Beeringianum — Sinus Providentiae, insulae Komandorenses; Oceanus Pacificus peninsula Kamczatka; mare Ochotense; insulae Kurilenses; mare Japonicum.

T y p u s. Mare Barentz, Murman, sinus Dalnezelenetzkaia, in lapidibus litoralibus, 8 V 1961, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci URSS (Leningrad) conservatur.

A forma typica cellulis majoribus minus distincte gregariis, magis approximatis differt.

Растения до 20 см высоты и до 2—3 мм ширины 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, выше группы выражены менее четко и клетки располагаются сближенно. На

поперечном срезе клетки 13—32 мкм высоты и 11—15 мкм ширины, при плодоношении размеры несколько увеличиваются. Утолщения оболочек и внутреннее развитие слизи не характерны, однако и внутренняя, и внешняя оболочки могут достигать 10 мкм толщины.

Растет в отличие от типовой формы в среднем и нижнем горизонтах литорали в защищенных и полузащищенных условиях. Встречается в загрязненных водах.

П р и м е ч а н и е. 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 серией переходных форм.

Р а с п р о с т р а н е н и е (в соответствии с изученными образцами). **Мурман.** Губа Териберская, в начале бара против церкви, песок, лит., 12 V 1925, как *E. intestinalis*. — Вост. Лица, 24 VI 1911 ЕЗ, как *M. groenlandicum*. — Губа Дальнезеленецкая: пересушка, камни лит., 8 V 1961 КВ; мыс Пробный, ср. и нижн. гор. лит., 16 V 1961 КВ; бухта Оскара, 22 IV 1961 КВ; 11 V 1964 Евтюкова; 14 IV 1964 Афанасьева. — Губа Ирнышная, зап. берег, ср. гор. лит., 12 VI 1958 КВ; островки на Тюленьем пляже, 4 IX 1963 Евтюкова. — **Берингово море.** Бухта Провиденция, берег к мысу Лихачева, ср. гор. лит., 16 VII 1968 КВ. — **Командорские о-ва.** О-в Беринга, бухта Никольская, устье р. Гаванской, нижн. лит., 12 IV 1931 Кардакова, как *E. compressa*. — **Вост. Камчатка.** Кроноцкий зал., ст. 273, 1934 Спасский, как *E. intestinalis*. — **Охотское море.** Аян, S-106, 9 VII 1957 ВВ. — **Курильские о-ва:** о-в Шикотан, бухта Крабовая: мыс Южн. Входной, сб. 1, 11 V 1955 ОК; риф у Сфинкса, сб. 2, 8 V 1955 ОК. — **Японское море.** О-в Петрова, риф, во время отлива обнажается, на камнях, 12 V 1931 Гайл, как *E. intestinalis*. — Зал. Посьета, п-ов Гамова, о-в Камень Алексева, лит., 23 V 1968 ВМ; бухта Троица, лит. 25 V 1968 ВМ; мыс Стенина, лит., 18 V 1968 ВМ.

Семейство ULVACEAE Lamour.

Л а т о и г о у х, 1813 : 275 (59).

Слоевиде трубчатое, пластинчатое или в виде 2-рядной нити; образовано плотно прилегающими друг к другу клетками. Выход спор и гамет осуществляется через округлое отверстие во внешней стенке клетки. При формировании слоевище проходит стадию однорядной вертикальной нити. У всех представителей наблюдается изоморфная смена форм развития.

Род PERCURSARIA Bory

В о г у, 1823 : 393.

Т и п: *P. percursa* (Ag.) Bory.

Слоевиде нитчатое, состоящее из двух рядов клеток, неразветвленное. Монотипный род.

*Perkursaria percursa* (Ag.) Bory (табл. XI, 3—6).

В о г у, 1823 : 393; 1828 : 206; S e t c h e l l a. G a r d n e r, 1920 : 274, tab. 14, fig. 6; Е. З и н о в а, 19546 : 316, рис. 1; К о г н т а н н, 1956 : 259, fig. 1—7; К а л у г и н а, 1959 : 185, рис. 17; P a r e n f u s s, 1960 : 311, 314; B l i d i n g, 1963 : 20, fig. 5, 6; А. З и н о в а, 1967 : 34. —

*Conferva percursa* Agardh, 1817: 87. — *Ulva percursa* Agardh, 1822: 424. — *Tetranema percursum* (Ag.) Areschoug, 1850: 418. — *Diplonema percursa* (Ag.) Kjellman, 1883: 371; Reinbold, 1893: 201—206. — *Enteromorpha percursa* (Ag.) J. Agardh, 1842: 15; 1883: 146, tab. 4, fig. 113, 116 pr. p.; Chapman, 1964: 202.

Exs. Wittr. et Nordst. № 140 *Enteromorpha percursa*; Phyc. Bor.-Amer. № 469, 968 *E. percursa*.

Слоевище тонконитчатое, двухрядное, 20—40 мкм ширины и 13—20 мкм толщины. Прорастание начинается обычно с образования стелющейся структуры, из которой позднее возникают одна или несколько однорядных нитей, или с непосредственного образования однорядной вертикальной нити. Продольные деления возникают рано, в результате чего однорядная нить очень скоро становится двухрядной, и у взрослой нити однорядные участки фактически отсутствуют. Плоскость продольных делений не остается постоянной, а смещается (часто на 90°). В результате меняется плоскость симметрии, и с видимой поверхности нить выглядит двухрядной, однорядной или с клетками, частично налегающими друг на друга. Деление клеток обычно происходит синхронно в обоих рядах, и клетки имеют одинаковые размеры и форму, но встречаются аномалии, в результате которых образуются участки с одним рядом клеток или с клетками неодинаковой формы. С поверхности клетки прямоугольные, реже квадратные, длина их равна ширине или до 3 раз превышает ширину. На поперечном срезе слоевище овальной формы, состоит из двух полукруглых клеток. Оболочки клеток тонкие. Иногда на нитях имеются участки с утолщенной в форме манжета оболочкой. Это связано с задержкой роста нитей. Когда после периода покоя нити начинают снова расти, утолщенные оболочки остаются в виде кольца на тонкостенных молодых нитях (Hülsbruch, 1937; Kornmann, 1956). Хлоропласт — пластинка с неровными краями, располагается пояском, как у *Ullothrix*, по всей высоте клетки или только в середине. Число пиреноидов варьирует от 1 до 4—5, как правило 2—3. При плодоношении клеточные стенки утолщаются. Размножение бесполое и половое. 4-жгутиковые споры и 2-жгутиковые гаметы выходят через округлое отверстие, будучи заключенными в общий гиалиновый мешок. Изоморфная смена форм развития имеется, но не является обязательной.

Растет в хорошо защищенных от прибоя местах на литорали и в верхней сублиторали, образуя на песчаном грунте спутанные массы. Встречен также в ваннах верхней литорали и сублиторали в лагунах и кутах бухт. Предпочитает опресненные участки моря, легко выносит загрязнение. Широко распространен в бореальной зоне в Атлантическом и Тихом океанах, заходит в Арктику. Несмотря на широкую встречаемость, очень редко образует значительные скопления.

Номенклатурные замечки. Самостоятельность рода *Percursaria* в настоящее время признается большинством альгологов. При этом основным родовым признаком считается двухрядное строение слоевища. Однако нередко в диагнозах можно встретить указание на то, что таллом *Percursaria* состоит из 1—4 и большего числа клеточных рядов (Kyllin, 1949; А. Зинова, 1967). Эти указания являются отголосками путаницы, которая происходит в истории изучения рода.

Род *Percursaria* был выделен Бори (Волу, 1823, 1828) на основе вида *Conferva percursa* Agardh, обладающего двухрядным строением нитей. Однако Агард (J. Agardh, 1842, 1883), не признавая нового рода, помещает его в род *Enteromorpha*, объединяя в нем как однорядные, так и многорядные формы. Позднейшие исследования (Reinbold, 1893) показали, что *E. percursa* J. Ag. включает разные виды: его форма *simpliciuscula* с 1—4 ря-

дами клеток соответствует *C. percursa* Ag. и *E. torta* (Mert.) Reinb., а формы *polysticta* и  $\gamma$  *ramosa* имеют многорядное слоевище и включают наряду с другими видами *Enteromorpha* — *E. prolifera*.

Арескуг (Areschoug, 1850) на основе обсуждаемого вида образует новый род *Tetranema*, так как, по его мнению, взрослый таллом образован 4 рядами клеток. Однако Чельман (Kjellman, 1877a, 1883), просматривая образцы Арескуга, обнаруживает у них только двухрядное слоевище и называет этот род *Diplonema*, поскольку употребление названия *Percursaria* в сочетании с видовым эпитетом *percursa* считает невозможным. То же мнение высказывает Рейнбольд (Reinbold, 1893), подчеркивая, что выделяемый род характеризуется двухрядным слоевищем, и отделяет его от приравниваемых к нему видов *Enteromorpha*.

Новейшие исследования *Percursaria percursa* (Kornmann, 1956; Blanding, 1963, и др.) подтверждают точку зрения, что таллом этого вида образован только двумя рядами клеток. В этом состоит его принципиальное отличие от *Enteromorpha*.

Распространение (в соответствии с изученными образцами). Балтийское море. Эстонская ССР, мыс Роге (Häugen, 1930). — Рижский залив (Skuja, 1924). — Мурман. Губа Дальнезеленецкая: ванна верх. гор. лит., ЛГУ; ванны супралит., открытое место, скалы, 22 VII 1934 Гурьева. — Белое море. Великая Салма, БВС, 31 VII 1967 КВ. — Соловецкие о-ва (Калугина, 1958). — Берингово море. Зал. Креста, бухта Крузенштерна, озерко в верх. лит., 9 VIII 1968 КВ. — Олюторский зал. Пахача, лагуна, озерко в верх. лит., 17 VII 1970 КВ. — Японское море. Зал. Де-Кастри, у р. Самарги, у мыса Золотого. — Совгавань, у мыса Дерюгина (Е. Зинова, 1954б).

Род *ULVA* L. emend. Thur.

Thuret, 1854: 28.

Тип: *U. lactuca* L.

Слоевище пластинчатое, двухслойное, лишенное полости. Трубчатая стадия имеет место в раннем онтогенезе и кратковременна. Слоевище простое, сложнорассеченное или разветвленное. Базальный диск, как правило, — вторичное образование ризоидной структуры. Ризоидные клетки диска в отличие от других клеток слоевища многоядерные. Хлоропласт — грубая пластинка с четким краем; по мере старения клетки становятся зернистым. Пиреноидов несколько. Размножение вегетативное, бесполое и половое. Выход спор и гамет происходит через специальное отверстие — пору, образующееся на вершине сосочкообразного изгиба внешней стенки клетки. Характерная для рода изоморфная смена форм развития может нарушаться, и тогда остается лишь бесполое размножение 2- или 4-жгутиковыми спорами.

Все известные виды — морские, широко населяющие воды Мирового океана. Наиболее характерны для субтропической и бореальной зон.

Примечание. Современное понимание рода *Ulva* соответствует тому смыслу, которое вложил в него Тюре (Thuret, 1854), объединив в пределах этого рода виды с пластинчатым талломом, состоящим из двух плотно соединенных слоев клеток. От *Enteromorpha* его отличает отсутствие полости. Трубчатую стадию таллом *Ulva* проходит в раннем онтогенезе, при дальнейшем росте она полностью исчезает. У *Enteromorpha* же, даже в том случае, когда стенки слоевища смыкаются и полость редуцируется (*E. linza*), остатки ее всегда присутствуют в нижней части растения и по краям слоевища, свидетельствуя о вторичности исчезновения полости. Однако, несмотря на очевидность этих различий, некоторые альгологи (Chapman, 1964) продолжают относить *E. linza* к роду *Ulva*,

с чем нельзя согласиться. С другой стороны, у ряда видов *Ulva* в культуре наблюдается расхождение слоев и образование трубчатых мутантов (Föyn, 1958; Gaupal, 1967). Эти явления представляют отклонение от нормы и объясняются мутагенной ролью культуральных условий (Baudrimont, 1964), а также лабильностью генов, ответственных за преобразование в раннем онтогенезе трубчатой структуры в пластинчатую (Gaupal, 1967).

Наличие сложнорассеченной и разветвленной формы слоевища у пластинчатых двухслойных форм, равно как и присутствие ризоидов высоко над подошвой, послужили основанием для выделения самостоятельного рода *Letterstedtia* (Charman, 1952, 1956). Но поскольку крайние формы, относимые к *Ulva* и *Letterstedtia*, связаны серией постепенных переходов, то указанные выше морфологические критерии вряд ли могут выступать в роли родовых (Parepfuss, 1960).

#### Таксономическое значение некоторых признаков

Для морей СССР указывались следующие виды *Ulva*: *U. lactuca* L., *U. rigida* Ag., *U. latissima* L., а в морях Дальнего Востока, кроме этих трех, еще *U. fenestrata* P. et R. и *U. pertusa* Kjellm. Что касается *U. rigida* и *U. latissima*, то в одних работах они назывались в качестве самостоятельных видов, в других — как формы *U. lactuca*. Все названные виды относятся к группе неразветвленных широкопластинчатых видов.

Проведенные нами наблюдения над изменчивостью видов *Ulva*, обитающих в морях СССР, позволяют критически оценить таксономическое значение ряда признаков, используемых в систематике неразветвленных форм.

Цвет растений не может быть использован как таксономический признак. Считалось, что *U. rigida* отличается от *U. lactuca* и *U. latissima* темно-зеленой окраской. Анализ имеющегося материала показал значительную изменчивость этого признака. Более темная окраска наблюдается у растений молодых, а также растущих в затененных условиях и зимних. Летние растения на мелководьях отличаются желто-зеленой окраской. Интенсивность окраски увеличивается с увеличением степени сапробности воды. Кроме того, нижние части растений окрашены интенсивнее, чем верхние, поэтому экземпляры с оборванной верхней частью (после плодоношения или перезимовывания) оказываются более темного цвета. При отмирании растения становятся белесыми.

Форма слоевища несомненно имеет таксономическое значение в пределах всего рода *Ulva*, включающего виды со сложной и резко различающейся морфологией. Но применение этого признака в группе изученных видов едва ли эффективно. Судя по описаниям, *U. rigida* отличается ланцетно-овальной формой слоевища, по крайней мере в молодом состоянии, тогда как *U. lactuca* (и *U. latissima*) характеризует слоевище, у которого ширина больше высоты. Как показали наши исследования, морфология каждого из видов оказывается гораздо многообразнее, чем принято в описаниях, и наличие той или иной формы слоевища не свидетельствует само по себе о присутствии другого вида. Так, например, у *U. fenestrata* в определенных условиях встречены образцы с ланцетовидной формой слоевища, которая отличает такие виды, как *U. stenophylla*, *U. angusta* и пр. У *U. lactuca* форма слоевища варьирует от подобной *E. linza* до широкопластинчатой. То же отмечает в своей работе Блиндинг (Bliding, 1968).

В недавних работах по *Ulva* в качестве таксономического признака используется форма проростков (Föyn, 1955; Bliding, 1968, и др.). Насколько позволяет судить имеющийся в нашем распоряжении материал,

этот признак не обладает достаточным постоянством и у одного и того же вида варьирует, в значительной мере подчиняясь законам индивидуальной изменчивости.

Количество пиреноидов как таксономический признак применяет Блиндинг (Bliding, 1968). У каждого из изученных нами видов число пиреноидов варьировало в одних и тех же пределах — от 1 до 3, поэтому этот признак не мог быть использован.

Наличие отверстий в пластине — признак, на основании которого были выделены виды *U. fenestrata* и *U. pertusa*. От остальных видов они отличались отверстиями, между собой — количеством их. Предположения о том, что отверстия проедаются моллюсками, высказывались уже очень давно (Greville, 1830), но этот признак продолжал иметь таксономическое значение, хотя нередко наличие перфораций отмечалось у целого ряда видов. Теперь можно с полной уверенностью сказать, что отверстия проедаются моллюсками, в частности *Littorina* (Е. Зинова, 19286). Количество отверстий связано с активностью моллюсков. Так, чукотские образцы *U. fenestrata* отличались цельными пластинами, что хорошо согласуется с отсутствием там моллюсков. Мысль о том, что образование отверстий связано с неравномерностью роста (Setchell a. Gardner, 1920), не может быть принята. Край образованного отверстия регенерирует: клетки здесь увеличены, оболочки их утолщены, что характерно как раз для явления регенерации (Müller-Stöll, 1952). Когда отверстий становится много, растения легко разрываются на лопасти, часто довольно узкие. Таким образом, этот признак не имеет таксономического значения.

Толщина пластины и отношение высоты клеток к их ширине на поперечном срезе — признак, которому обычно придается важное значение при разграничении видов *Ulva*. Так, например, *U. rigida* характеризуется клетками, высота которых (на поперечном срезе) превышает ширину в 2—3 раза, тогда как у *U. lactuca* они почти квадратные. Однако наш материал показал, что степень выражения этого признака меняется с возрастом, со сменой формы развития, с сезоном и условиями среды (см. *U. fenestrata*). Растения одной серии оказываются неодинаковыми по этому признаку. Кроме того, толщина пластины и характер среза меняются в разных частях слоевища. На Чукотке нами были встречены темно-зеленые образцы с оборванным краем, которые по характеру поперечного среза можно было бы отнести к *U. rigida*, если бы собранные в том же месте растения с тонкой пластиной в верхней части не имели бы такого же, как у предыдущего образца, среза в основании. Данжар (Dangeard, 1964) отмечает, что у берегов Франции *U. rigida* встречается только осенью и часто в выбросах. Подобные наблюдения позволяют предположить, что в ряде случаев экземпляры с оборванным верхним краем, и потому более толстые, принимались за самостоятельный вид. Таким образом, в результате просмотра многочисленного материала мы вынуждены были отказаться от применения признака толщины пластин при разграничении видов *Ulva*, обитающих в морях СССР.

Недавно был выделен новый вид *Ulva* (Ardré, 1967), у которого на поперечном срезе клеточные слои были разной толщины. Это явление наблюдалось нами неоднократно в природе; Гайраль (Gaupal, 1967) отмечает его для *U. fasciata* в культуре. Мы считаем, что оно связано с неравномерным воздействием на таллом каких-то факторов среды. К разряду тех же явлений следует отнести наблюдаемую нами разницу в размерах клеток с поверхности на разных поверхностях слоевища.

Форма и размеры клеток с поверхности варьировали в значительной мере в зависимости от сезона, степени сапробности воды, возраста, состояния зрелости, формы развития и географического распространения (см. *U. fenestrata*).

Широкая изменчивость таксономических признаков и отсутствие хиатуса в пределах изучаемого материала, как по отдельным признакам, так и по всему комплексу признаков, показывают, что морфологические критерии для разграничения видов, обитающих в морях СССР, неприменимы.

Однако, учитывая длительную географическую изоляцию, вид, распространенный в дальневосточных морях СССР, следует выделить в качестве самостоятельного — *U. fenestrata* P. et R. Вид, обитающий на Мурмане и в Белом море, мы относим к *U. lactuca*, черноморский — к *U. rigida*. Два последних вида очень сходны морфологически, разделение же их мы производим, приняв точку зрения Фойна (Föyn, 1955), который выделил североευропейскую популяцию и популяцию, распространенную южнее Ла-Манша, в качестве самостоятельных видов по причине их физиологической и географической изоляции. При этом северный вид он назвал *U. lactuca* L., южный — *U. thuretii* Föyn. Название *U. lactuca* для северного вида представляется вполне удовлетворительным, так как Линней описал этот вид с берегов Швеции («in Oceano Barchusiense frequens»). Вид же, названный Фойном *U. thuretii*, правильнее именовать *U. rigida*. Дело в том, что Агард (Agardh, 1822), описывая *U. rigida*, указывает на распространение его в Атлантическом океане до мыса Доброй Надежды, в Средиземном и Черном морях, в отличие от *U. lactuca* из северных морей. Типовой образец *U. thuretii* не сохранился, но изображения Фойна (Föyn, 1955) говорят о полном сходстве его образцов с *U. rigida* (Bliding, 1968). Исходя из этого, черноморский вид мы относим к *U. rigida* (= *U. thuretii* Föyn), вкладывая в него более широкий смысл, чем это принято в литературе.

#### *Ulva lactuca* L. (табл. XVII, 1—9).

Linnaeus, 1753 : 1163; Thuret, 1854 : 23 pr. p.; Kylin, 1949 : 17, fig. 11; Föyn, 1955 : 267; Bliding, 1968 : 540, fig. 1—5. — *Ulva crassa* Kjellman, 1877a : 44, tab. III.

Растения до 50 см высоты и 30 см ширины, широкопластинчатые или овальные, нередко подобные *Enteromorpha linza*, цельные или с отдельными перфорациями, ярко-зеленые или желтоватые. Клетки с поверхности слоевища, включая основание, 4—5-угольные, округлые или угловатые, неправильной формы, расположены беспорядочно; ряды можно наблюдать лишь на отдельных участках слоевища. В нижней части слоевища клетки с поверхности 16—27×11—24 мкм, в верхней части у мурманских образцов 15—21×12—16 мкм, у беломорских — 19—27×13—21 мкм. Толщина пластины в основании слоевища 150—200 мкм, в верхней части 50—80 мкм. Клетки на поперечном срезе в ризоидной части 50 мкм высоты и 32 мкм ширины, над ризоидной частью 32 мкм высоты и 16—20 мкм ширины. Отношение высоты клеток к их ширине равно в нижней части 1.5—2, в верхней 1—1.3 (у беломорских растений) и 1.5—2 (у мурманских растений). Пиреноидов 1—2, до 3.

Растет в нижнем горизонте литорали в защищенных и полузащищенных местах. Несмотря на хорошую изученность флоры Мурмана и Белого моря, редкие находки вида (см. ниже) свидетельствуют о том, что указанный район представляет северную границу ареала вида.

Примечание. Изученные нами образцы по своим признакам вполне соответствуют описаниям *U. lactuca*, данным Фойном (Föyn, 1955) и Блиндигом (Bliding, 1968). Просмотр гербарного материала из разных мест от северной Франции до Гренландии подтвердил правильность отнесения наших образцов к *U. lactuca*.

До сих пор в литературе нет достоверных указаний на нахождение *Ulva* в северных морях СССР. Можно сослаться на работы Брейтфуса (1903; *Ulva*), Дерюгина (1928; *Ulva*), Ниландера и Селана (Nylander et Saelan, 1859; *Ulva lactuca*) и некоторые другие. Однако в настоящее время нельзя сказать, какие именно водоросли подразумевали эти авторы. С большой вероятностью они могли относиться к видам *Ulvaria* или *Monostroma*. Поэтому приводимые ниже находки представляют определенный интерес.

Распространение (в соответствии с изученными образцами). Мурман. Кольский зал., Оленья губа, 1 VI 1932. — Губа Подпахта, выброс, 2 VII 1961 Блинова. — Становище М. Оленья 22 IX 1930 АЗ, как *E. linza*. — Белое море. Кондостров, 1951 Киреева. — Великая Салма, Ругозерская губа, Корга, пояс *F. inflatus*, на камнях, 4 VIII 1967 КВ.

#### *Ulva rigida* Ag. (таб. XVIII, 1—8).

Agardh, 1822 : 410; Thuret, 1854 : 24; А. Зинова, 1967 : 45; Bliding, 1968 : 546, fig. 6—10. — *Ulva thuretii* Föyn, 1955 : 267. — *U. lactuca* auct. non L.: Thuret et Bornet, 1878 : 5, tab. 2, 3; Воронихин, 1908 : 141; Е. Зинова, 1935 : 38; А. Зинова, 1967 : 43.

Растения от нескольких сантиметров до 1 м высоты. Пластина простая или лопастная, с ровными или волнистыми краями, часто с микроскопическими зубчиками по краю и с перфорациями. Форма слоевища меняется от овально-округлой до неправильной, закрученной в форме розетки. Клетки с поверхности в основании слоевища округлые, вертикально не вытянутые, по слоевищу 4—7-угольные, в верхней части 13—27×10—22 мкм (в среднем 18.5×14.4 мкм). Толщина пластины в ризоидной части 150—200 мкм, выше 90—110 мкм, в средней части слоевища 55—95 мкм (в среднем 73 мкм) и в верхней 35—70 мкм (в среднем 47.8 мкм). В нижней части на поперечном срезе клетки радиальнообразные, высота их превышает ширину в 1.5—3 раза. В верхней части характер среза меняется довольно сильно: здесь отношение высоты клеток к их ширине варьирует от 1 до 2, в среднем 1.3. Внутренние клеточные оболочки могут утолщаться. Пиреноидов 1—3.

Один из самых обычных видов в прибрежной части Черного моря. (Отмечен от уреза воды до глубины 15 м. В загрязненных бухтах достигает массового развития.)

Примечание. Наш материал вполне соответствует описанию *U. rigida*, данному Блиндигом (Bliding, 1968), хотя наше понимание вида несколько шире. В качестве отличительных признаков *U. rigida* Блиндиг указывает на наличие микроскопических выростов по краю пластины, на расположение клеток рядами на большей части слоевища и на сильно вытянутые клетки на поперечном срезе в основании растения. Как показал черноморский материал, эти признаки не имеют абсолютного значения, так как могут сильно варьировать.

Распространение (в соответствии с изученными образцами). Черное море. Севастопольская бухта: Севастополь, 1842 Leveillé, как *U. lactuca*; на гелидиуме, 1872 Leveillé, как *U. lactuca* v. *rigida*; 6 V 1907 Воронихин, как *U. lactuca* γ *lactuca*; Севастопольский рейд, 14 VIII 1908, как *U. lactuca* f. *rigida*; колл. № 2, 1907 Воронихин, как *U. lactuca*; Хрустальная, 6 VII 1953, 14 VIII 1953 Шаранина, как *U. lactuca*; спуск к морю у биостанции, 20 VII 1953 Шаранина; у памятника, 7 XII 1952 Гонтарева; пирс у станции и на гл. 6—8 м, 28 VII 1952 Гонтарева; бухта, 27 III 1953 Гонтарева, как *U. rigida*; Приморский бульвар против памятника, 10 V 1951 АЗ; мережа, 12 V 1951 АЗ; ступени пляжа у биостанции, 11 и 28 V 1951 АЗ; Детский пляж, 25 V 1951 АЗ; Хрустальная бухта, 26

и 28 V 1951 АЗ; Приморский бульвар, 18 VI 1904 Шираевский; Севастопольская бухта и окрестности, XI 1962 и VIII 1963 KB; Павловский мысок, 1 и 8 VII, 11 VIII 1932 Шаранина, как *U. lactuca*; Балаклава, как *U. lactuca*; окрестности Севастополя, 20—25 VIII 1889 Коржинский, как *U. lactuca*. — Алушка, Алушта, 22 VII и 7 VIII 1880 Коржинский, как *U. lactuca*. — Ялта—Алушка, 11 III 1951 Полегика. — Феодосия, 1908 Сарандинаки, как *U. lactuca f. rigida*. — Карадаг и окрестности, 5 VII, 18 VIII 1953 Тренина. — Магарач, 1852 Businer, как *U. lactuca*. — Около Тамани, 1868 Land, как *U. lactuca*. — Одесса, 1876, как *U. lactuca*; окрестности Одессы, 1870—1874 Срединский. — Новороссийская бухта: 20 VII 1927 ЕЗ, как *U. lactuca*; мысок биологической станции, 1929 ЕЗ, как *U. lactuca*; порт, 25 VIII 1925 Водяницкая, как *U. lactuca f. latissima*; колхозный участок у биостанции, 12—23 IX 1953 АЗ; порт, днище катера «Натуралист», 1 X 1953 АЗ; между биостанцией и канализационным стоком, 8 IX 1953 АЗ; мысок биостанции, 2 X 1953 АЗ; к северу от рыбзавода, 15 IX 1953 АЗ; на стенках старой каботажной пристани, 5 X 1953 Стефанов; Галацкая бухта, 28 IX 1953 АЗ; многочисленные сборы вдоль всего побережья Новороссийской бухты, VII 1964 KB. — Анапа, Геленджик и Голубая бухта, VII 1964 KB.

*Ulva fenestrata* P. et R. (табл. XIX, 1—6; XX, 1—9).

Постельс и Рупрехт, 1840: 26, табл. 37; Nagai, 1940: 8, tab. 1, fig. 5—6; tab. 3, fig. 1; Е. Зинова, 1954а: 368 pr. p.; 1954б: 317 pr. p.; 1954в: 267. — *Ulva pertusa* Kjellman, 1897: 4, tab. 1, 3, fig. 1—6; Nagai, 1940: 8; Tokida, 1954: 57. — *U. lactuca* auct. non L.: Е. Зинова, 1928б: 30; 1930: 90; 1933: 12 pr. p.; 1952: 84; 1954а: 368 pr. p.; 1954б: 316 pr. p.; 1954в: 266 pr. p.; А. Зинова, 1959: 148; Возжинская, 1964: 419.

Растения от нескольких сантиметров до 1 м высоты. Пластина простая или рассеченная с ровными или волнистыми краями, округлая, овально-удлиненная или широко пластинчатая, неправильной формы, часто с перфорациями; начинается непосредственно от подошвы или снабжена короткой цилиндрической ножкой. Основание клиновидной или сердцевидной формы (признак, наилучшим образом выраженный у молодых растений). При высушивании к бумаге прилипают лишь растения молодые и тонкие. 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, расположены беспорядочно. Ризоидные клетки темно-зеленые, значительно крупнее вегетативных клеток, 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. Размеры клеток с поверхности варьируют в значительной мере (см. стр. 71). В середине верхней половины растения они имеют размеры 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 также уменьшается к вершине, внизу она от 22 до 49 мкм, вверху от 20 до 43 мкм. Ширина клеток 10—27 мкм. Отношение высоты клеток к их ширине меняется от (1)1.2 до 3. Квадратные в поперечном сечении клетки редки. Внутренние клеточные оболочки могут утолщаться, и тогда между клеточными слоями образуется слизистый слой до 30 мкм толщиной. Пиреноидов в клетке 1—3. При плодоношении клетки округляются и увеличиваются в размерах, оболочки утолщаются.

Растет на литорали и в сублиторали до глубины 25 м, в местах защищенных и открытых, в чистых и загрязненных водах. Один из самых распространенных видов зеленых водорослей в морях Дальнего Востока.

Примечание. Изучение изменчивости *U. fenestrata* в морях Дальнего Востока дало некоторые интересные результаты.

Клетки у спорофита крупнее, чем у гаметофита. На япономорском материале клетки спорофита в среднем были 25.0×20.1 мкм, гаметофита — 19.8×16.3 мкм. При этом толщина пластины составляла в том и другом случае 54.5 мкм. То же отмечает Токида (Tokida, 1954) для *U. pertusa*. С другой стороны, размеры клеток менялись с экологией — зависимость, прослеженная на популяции с берегов юго-западного Сахалина (при измерениях принадлежность к той или иной форме развития не учитывалась). У растений из защищенных мест с признаками заиления (зона зостеры) средние размеры клеток в верхней половине были 15.5×13.1 мкм, в зоне филлоспадикса при хорошей промываемости — 17.7×13.8 мкм и на открытых местах (гряды, кораллиновые тротуары) — 20.4×16.3 мкм. В том же направлении происходило уменьшение толщины пластины: 77.4, 71.7 и 69.7 мкм соответственно.

Сравнение летнего материала (июнь—сентябрь) из разных частей ареала показало, что происходит постепенное уменьшение размеров клеток с поверхности с юга на север:

Район	Размеры клеток (в верхней части слоевища)
Японское море . . .	20.5 ± 0.56 × 16.5 ± 0.38 мкм
О-в Сахалин . . . .	19.3 ± 0.39 × 15.8 ± 0.33 »
Южные Курилы . .	17.8 ± 0.45 × 14.1 ± 0.36 »
Охотское море . . .	15.7 ± 0.50 × 12.7 ± 0.37 »

Выведенная зависимость относится к разряду статистических, так как в любой точке ареала размеры клеток варьируют в значительной мере. Влияние температуры в этом случае подтверждается сезонными наблюдениями, проведенными на круглогодичном материале О. Кусакина с о-ва Шикотан (бухта Крабовая). Из приведенных ниже данных видно, что средние размеры клеток в летние месяцы заметно больше, чем в зимние:

Месяц	Размеры клеток (средние, мкм)	Температура воды (средняя, °С)
Январь . . . . .	10.8 × 8.7	+0.5
Февраль . . . . .	9.4 × 7.4	-0.15
Март . . . . .	12.8 × 8.9	-0.6
Апрель . . . . .	12.1 × 9.6	+0.4
Май . . . . .	14.4 × 12.3	+3.1
Июнь . . . . .	15.6 × 13.7	+5.8
Июль . . . . .	22.2 × 15.6	+13
Август . . . . .	17.1 × 13.8	+14.4
Сентябрь . . . . .	17.2 × 13.7	+15.5
Октябрь . . . . .	17.3 × 14.6	+12.5
Ноябрь . . . . .	16.7 × 13.6	+6.9
Декабрь . . . . .	12.3 × 10.0	+3.3

Общие средние размеры для июня—ноября 17.5 ± 0.28 × 14.2 ± 0.23 мкм, тогда как для декабря—апреля 11.8 ± 0.47 × 9.4 ± 0.34 мкм. (Данные температуры взяты из диссертации О. Кусакина, 1957 г.). Соответствующей изменчивости в характере сезонов проследить не удалось.

Поскольку на гербарном и фиксированном материалах не всегда удается отличить гаметофиты от спорофитов, можно предположить, что сезонная разница в размерах клеток вызвана отчасти преобладанием той или иной формы развития. Форма клеток меняется в связи с ростом и делением клеток, возрастом растения, с состоянием зрелости. У растущих молодых растений клетки более угловатые, с тонкими оболочками и мень-

шими межклеточными пространствами. С возрастом и в связи с плодоношением оболочки утолщаются, очертания клеток округляются, межклетники выступают явственнее.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Чукотское море.** О-в Врангеля, бухта Роджерса, к востоку от полярной станции, 30 XII 1937 Городков, как *U. lactuca* f. *rigida*. — **Берингово море.** Зал. Лаврентия, 30 VII 1968 КВ. — Аккани, выброс, 19 VIII 1962 ЮП. — Зал. Креста, Эвбекиног: галечная лит., ср. гор., 11 VIII 1968 КВ; у морского порта, 6 VIII 1968 КВ; мыс Опасный, лит., 22 VIII 1968 КВ. — Олюторский зал.: мыс Останцы, 17 VII 1970 КВ; бухта Лаврова, 15 VIII 1970 КВ. — Зал. Корфа, гавань Сибирь, 6 VIII 1960 Катенин. — **Командорские о-ва.** О-в Беринга: VIII 1847, как *U. lactuca*; мыс Северный, лит., 26 III 1931 ЕГ, как *U. lactuca*; на рифах у порохового склада, 1931 ЕГ, как *U. lactuca*; Входной риф, 1930 и риф у питомника, 1931 ЕГ, как *U. fenestrata*. — **Вост. Камчатка.** 1849 Нв Postels, как *U. fenestrata*. — Авачинский зал.: Петропавловск, эксп. Литке, как *U. fenestrata*; VII 1848, как *U. lactuca*; 1853—1856 Wright, как *U. latissima*; бухта Моховая, V 1909 Савич, как *U. lactuca* f. *latissima*; № 4979, V 1909 Савич; Тарьинская бухта, 7 VI 1908 Комаров, как *U. lactuca* f. *latissima*; 21 VI 1908 Раменский, как *U. lactuca* α *rigida*; бухта Ахомтен, 1935 Бекман, как *U. fenestrata*, 23 XII 1933 и 2 V 1934 Спасский, как *U. lactuca*; мыс Кодак, 1930 Попов, как *U. fenestrata*; бухта Солеварка, 1930 Попов, как *U. fenestrata*. — Кроноцкий зал.: Семячик, 23 VIII 1934 Спасский, как *U. fenestrata* и *U. lactuca*; IX 1909 Савич, как *U. lactuca* α *rigida*; бухта Моржовая, 7 IX 1934 Спасский, как *U. lactuca*. — **Охотское море.** Камчатка: Iavina, IX 1847 Вознесенский, как *U. lactuca*. — Мыс Утколокский, 19 VIII 1963 ВВ. — Пенжинская губа: о-в Зубчатый, 25 VIII 1965 Блинова; кекур у р. Вавачун, 24 VIII 1965 Блинова; мыс Рифовый, 27 VIII 1965 Блинова; мыс Тайгонос, VIII 1965 ВВ. — Гижигинская губа: мыс Арегичинский, 29 VIII 1964 ВВ; мыс Горка, 27 V 1955 Матвеева; зал. Островной, 22 VII 1957 ВВ. — Зал. Удачи, 28 VIII 1964 ВВ и Блинова. — Зал. Бабушкина, 13 IX 1965 Блинова; мыс Бабушкина, 27 VI 1964 Блинова. — Бухта Нагаева: 6 IX 1949 Ушаков, как *U. fenestrata* и *U. lactuca* f. *latissima*; 26 VII 1959 Реутт; 3—13 VIII 1930. — Губа Мамга, 28 VII 1844 Миддендорф, как *U. latissima*. — Мыс Нихта, 26 и 28 VII 1844 Миддендорф, как *U. lactuca* и *U. fenestrata*. — Мальминские о-ва, VII—VIII 1845 Вознесенский, как *U. lactuca*. — Аян: 30 IX 1957 Селицкая; порт, 28 VII 1912 Соколов; мыс Аян, №№ 36—41, VII—VIII 1845 Вознесенский, как *U. fenestrata*; бухта у Аяна, 24 VI 1903 Щеголев, как *U. lactuca*. — Джукчандран, 13 VII 1844 Миддендорф, как *U. fenestrata*. — О-в Медвежий, 1844 Миддендорф, как *U. fenestrata* и *U. latissima* var. *undulato-crispa*. — Наяхан, 24 VII 1954 Селицкая. — Укой, 7 X 1957 Селицкая. — Зал. Забияка, 29 VII 1957 Селицкая. — Бухта Гертнера, 1 VIII 1957 Селицкая. — Мыс Литке, 3 X 1957 Селицкая. — О-в Бол. Шантар, 28 VIII 1957 Селицкая, 1 и 3 VIII, 17 IX и 13 X 1927 Закс, как *U. lactuca*. — О-в Удд, со стороны моря, 17 VII 1928 Ушаков, как *U. lactuca*. — Амурский лиман, у о-ва Огби в бухте Дельфин, 12 VIII 1928, как *U. lactuca*. — О-в Сахалин. Ныврово, гл. 2 м, 26 VIII 1955 ВВ. — Охотское, 22 VII 1955 ВВ. — Восточный, 2 VIII 1955 ВВ. — Зал. Терпения, мыс Острый, 22 VII 1955 ВВ. — Станция 83, 12 VIII 1955 ВВ. — Медведевка, 7 VII 1955 ВВ. — О-в Уш, 11 VII 1928 Ушаков. — Пост Дуэ, X 1871 Августинович, как *U. lactuca* f. *latissima* и f. *rigida*. — Ивановка, 13 IX 1954 ВВ. — Мыс Ламанон, 29 VIII 1954. — Антоново: лагуна, 30 VII 1946 ЕГ, как *U. latissima*, гл. 0.5—1 м, 25 VIII 1946 ЕГ; лагуна, 16 VIII, 14 и 29 IX 1946 ЕГ; 28 VII 1954 Селицкая; 10 IX 1954 ВВ; VIII 1965 ЮП; 17—29 VII 1966

КВ. — Пос. Правда, лагуна, 30 VIII 1966 КВ. — Побережье от пос. Заветы Ильича до Ясноморска, 27 VII—30 VIII 1966 КВ; Ясноморск, 10 IX—3 X 1965 ЮП. — Невельск, 3 VII 1949 Попов. — К югу от Горнозаводска, 19 VII 1954 ВВ. — Мыс Крильон, 30 VI 1955 ВВ. — Зал. Анива: 14 VIII 1947 ЕГ; выбросы, 10 VIII 1965 ЮП; Кочубице, скала, 13 VII 1947 Скарлато; у ковша, 14 VIII 1947; лагуна Буссе, мыс Ивовый, 21 V; 30 VII 1898 Шестунов, как *U. lactuca*. — Корсаков: 14 VII 1966 КВ; 30 VII 1947 Земцов; пост Корсаковский, VII 1898 Шестунов. — Озерское, 14 VII 1955 ВВ. — **Курильские о-ва.** О-в Парамушир: ст. 5, 1 VI 1954; ст. 178, 25 VIII 1954; ст. 179, 26 VIII 1954 В. Короткевич. — О-в Итуруп. Бухта Золотая: разр. 12 и 13, 1 VIII 1954 ОК; разр. 14, 2 VIII 1954 ОК. — Зал. Куйбышевский: разр. 9, 28 VII 1954 ОК; разр. 11, 30 VII 1954 ОК; разр. 26, 27 VII 1954 ОК. — Зал. Китовый: разр. 31, 29 VIII 1954 ОК; разр. 33, 30 VIII 1954 ОК; разр. 34, 31 VIII 1954 ОК. — Зал. Доброе Начало: разр. 17, 12 VIII 1954 ОК; разр. 18 и 19, 13 VIII 1954 ОК; разр. 20, 16 VIII 1954 ОК; поселок Иодное, разр. 25, 17 VIII 1954 ОК; бухта Белавина, разр. 35, 1 IX 1954 ОК. — Зал. Касатка: разр. 1, 13 VII 1954 ОК; разр. 2, 14 VII 1954 ОК; разр. 3, 15 VII 1954 ОК; разр. 6а, 13 IX 1954 ОК; разр. 20, 14 VIII 1954 ОК; разр. 36, 11 IX 1954 ОК; разр. 37, 12 IX 1954 ОК; разр. 38, 14 IX 1954 ОК; сб. 72, 22 IX 1955 Овчинникова. — О-в Кунашир: разр. 11, 20 VII 1951 ОК, как *U. fenestrata*; разр. 12, ванна, защищенная от прибоя, 17 VII 1951 ОК; разр. 14, 19 VII 1951 ОК; разр. 16, 21 VII 1951 ОК; разр. 18, пояс *Zostera*, 30 VII 1951 ОК, как *U. lactuca*; разр. 28, ванна в ср. гор. лит., 6 XII 1954 ОК; сб. 1 и 2, 9 I 1955 ОК; разр. 29, 17 VIII 1951, как *U. latissima*; разр. 30, 10—11 I 1955 ОК; зал. Измены, пляж у поселка Сенная, 5 VII 1951 Щеголев; сев.-вост. часть лимана на п-ове Весло, 4 VIII 1951 Щеголев; бухта Южно-Курильская, лит. у Чертова Пальца, 2 IX 1966 Павлова; севернее мыса Сукачева, 2 IX 1966 ЮП. — О-в Шикотан. Бухта Димитрова: 5 IX 1949 ОК; мыс Южн. Входной, 5 IX 1949 Полетика. — Бухта Мацуба, вост. берег, 22 VIII 1949 Полетика. — Бухта Горобец: южн. берег, 24 VIII 1949 Полетика; риф у речки, 24 VIII 1949 ЕГ. — Бухта Отрадная: гл. 90 см, 17 IX 1949 Михайлова, как *U. latissima*; мыс Южн. Входной, 8 VIII 1949 ЕГ. — Бухта Ноторо: 21 VIII 1949 ЕГ, как *U. rigida*; разр. 2, 21 VIII 1949 Полетика. — Бухта Шикотан, кут, 7 VIII 1949 ЕГ; мыс Южн. Входной, 8 VIII 1949 Полетика. — Бухта Дельфинья, 16 IX 1966 ВМ. — Бухта Тибои, 22 VIII 1947 Скарлато. — Бухта Церковная: передний край рифа, 6 IX 1949 ЕГ, как *U. rigida*; ванна, 6 IX 1949 ЕГ; Два Пальца, 6 IX 1949 Полетика; у заставы, 7 IX 1949 ЕГ; первая и вторая бухточки от заставы, 7 IX 1949 Полетика. — Бухта Анама: мыс Брекчиевый, риф за столбом, 23 VII 1949 ЕГ; 27 VII 1949 ЕГ; мыс Сфинкса, 8 IX ОК; вост. вход в бухту Анама, 14 VIII 1947 Кобякова; мыс Южн. Входной, 6 VIII 1949 ЕГ, как *U. lactuca*; мысы Выходные прибрежные, 10 и 25 VIII 1949 ЕГ, как *U. rigida*; мыс Ближний входной, 28 VII 1949 ЕГ, как *U. rigida*; драга № 2, 13 IX 1949 ЕГ; драга № 4, 15 VIII 1949 ЕГ; кут, пляж у 1-й речки, 26 VII 1949 ЕГ, как *U. latissima*; выброс, 22 VII 1949 ЕГ, как *U. rigida*. — Бухта Крабовая: пляж у электрост., 22 V, 9 и 12 XII 1955 ОК; вдоль пирса, гл. 2.5—4.5 м, 4 X 1954, 17 I 1955 ОК; разр. 1, сб. 2, 25 X 1954 ОК; сб. 3, ср. гор. лит., 28 XII 1954 ОК; 27 IV 1955 ОК; разр. 2, 10 XI 1954 ОК; 25 III 1955 ОК; разр. 3, 26 X 1954 ОК; 12 XI 1954 ОК; 13—14 XII 1954 ОК; 25 I 1955 ОК; разр. 6, 9 XI 1954 ОК; разр. 8, 12 XII 1954 ОК; риф у Пальца, 11 XII 1954 ОК; мыс Ближний Брекчиевый, 22 I, 7 II и 21 IV 1955 ОК; риф у Сфинкса, 8 V 1955 ОК. — О-в Юрий, бухта Катерная, 28 IX 1955 Овчинникова. — О-в Зеленый, со стороны Южно-Курильск. пролива, сб. 77 и 81, 27 IX 1955 Ов-

чинникова. — О-в Анучина, сб. 88, 30 IX 1955 Овчинникова. — О-в Танфильева, скала, 27 IX 1955 Овчинникова. — О-в Полонского, охотоморская сторона, 26 IX 1955 Овчинникова. — Японское море. Материковое побережье. Зал. Де-Кастри, 20 VI 1870 Рейнгардт, как *U. lactuca*. — О-в Обсерватория, 1929 Тарасов; у поселка, 20 VIII 1948 Шапова. — Мыс Мангал, выброс, 12 VI 1968 ВМ. — Совгавань, морская сторона перешейка, 5 VIII 1948 Киреева. — Бухта Опричник, 26 VIII 1965 Васендин. — Бухта Гроссевичи, 14 VIII 1924 В. М. Савич, как *U. fenestrata*. — Бухта Ольги, 16 VIII 1926 ЕЗ, как *U. lactuca* f. *rigida*. — Бухта Преображения: 1926 ЕЗ, как *U. lactuca*; 19 I 1934 Робенко, как *U. lactuca*; 1934 Кардакова, как *U. fenestrata*. — К югу от южн. мыса бухты Рында, гл. 13 м, 25 VIII 1956 Василенко. — Бухта Находка, 1913 Комаров, как *U. lactuca* f. *latissima* и f. *rigida*. — Зал. Стрелок, гл. 15 м, 28 VIII 1956 Василенко. — Тинкан, 22 VIII 1913 Комаров, как *U. lactuca* var. *rigida*. — О-в Путятина, 4—9 VI 1964 ЮП. — Сев. сторона бухты Назимова, 11 VI 1964 ЮП. — Бухта Диомид, 1900 Шмидт, как *U. lactuca* f. *latissima*. — Бухта Патрокл: мыс Басаргин, 22 и 25 VIII 1925 Закс, как *U. lactuca*; 12 V 1926 Закс, как *U. lactuca* f. *latissima*; 7 VII 1931 ЕЗ, как *U. latissima*; 8 V, 9 и 24 VII, 10 VIII 1926 Кузнецов, как *U. lactuca*. — Бухта Улисса, 22 VIII 1925 и 23 XI 1926 Закс, как *U. lactuca*. — У скалы Пещерной, гл. 1 м, 11 VIII 1928 Гайл. — О-в Петрова, VII 1933 Кардакова. — Владивосток: 26 VIII 1926 Попов; бухта Золотой Рог, 8 X 1926 Попов; 1925 Закс, как *U. lactuca* f. *latissima*; пролив Старка, 16—21 V 1966 Борисова; о-в Попова, выбросы, 23 VI 1963 Борисова. — О-в Верховского, 17 V 1966 Борисова. — Амурский зал., станция Чайка, 6 V 1968 ВМ. — Бухта Перевозная, 18 VII 1967 Борисова. — Бухта Манчжур, 15 VI 1935 Робенко, как *U. fenestrata*. — Зал. Посыета: бухта Экспедиции, 27 VI 1962 Василенко; гл. 0.5—1.5 м, 7 VII 1964 ЮП; бухта Сивучья, гл. 18.5 м, 21 VII 1962 Василенко; бухта Троица, Рисовая падь, 8 IX 1957 Василенко; Андреевский мыс, 17 V 1961 ВМ; станция 9, гл. 13 м, 31 V 1967 Борисова; лит., 11 VII и 28 X 1966 ВМ; у поселка Андреевка, 23 VI 1967 ВМ; кут бухты, 27 XI 1967 ВМ; мыс Крейсера, лит. ванны, 14 VII 1962 и гл. 1.5 м, 7 VII 1962 Василенко; 30 V и 9 VI 1965 ЛП; о-в Фуругельма, 23 V 1965 ЛП; бухта Постовая, 18 V, 5 и 22 VII 1965 ЛП; мыс косы Чурхадо, гл. 0.5 м, 12 V 1965 ЛП; бухточка рядом с мысом Крейсера, 6 IX 1965 ЛП; бухта Рейд Паллады, 3 IX 1965 ЛП; мыс Шелех, 21 VI 1965 ЮП; 16 VI, 13 VII, 4 и 9 IX 1965 ЛП; бухта Миноносков, 15 VII 1965 ЛП; мыс Поворотный, 6 VIII 1965 ЛП. — Обрастания (сборы Тарасова): «Владивосток», 13 XI 1954; «Шилка», 13 XI 1955; «Приморье», 21 IX 1954; «Самарканд»; Сейнер 24, 1 XII 1955; краболов «Чернышевский», 8 XI 1955; «Тобольск», 10 X 1954.

#### Род ULVARIA Rupr.

Ruprecht, 1850: 218 (410); Bliding, 1963: 8; Gayral, 1964: 2151; Виноградова, 1967a: 112. — Non *Ulvaria* Bliding, 1960: 172.

Тип: *U. splendens* Rupr.

Слоевище пластинчатое, однослойное, на трубчатой ножке. Трубчатая стадия кратковременна, наблюдается только в раннем онтогенезе. Слоевище простое, иногда с микроскопическими пролификациями. 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 фенолоксидазы. Выход спор и гамет происходит через специальное отверстие — пору, образующуюся на вершине сосочкообразного изгиба внешней стенки клетки.

Все известные виды — морские. Распространены в северных частях Атлантического и Тихого океанов.

Примечание. Название *Ulvaria* было введено Рупрехтом (Ruprecht, 1850) на основе *Ulva fusca* P. et R. и *U. splendens* R. для обозначения однослойных видов *Ulva* и представляет собой синоним позднее появившегося названия *Monostroma* (Thuret, 1854), однако последнее получило гораздо более широкое распространение и вытеснило из употребления *Ulvaria*. Поэтому *U. fusca* и *U. splendens* были переведены в род *Monostroma* (Wittrock, 1866), где и находились до самого последнего времени. Всесторонние исследования *Monostroma fuscum* и близких видов (Bliding, 1963, 1968; Tatewaki, 1963, 1969; Gayral, 1964; Виноградова, 1967a; Dube, 1967) показали, что они стоят особняком среди однослойных пластинчатых форм и заслуживают выделения в отдельный род. В настоящее время самостоятельность рода *Ulvaria* не вызывает сомнений. Наличие целого ряда особенностей отличает его от остальных однослойных организмов и сближает с *Ulva*. Такими особенностями являются форма и текстура слоевища, строение и форма клетки, характер хлоропласта и число пиреноидов, а главное, наличие изоморфной смены форм развития и способ прорастания и формирования слоевища. Отличия от *Ulva* сказываются лишь на поздних стадиях роста. Различия в форме роста, в результате которого *Ulva* становится двухслойной, а *Ulvaria* однослойной, несмотря на большое сходство и параллелизм в целом ряде признаков, служат достаточным основанием для отделения *Ulvaria* от *Ulva*. В недавней работе Блиндинг (Bliding, 1968) расширил понятие рода *Ulvaria*, включив в него вид *Monostroma oxysperma* (Kütz.) Thur. на основании сходства в ранних стадиях онтогенеза. *M. oxysperma*, так же как и виды *Ulvaria*, проходят в своем развитии стадии порядной нити — трубчатую и пластинчатую. Однако все остальные признаки обнаруживают принципиальное различие этих организмов. У *M. oxysperma* клетки расположены рыхло и имеют форму, не свойственную представителям семейства *Ulvaceae*; выход спор происходит в результате разрушения клеточных стенок; изоморфная смена форм развития отсутствует, известен лишь единственный способ размножения 2-жгутиковыми нейтральными клетками. Все эти различия, главное, различия в организации слоевища и в характере расположения клеток, не позволяют согласиться с выводом Блиндинга. Как указывалось ранее, *M. oxysperma* следует считать представителем отдельного рода *Gayralia* и семейства *Gayraliaceae*, наиболее близкого к семейству *Capsosiphonaceae* (Виноградова, 1969).

Своеобразным признаком рода *Ulvaria* является присутствие бурого пигмента. Оказалось, что оно вызвано наличием фенолоксидазы; выделенной из *M. fuscum* (Tocher a. Craigie, 1966). Другая особенность рода — форма хлоропласта. Первоначально цельная цилиндрическая пластинка окружает центральную вакуоль, занимающую более 2/3 объема клетки. Уже у молодых растений хлоропласт растягивается, и основная его масса сосредоточивается у внешних краев клетки, так что между половинами остается узкая перемычка. Поскольку с окружающей средой таллом связан обеими поверхностями, такое расположение хлоропласта при значительной высоте клеток в поперечном сечении наиболее эффективно и экономно. Действительно, двойной хлоропласт более характерен для высоких и узких клеток, чем в случае тонкого таллома; на стадии пузыря более заметное его скопление наблюдается у внешней стенки.

В литературе описано несколько видов *Ulvaria* (некоторыми специалистами они продолжают относиться к роду *Monostroma*): *U. fusca*, *U. blyttii*, *U. obscura*, *U. splendens*, *M. crispatum*. В настоящее время в толковании этих видов не существует единства. Указанные названия встречаются не только в качестве видовых, но и как названия форм, разновидностей или как синонимы в самых разных комбинациях (Setchell a. Gardner, 1920; Е. Зинова, 1928б, 1940; Taylor, 1957; Lund, 1959; Виноградова, 1967а; Bliding, 1968). Основными видовыми признаками в роде считались внешняя форма слоевища, его цвет и блеск, толщина пластины и высота клеток на поперечном срезе.

Цвет и блеск слоевища как видовые признаки входили в описание видов у целого ряда авторов. Рупрехт (Ruprecht, 1850) выделил *Ulva splendens* на том основании, что она отличается от *Ulva fusca* черно-коричневым, более грубым и более блестящим талломом. В монографии Виттрока (Wittrock, 1866) цвету также придается большое значение: *M. fuscum* характеризуется грязно-зеленой и буро-зеленой окраской, *M. blyttii* — черно-зеленой окраской и почти кожистым слоевищем, а *M. splendens* — буро-зеленым кожистым слоевищем. Как показали наши исследования, окраска варьирует от светло-зеленой до черно-бурой. Следует отметить, что обычно имеется в виду цвет высушенных экземпляров, так как в живом состоянии растения сохраняют зеленую окраску разной интенсивности. Цвет меняется в процессе развития организма и в зависимости от внешних условий. Молодые растения — ярко-зеленого цвета, причем начинающий рост зимой — более темных тонов, чем летние. По мере старения начиная с основания слоевища преобладающим в окраске становится бурый тон. Кроме того, окраска связана с условиями освещения и, вероятно, опреснения. Светло-зеленые экземпляры можно найти летом на пологой литорали в куту губ. Выделение бурого пигмента проявляется в разной мере, наиболее свойственно оно растущим талломам. Блеск слоевища связан с общей толщиной пластины и с толщиной клеточных оболочек, хотя последний не испытывает сильных колебаний.

Форма и размеры слоевища также использовались многими авторами для видовой характеристики (Ruprecht, 1850; Wittrock, 1866). Челлман (Kjellman, 1883) описал новый вид *M. crispatum* из Норвегии на основании формы слоевища — овальной с клиновидным основанием и курчавым краем. По нашим наблюдениям, все молодые растения имеют овальную или ланцетовидную форму с клиновидным основанием и нередко волнистым краем. Более старые растения широкие, цельные или разделенные. Самые крупные и широкие экземпляры наблюдаются летом в защищенных местах; зимой и весной на открытых побережьях ланцетовидная форма может сохраняться и у взрослых растений. Степень изрезанности слоевища зависит в первую очередь от удара волны, поэтому растения открытых мест обычно разорванные; однако эта зависимость проявляется не всегда, поскольку на прибойных местах растения мельче и потому чаще сохраняют целостность, в то время как в защищенных местах пластина, достигая значительных размеров, легко разрывается от небольшого движения воды.

Толщина пластины и высота клеток на срезе — основной анатомический признак, используемый в систематике данных видов. Виттрок (Wittrock, 1866) указывает, что для *M. blyttii* свойственна пластина 65—70 мкм толщины, для *M. splendens* 49—53 мкм, а для *M. fuscum* 20—25 мкм. Но уже Клин (Klein, 1874), а за ним Розевинге (Rosenvinge, 1893) выступают против применения этого признака в качестве видового и показывают, как толщина пластины и высота клеток меняются в разных частях слоевища. Этот признак, как показали наши наблюдения, сильно варьи-

рует и от растения к растению, подчиняясь законам индивидуальной изменчивости. Дьюбе (Dube, 1967) и Блиндиг (Bliding, 1968) также отказываются от применения признака толщины таллома в качестве таксономического критерия.

Характер пузырьвидной стадии — признак, на основании которого *Ulvaria obscura* выделяется как самостоятельный вид (Rosenvinge, 1932; Gayral, 1962b). Было замечено, что для *U. fusca* характерна веретеновидная изогнутая форма пузыря и вскрытие его посредством щели, образующейся сбоку на вогнутой стороне и идущей к вершине и основанию. У *U. obscura* пузырь грушевидный и вскрывается посредством нескольких щелей, идущих от вершины. Однако имеются данные (Tatewaki, 1963; Dube, 1967) о том, что *U. fusca* с тихоокеанского побережья Америки, так же как и из Японии, имеет грушевидную трубчатую стадию и открывается, хотя и одной щелью, но идущей от вершины вниз. Эти данные наряду с нашими наблюдениями показывают варибельность этого признака и его недостаточность для признания видовой самостоятельности *U. obscura*. Наличие у последнего вида анизогамии (Gayral, 1961) также не может служить отличительным признаком.

Все указанные признаки варьируют таким образом, что провести какие-либо границы между описанными видами становится очень трудно. Однако сравнение тихоокеанских образцов с атлантическими показало, что в среднем они отличаются по ряду признаков. Толщина пластины у тихоокеанских растений больше, чем у атлантических. Клетки в поперечном сечении — выше, при той же ширине, внешние оболочки несколько толще. Кроме того, в азиатских морях СССР растения более бурого цвета. В остальном формы очень сходны. Учитывая географическую изоляцию, целесообразно считать, что из всего многообразия описанных видов существует лишь два самостоятельных: один в Тихом океане, другой в Атлантическом. Первый должен был бы называться *U. fusca* (Виноградова, 1967а), однако было найдено (Bliding, 1968), что сочетание *U. fusca* уже употреблялось в литературе (*Ulva fusca* Huds. = *L. saccharina*) и поэтому *U. fusca* P. et R. — название незаконное. Следовательно, вид, обитающий в дальневосточных морях, должен называться *Ulvaria splendens* Rupr. Атлантический вид в соответствии с правилами номенклатуры следует называть *U. obscura* (Kütz.) Gayral. Хотя степень выражения всех признаков тесно связана с экологическими условиями, определенной приуроченности их к условиям среды у видов, обитающих в морях СССР, не обнаружено, и поэтому пока нет оснований для их внутривидового деления.

#### *Ulvaria splendens* Rupr. (табл. XXI, 1—6).

Ruprecht, 1850 : 218 (410). — *Ulvaria fusca* (P. et R.) Ruprecht, 1850 : 218 (410); Виноградова, 1967а : 115, рис. 1. — *Ulva fusca* Postels et Ruprecht (Постельси Рупрехт), 1840 : 26. — *Monostroma splendens* (Rupr.) Wittrock, 1866 : 50, tab. 3, fig. 12; Е. Зинова, 1928б : 29; 1933 : 11, 1940 : 179; Возжинская, 1964 : 419. — *M. fuscum* auct. non Wittr.: Е. Зинова, 1928б : 27; 1933 : 11; 1940 : 179, 1954 : 316; Tokida, 1954 : 64, tab. 6, fig. 4, 10, 11; tab. 11, fig. A, B; Возжинская, 1964 : 419; Dube, 1967 : 64, fig. 1—31. — *M. fuscum* var. *splendens* auct. non Rosenv.: Setchell a. Gardner, 1920 : 242; Nagai, 1940 : 21, tab. 1, fig. 25, 26; Tatewaki, 1963 : 381, fig. 1—5. — *M. fuscum* var. *blyttii* auct. non Kjellm.: Е. Зинова, 1940 : 179.

Exs. Phyc. Bor.-Amer. № 911 *M. fuscum* var. *splendens*.

Слоевище в форме широкой пластины неправильных очертаний или овальное, в основании с ножкой 1—3 мм высоты. Цвет живых растений

от светло- до темно-зеленого, при высушивании приобретает различные оттенки от грязно-зеленого до черно-бурого, и на бумагу выделяется бурый пигмент. Клетки с поверхности 4—6-угольные, как правило угловатые, 13—27×9—23 мкм в верхней части, в нижней и особенно в ризоидной — крупнее. Толщина пластины в ризоидной части 50—150 мкм, в верхней части 24—60 мкм, в среднем 41 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 толщины. Хлоропласт заполняет всю или часть видимой поверхности клетки, содержит 2—4 крупных пиреноида, близ основания слоевища до 6.

Растет в нижнем горизонте литорали, поднимаясь выше только в случае наличия ванны 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 защищенных местах, так и в открытых; характерен для чистых вод.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). In mari septemtrionali inter Asiam et Americam ross. Exped Lütck., как *Ulva fusca* P. et R. — Ins. Aleut. occid. aug. 1847 Ruprecht, как *U. splendens* R. — **Берингово море.** Бухта Провидения, кут бухты Комсомольской, выбросы, 17 VII 1968 КВ. — Олюторский зал. Пахача, лиман, 17 VII 1970 КВ. — **Командорские о-ва.** О-в Медный: 1887, получено от губернатора, №№ 3, 25, 44, как *M. fuscum*; с. Преображенское, 8 VI 1930 Кардакова. — О-в Беринга: Северный мыс, лит. зона, в каменных ямах, 2 X 1930 ЕГ; зап. сторона Бол. Сивучьего камня, 26 III 1931 ЕГ, как *M. splendens*; Орлов риф, нижн. лит., 5 IV 1931 ЕГ; риф у питомника, 6 XI 1930 и 31 XII 1930 ЕГ; Верхний риф, 5 XII 1930 ЕГ; Пороховой риф, 1931 ЕГ, как *M. splendens*; Входной риф, нижн. лит., 1930 ЕГ, как *M. fuscum*; с. Никольское, выбросы, 6 IV 1929 Кардакова, как *M. crispatum*; 14—19 VIII 1879 F. Kjellman, как *M. splendens*. — **Вост. Камчатка.** Сб. Mertens, как *M. splendens*. — Herb. Schreder, как *Ulva fusca*. — Станция 60, 27 VIII 1930 Попов. — Авачинский зал.: станция 27, 9 VIII 1930 Попов; тресколовная база, 1930 Попов, как *M. splendens*; вблизи мыса Козак, гл. 4—6 м, станция 41, 15 VIII 1930 Попов; Петропавловск, у косы со стороны моря, у памятника Славы, 1930 ЕГ; Моховая бухта, V 1909 В. П. Савич, как *M. fusca*; Тарьинская бухта, V 1909 В. П. Савич, как *M. fuscum* var. *splendens*; мыс у Соленого озера перед входом в Раковую бухту, V 1909 В. П. Савич. — **Охотское море.** Материковое побережье. Мыс Укой, 7 X 1957 Селицкая. — **О-в Сахалин.** Зал. Анива, бухта Буссе, сублит., на раковине, 17 VII 1947 Скарлато, как *M. fuscum*; оз. Тобути, 17 IX 1946 ЕГ, как *M. fuscum*. — Невельск, 3 VII 1949 Попов. — Шербунино, 3—7 м от берега, 26 VIII 1966 КВ. — Ясноморск: от 0 до 12 м гл., 27 VII и 20 VIII 1966 КВ. — Антоново, с внешней стороны гряды, 18 VII 1966 КВ; 21 VIII 1965 ЮП; лагуна, 30 VII—23 VIII 1946 ЕГ, как *M. fuscum*; драга № 5, гл. 4—5 м, 4 VIII 1946 ЕГ, как *M. fuscum*; мористее косы, гл. 4—6 м, 1 VIII 1946 ЕГ, как *M. fuscum*. — Зал. Екатерины, 1930 Разин. — Мыс Елизаветы, гл. 1.5—3 м, 27 VIII 1955 ВВ. — **Курильские о-ва.** О-в Парамушир: бухта Шелихова, станция 4, 19 VI 1955 В. Короткевич; мыс Пещерный, станция 10, 24 VI 1955 В. Короткевич; Северо-Курильск, станция 1, 9 VI 1955 В. Короткевич. — О-в Шикотан, вост. побережье, ванночки, 27 VIII 1955 В. Короткевич. — О-в Расшуа, охотоморская сторона, 8 IX 1955 Овчинникова. — О-в Симушир: зал. Мильна, сублит. ванны, 23 VIII 1957 ОК; разр. 4, сб. 1, 13 VIII 1957 ОК. — О-в Уруп, бухта Алеутка, 18 IX 1955 Овчинникова. — О-в Итуруп: зал. Одесский, разр. 22, сб. 1, 15 VIII 1954 ОК; бухта Золотая, разр. 14, сб. 1 и 4, 2 VIII 1954 ОК; зал. Касатка, валунный пляж, выброс,

9 VII 1954 ОК; бухта в южной части о-ва, лит., 2 VII 1947 Скарлато. — О-в Шикотан. Бухта Крабовая: разр. 1, сб. 1, 27 IV 1955 ОК; разр. 2, сб. 1, нижн. гор. лит., 25 VII 1955 ОК; разр. 3, сб. 1, 26 X 1954 ОК; мыс Южн. Входной, сб. 1, 23 V 1955 ОК и сб. 2, 10 IV 1955 ОК; риф у Сфинкса, сб. 2, 26 IV 1955 ОК; мыс Ближний Брекчиевый, выброс, 10 III 1955 ОК. — Бухта Отрадная: проба 3, 9 VIII 1949 ЕГ; драга № 12, гл. 6.5 м, 14 IX 1949 ЕГ, как *M. fuscum*; 11 IX 1949 Михайлова, как *M. fuscum*. — Бухта Анама, трал Рана № 12, гл. 16.5—12 м, 19 VIII 1949 ЕГ, как *M. fuscum*; драга № 40, 20 IX 1949 ЕГ, как *M. fuscum*; 31 VIII 1948 Ушаков; гл. 90 см, камень, 17 IX 1949 ЕГ, как *M. fuscum*. — Бухта Моекеси, лит., 8 IX 1948 Ушаков, как *M. splendens*. — О-в Юрий, поверхность валунов в поясе *Fucus*, 23 IX 1955 Овчинникова. — **Японское море.** Материковое побережье. Разр. АВ, лист 167, 22 IV 1931 ЕГ. — Станция 85, гл. 18 м, ил. «Альбатрос». — Бухта Находка, 1913 Комаров, как *M. splendens*. — Зал. Стрелок, против кекура Пять пальцев, 1900 Шмидт, как *M. fuscum*. — От бухты Конникова к бухте Назимова, гл. 20—21 м, 28 VIII 1956 Василенко. — О-в Путятина, северная сторона бухты Назимова, гл. 0.5 м, 11 VI 1964 ЮП. — Бухта Патрокл, 16 IV 1926 ЕЗ, как *M. fuscum*. — П-ов Басаргин, 16 VII 1926 ЕЗ, как *M. fuscum*. — Пролив Старка, гл. 10—17 м, 24 VIII 1956 Василенко; гл. 0.3 м, 27 XI 1966 Борисова. — Бухта Малая Рында, 1925 Закс, как *M. fuscum*. — Зал. Посыета: о-в Фуругельма, крупная супралит. ванна, 23 V 1965 ЛП; бухта Постовая, прибрежная полоса, 18 V 1965 ЛП.

*Ulvaria obscura* (Kütz.) Gayral (табл. XXII, 1—6; XXIII, 1—7).

Gayral, 1964: 2151. — *Ulvaria obscura* var. *blyttii* (Aresch.) Blanding, 1968: 574, fig. 27—30. — *U. blyttii* (Aresch.) Vinogr. (Виноградова), 1967a: 117, рис. 2—5. — *Ulva obscura* Kützing, 1843: 296. — *U. blyttii* Areschoug, 1846: 129. — *U. sordida* Areschoug, 1850: 187, tab. 1, fig. H. — *Monostroma fuscum* (P. et R.) Wittrock, 1866: 53, tab. 4, fig. 13; Rosenvinge, 1893: 940, fig. 47, 48; E. Зинова, 1912: 213; 1925: 71; 1928a: 11; 1929: 66. — *M. blyttii* (Aresch.) Wittrock, 1866: 49, tab. 3, fig. 11; Kjellman, 1877b: 52; E. Зинова, 1912: 214, рис. 5, 6; 1925: 71; 1929: 65; Л. Зинова, 1954: 255, рис. 9. — *M. crispatum* Kjellman, 1883: 300, tab. 28, fig. 11—13; E. Зинова, 1928a: 12; 1929: 65.

Exs. Wittr. et Nordst. № 143 *M. fuscum*, № 44 *M. blyttii*; Phyc. Bor.-Amer. № 715 *M. fuscum*.

Слоевище широкопластинчатое, неправильной формы, у молодых растений преобладает ланцетовидный таллом. Цвет живых растений от светло- до темно-зеленого, сухих — от грязно-зеленого до черно-бурого. Для данного вида бурая окраска менее характерна, чем для тихоокеанского. Клетки с поверхности 4—6-угольные, 12—25×9—20 мкм, в нижней и особенно ризоидной части — крупнее. Толщина пластины в ризоидной части 50—150 мкм, в средней части 30—70 и в верхней 16—40 мкм при средней толщине в верхней части 30.3 мкм. Клетки в поперечном сечении квадратные или прямоугольные, высота их в 1—3 раза больше ширины; внешние оболочки 2—5(6) мкм толщины. Хлоропласт содержит 2—4 пиреноида, близ основания — до 6.

Растет в течение круглого года на литорали и в верхней сублиторали в защищенных и прибойных местах. Наибольших размеров достигает летом в сублиторали защищенных мест. На Мурмане половые растения встречаются летом, бесполое — весной.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). Мурман. 1906 Еленкин, как *M. fuscum*. — Губа Кутовая, сев. берег,

27 VIII 1960 КВ. — Ара-губа, бухта Арская, 25 VIII 1960 КВ. — Губа Бол. Волоковая, у кута, каменисто-скалистая лит., 2 IX 1960 КВ. — О-в Мал. Олений, пологая скалистая лит., 24 VIII 1960 КВ. — Губа Печенга, вост. берег, 31 VIII 1960 КВ. — Кольский зал.: 8 VII 1911 ЕЗ; Пала-губа, сублит. зона, 12 VII 1911 ЕЗ, как *M. blyttii*; Екатерининская гавань, лит., 18 VI 1908 ЕЗ, как *M. fuscum*. — О-в Кильдин: как *Ulva latissima*; 15 VIII 1927 В. П. Савич, как *M. fuscum*; 1930 АЗ, как *M. fuscum*; 5 VIII 1930 АЗ и Киссель; близ Черной речки, 8 IX 1930 АЗ, как *M. blyttii*; Кильдинский пролив, мыс Пригонный, 23 VIII 1930 Киссель, как *M. fuscum*. — Шурецкая и Териберская губы, 1842 Миддендорф, как *M. fuscum*. — Губа Орловка, вост. берег, ванны в скале, 22 VIII 1960 КВ. — Губа Ярнышная: о-ва, 4 и 5 IX, 2 X, 29 XI 1963, 27 II, 28 III, 12 V, 10 VI, 10 VII и 10 VIII 1964 ММБИ, как *M. fuscum*; бухта Бобровая, 7 VII 1958 КВ; Красная скала, 19 XII 1964 ЮП; кут бухты Ярнышной, 29 VIII 1961, 2 X 1962, 29 XI 1963 ММБИ, как *M. fuscum*. — Губа Дальнезеленецкая: бухта Аварийная, пояс *F. inflatus*, 20 VII 1958 КВ; мыс Пробный, 5 IX 1963 ММБИ, как *M. fuscum*; 15 XII 1963 Гринталь; зап. берег губы, 4 VI 1958 КВ; Немецкий о-в, южн. сторона, 16 VII 1937 Гурьева; пролив между о-вами Жилой и Сухой, 7VII 1937 Гурьева; 7 IV 1958 КВ; 8 V 1961 КВ; 10 VII 1961 Гринталь; бухта Оскара, 1 X 1963 ММБИ; Дальний пляж, 27 VII 1937 Гурьева; 10 VII 1959 ЛП; 28 VI 1961 КВ; 1 X, 30 XI, 30 XII 1963, 30 I, 14 IV, 31 VII и 7 VIII 1964 ММБИ. — О-в Вешняк, сев. берег, ср. лит., 3 VIII 1959 ОК. — Губа Порчниха, 22 IX 1927 Ушаков, как *M. fuscum*. — Вост. Лица, VII 1909 Ниман, как *M. fuscum*. — Губа Ивановка, 11 VIII 1960 КВ. — Мыс Песканец, 15 VIII 1960 КВ. — Губа Савиха, близ кута, 9 VIII 1960 КВ. — Святоносская губа, начало зоны *Laminaria*, 19 VII 1928 Цинзерлинг, как *M. fuscum*. — Белое море. Три острова, 1837 Бер, как *M. fuscum*. — 1844 Ниландер, как *M. fuscum*. — Ковда, Старцева губа, 29 VII 1921 Воронежск. гос. унив., как *M. fuscum*. — Великая Салма: окрестности Беломорской биологической станции, о-в Еремеевский, 2 VIII 1967 КВ; Конеvская корга, сублит., 1 VIII 1967 КВ; корга, пояс *F. inflatus*, 4 VIII 1967 КВ; у Киндомыса, 31 VII 1967 КВ. — О-в Соловки: мыс Овсяный, нижн. гор. лит., 27 VIII 1955 АК; южнее мыса Тонкого, в бухточке, 26 VIII 1955 АК; мыс Печак, со стороны мыса Березового, 31 VIII 1955 АК. — О-в Анзер, губа Троицкая, 30 VI 1956 АК. — О-в Муксалма, 26 VII 1952 Киреева, как *M. fuscum*. — О-в Жижгинск, 1928 ЕЗ, как *M. fuscum*. — Село Дураково, 1930 Киссель, как *M. fuscum*. — Малая Торжма, 17 VII 1956 АК. — Зимний берег, мыс Куйский, 15 VIII 1955 АК. — Бол. Козлы, 17 VIII 1955 АК. — Мыс Керецкий, 16 VIII 1955 АК. — Мыс Вепревский, 16 VIII 1955 АК. — Зимняя Золотица, сублит., 20 VII 1956 АК. — Нижняя Золотица, у церкви, 24 VII 1937 АЗ. — Новая Земля. 1837 Бер, как *M. crispatum*. — Маточкин Шар: 1923 Ушаков, как *M. fuscum*; у Хрящевого мыса, 16 VIII 1923 Ушаков, как *M. blyttii*. — Промысловая губа, сублит., 15 VIII 1923 Лозинский, как *M. blyttii*. — Горбовы о-ва, 1927 Ушаков, как *M. fuscum*.

Род ENTEROMORPHA Link

Link in Nees, 1820 : 5 (nom. cons.); Silva, 1952 : 294; Rapen-fuss, 1960 : 314.

Тип: *E. intestinalis* (L.) Link.

Слоевиде трубчатое, всегда с полостью, которая идет через все слоевище или при смыкании стенок остается в основании и по краям. Слоевиде простое или разветвленное, ветвление боковое. Базальный диск — в основном вторичное образование, но для ряда видов характерно образование

клеточного первичного диска. Хлоропласт — цельная пластинка с одним или несколькими пиреноидами. Гаметы и споры выходят через специальное отверстие — пору, образующуюся на вершине сосочкообразного изгиба внешней стенки клетки. Характерная для рода изоморфная смена форм развития может нарушаться, и тогда остается лишь бесполое размножение 2- или 4-жгутиковыми спорами.

Виды морские, солоноватоводные и пресноводные. Широко распространены в водах земного шара.

Таксономическое значение некоторых признаков

В ранних работах (Greville, 1830; Kützing, 1849; Ahlner, 1877; J. Agardh, 1883, и др.) первостепенное значение в систематике *Enteromorpha* отводилось морфологическим признакам: форме слоевища, текстуре, цвету, характеру ветвления и др. Из анатомических признаков указывалась форма клеток, реже характер их расположения и размеры клеток с поверхности и на поперечном срезе. Почти все они продолжают использоваться и в современных работах по систематике *Enteromorpha*. Позднейшие исследования прибавили к ним новые признаки, такие как форма хлоропласта, число пиреноидов, особенности размножения и ранних стадий развития.

Высоту растений только Лаковиц (Lakowitz, 1929) использовал как критерий для определения балтийских энтероморф. Среди видов *Enteromorpha* мы не находим видов, которые обладали бы характерными размерами. Наоборот, они настолько связаны с возрастом и условиями существования, а в отдельных случаях и с формой развития, что никакого таксономического значения не имеют. Например, размеры *E. prolifera* варьируют от нескольких сантиметров до 2—4 м.

Цвет растений меняется в зависимости от возраста, освещения, питания и пр., что делает его неприемлемым в качестве таксономического признака. То же мнение высказывает Блиндиг (Bliding, 1944). Однако до последнего времени (Dangeard, 1958) цвету продолжают придавать таксономическое значение.

Наличие полости — родовой признак *Enteromorpha*. У ряда видов стенки могут спадаться, и полость редуцируется. Этот признак в качестве видового закреплен за *E. linza*, у которого он выражен наиболее постоянно и потому характерен. Однако его нельзя абсолютизировать, так как он нередко встречается у других видов с неразветвленным широким слоевищем.

Внешняя форма слоевища: широкая, узкая, с волнистым или ровным краем, клиновидная или овальная и т. д. — широко использовалась при выделении форм и сортов у видов с неразветвленным слоевищем. Например, у *E. intestinalis* и *E. linza* описаны *f. attenuata*, *f. lanceolata*, *f. crispa* и т. п. (Воронихин, 1908; Nyholm, 1916; Е. Зинова, 1935). Мы считаем, что выделение внутривидовых таксонов на чисто морфологической основе необоснованно.

Наличие или отсутствие ветвления — признак, широко применявшийся в систематике *Enteromorpha* на видовом уровне. Действительно, есть виды со слабо развитой способностью к ветвлению, обычно представленные простым слоевищем, в то время как для других наиболее характерна разветвленная форма. Исследования последних лет (Bliding, 1939, 1944, 1963; собственные наблюдения автора) заставляют ограничить применение этого признака, так как оказалось, что виды, характеризовавшиеся ранее как разветвленные, растут и в форме простого слоевища, становясь плохо отличимыми от неразветвленных (*E. clathrata*, *E. prolifera*), и наоборот, виды с простым слоевищем способны в ряде случаев давать

разветвленные формы, например *E. intestinalis* f. *ramosa*. Таким образом, признак наличия или отсутствия ветвления сам по себе не может служить критерием, но имеет значение в комплексе с другими.

Характер ветвления имеет относительное значение в качестве диагностического признака. Поскольку начало ветви может дать любая клетка слоевища, то определенная форма ветвления не закреплена за видом. Однако можно говорить о преобладающей форме ветвления в определенных условиях и о пределах, в которых она варьирует, поэтому полностью диагностическое значение этого признака не отрицается. Большое значение в таксономии разветвленных видов придавалось характеру вершин у веточек. Так, *E. crinita*, *E. plumosa*, *E. hopkirkii* отделялись от *E. clathrata* и *E. erecta* по наличию у них однорядных веточек (J. Agardh, 1883; Taylor, 1937, 1957). Этот признак не может служить видовым критерием, так как целый ряд видов — *E. clathrata*, *E. ahlnneriana*, *E. prolifera* — имеет формы как с однорядными, так и с многорядными веточками и большое количество переходных форм.

Гораздо большее диагностическое значение имеют анатомические и цитологические признаки.

Форма клеток и связанный с нею характер расположения их по слоевищу — один из важных диагностических признаков, который применим как для разграничения групп видов, так и близких видов. Внимание на этот признак было обращено уже в ранних работах (Ahlnner, 1877; J. Agardh, 1883). Наиболее характерным, по нашим наблюдениям, является расположение клеток в основании слоевища — в верхней части ризоидной зоны и сразу над ней. Так, по этому признаку хорошо различаются *E. intestinalis* от *E. linza*, *E. flexuosa* от *E. clathrata*, в то время как по другим признакам они могут быть неразличимы.

Размеры клеток с видимой поверхности характерны для одних видов (например, крупные клетки у *E. clathrata* и мелкие у *E. jugoslavica*) и не характерны для других (например, сильно варьируют у *E. prolifera*). Но и у видов, отличающихся определенными размерами, они могут варьировать весьма заметно.

Характер поперечного среза отличается своеобразием лишь у отдельных видов, поэтому этот признак можно использовать как вспомогательный.

Свойства хлоропласта (форма его края, текстура и пр.) могут быть использованы в систематике видов *Enteromorpha*, так как они достаточно характерны для групп близкородственных видов. В ранних работах по *Enteromorpha* отличительным видовым признаком считалось положение хлоропласта в клетке, т. е. занимает он всю видимую поверхность клетки или только часть ее. Действительно, например, у *E. intestinalis* хлоропласт обычно располагается колпачком в верхнем углу видимой поверхности клетки. Однако положение хлоропласта заметно меняется в зависимости от освещения, питания и прочих условий.

Число пиреноидов — хороший диагностический признак, который начал применяться сравнительно недавно. Различаются виды с одним и несколькими пиреноидами.

В последнее время в видовой и внутривидовой систематике *Enteromorpha* стали использоваться такие признаки, как характер спор и гамет, скрещиваемость, нарушение в смене форм развития, способ прорастания (Bliding, 1944, 1963, 1968; Dangeard, 1958, 1962, и др.). Данные о размножении являются очень полезной характеристикой вида, но вряд ли их значение следует преувеличивать, так как они варьируют в не меньшей мере, чем и остальные признаки. Нельзя согласиться с мнением Данжара (Dangeard, 1962), который считает, что каждый вид *Enteromorpha* харак-

теризуется своеобразной морфологией проростков, поскольку последняя находится в зависимости от состава среды и ряда других факторов.

### *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link.

Link, 1820 : 5. — *Ulva intestinalis* Linnaeus, 1753 : 1163.

Слоевище 2—80 см высоты и 0.1—6 см ширины, простое (за исключением f. *ramosa*) или с редкими пролификациями в нижней части слоевища; 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, расположены без порядка по всему слоевищу, включая основание растения. Ризоидные клетки округлые, крупнее и темнее остальных, изодиаметрические или вытянутые. Сразу над ризоидными клетки 10—27 × 8—19 мкм, длина их превышает ширину в 1.2—1.8 раз, выше клетки уменьшаются в размерах, 7—19 × 6—16 мкм. В средней и верхней частях слоевища клетки крупнее и более угловатые, 9—25 × 8—19 мкм. Толщина стенок слоевища варьирует от 15 до 80 (95) 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 верхнем углу клетки в виде колпачка. Пиреноид 1, иногда 2 (в 5—8% клеток).

Растет в сильно опресненных или солоноватоводных условиях, на мелководье.

### *E. intestinalis* (табл. XXIV, 1—10; XXV, 1—3).

Bliding, 1963 : 139, fig 88. — *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link, 1820 : 5; Ahlnner, 1877 : 15, fig. 1 (вкл. формы); Sjostedt, 1940 : 6, fig. 1—7 (вкл. формы); Bliding, 1948 : 123, fig. 1—4, 10a—d. — *E. intestinalis* f. *attenuata* Ahlnner, 1877 : 20; E. Зинова, 1928a : 10 pr. p. — *Ulva intestinalis* Linnaeus, 1753 : 1163. — *Monostroma balticum* (Aresch.) Wittrock, 1866 : 48, tab. III, 10.

Слоевище 2—80 см высоты и 0.1—4 см ширины, простое (наличие ветвей или пролификаций в нижней части растения — редкое явление), почти одинаковой ширины по всей длине растения или расширяющееся кверху; чаще раздутое и тогда кишкообразное, но нередко стенки слоевища спадаются и оно становится плоским. Ножка разной формы: длинная и узкая, постепенно расширяющаяся в основное слоевище; короткая, быстро, хотя и плавно, переходящая в пластину, и, наконец, короткая, резко граничащая с основной частью слоевища. Поверхность слоевища неправильно складчатая или гладкая. Клетки с поверхности в ризоидной зоне неправильно многоугольные, часто вытянутые в длину. Отходящие от них ризоидные отростки спускаются параллельно стенке слоевища и хорошо видны с поверхности. Сразу над ризоидными клетки 5—6-угольные, со сглаженными углами, 13—27 × 10—19 мкм (средние размеры клеток см. в табл. 3), длина их с поверхности заметно больше ширины, в среднем в 1.7—1.8 раза. В нижней части слоевища клетки 13—19 × 8—16 мкм, преимущественно 12—16 × 10—13 мкм. В средней и верхней частях слоевища 14—25 × 11—19 мкм. Толщина стенок слоевища в нижней его части колеблется от 18 до 48 мкм, толщина слизистого внутреннего слоя от 3 до 19 мкм. Высота клеток на поперечном срезе в 1.2—2 раза превышает ширину. В верхней части общая толщина стенок 15—32 мкм, толщина слизистого слоя 2.5—13 мкм.

Средние размеры клеток (в мкм) у форм *E. intestinalis*

Форма	Район	Размеры клеток с поверхности								
		в основании			в нижней части			в верхней части		
		дл.	шир.	дл./шир.	дл.	шир.	дл./шир.	дл.	шир.	дл./шир.
<i>f. intestinalis</i>	Балтийское море . . .	21.2	12.4	1.7	16.1	12.6	1.3	16.4	13.7	1.2
	Белое море (ванны литорали)	25.5	14.5	1.8	16.2	13.0	1.25	18.3	14.6	1.25
	Мурман (ванны литорали)	20.7	11.6	1.8	14.0	10.8	1.3	18.3	13.7	1.3
	Одесса . . . . .	20.2	11.3	1.8	14.8	10.8	1.4	14.8	12.6	1.2
<i>f. murmanica</i>	Мурман . . . . .	16.9	11.3	1.5	12.8	10.5	1.2	14.5	11.9	1.2
<i>f. saprobia</i>	Черное море: полисапробные условия	17.5	14.0	1.25	10.8	9.4	1.1	10.9	8.7	1.3
	мезосапробные условия	19.7	16.1	1.23	13.0	10.2	1.3	13.7	10.0	1.4
<i>f. ramosa</i>	Черное море . . . . .	21.5	14.0	1.5	13.5	10.8	1.25	17.0	13.4	1.3

Характер поперечного среза									
в нижней части					в верхней части				
общ. толщ.	выс. кл.	шир. кл.	выс./шир.	толщ. внутр. слиз. слоя	общ. толщ.	выс. кл.	шир. кл.	выс./шир.	толщ. внутр. слиз. слоя
32.3	18.8	11.3	1.7	8.9	19.0	13.7	12.9	1.1	5.1
44.1	21.8	12.2	1.8	17.6	29.8	17.2	12.2	1.4	9.3
42.2	17.5	8.9	1.9	19.6	—	—	—	—	—
43.0	21.5	12.9	1.7	18.8	24.2	13.5	10.8	1.2	8.0
46.3	28.0	11.1	2.5	15.1	23.7	16.9	11.4	1.5	4.0
—	35.1	11.0	3.2	25.6	—	23.5	8.0	2.9	10.3
—	34.6	13.5	2.5	21.5	—	21.5	9.0	2.4	8.1
—	26.7	11.3	2.1	25.7	—	21.5	10.8	2.0	13.5

Форма характерна для сильноопресненных местообитаний. В советских водах наибольшего развития достигает у берегов Эстонии, где в узкой прибрежной полосе является поясообразующим видом. Поселяется до глубины 1—2 м на каменисто-песчаном грунте, часто с сильной степенью заиления. В Белом море и на Мурмане растет в супралиторали и верхнем горизонте литорали в местах, где стекают ручейки пресной воды, и в ваннах с соленостью 0.5—7‰. В Черном море обнаружена в районе Одессы, где соленость воды, находясь под сильным влиянием речных и лиманных вод, сильно колеблется.

**П р и м е ч а н и е.** Внешняя форма слоевища подвержена большой индивидуальной изменчивости. Часто в одной микропопуляции можно выделить сразу несколько форм, описанных у *E. intestinalis* на основе морфологической изменчивости и отмечаемых у вида в Балтийском море (Ahlner, 1877; Sjostedt, 1940, и др.). Наше изучение показало, что ни одна из них не может быть выделена в качестве таксона.

Обычно в защищенных местах с признаками застойности *E. intestinalis f. intestinalis* достигает массового развития. Растения здесь кишечнообразные, часто наполненные воздухом, неправильно пузыревидно складчатые. «Подлесок» же этих зарослей состоит из растений узких и плоских, которые по своей форме приближаются к растениям из чистых, промываемых мест. В последних растения, как правило, не бывают раздутыми, иначе при движении воды они легко разрывались бы. На очень мелководных, легко прогреваемых участках, на гальке растения широкие и короткие, овальной или ланцетовидной формы.

Анатомические признаки также имеют разную степень выражения. Наиболее характерными признаками, отличающими типовую форму от остальных, являются, по нашим наблюдениям, вытянутость клеток в длину и многоугольная угловатая их форма в основании растения. Лучше всего эти признаки выражены в чистых водах при низкой солености. В водах с застойными явлениями и загрязненных вытянутость выражена слабее, форма клеток приближается к округлой, оболочки утолщаются. С этим связано отчасти проявление основного видового признака *E. intestinalis* — беспорядочного расположения клеток. У растений с узкой и длинной нож-

кой, а также у молодых растений, когда клетки основания вытянуты в длину в значительной мере, создается впечатление расположения их рядами. В последнем случае по этому признаку с трудом отличима от *E. linza* (о различиях между этими двумя видами см. стр. 92).

В варьировании толщины слизистого слоя выделить какую-либо закономерность не удалось. Мнение о том, что развитие слизистого слоя в нижней части связано с опорной функцией растения, вряд ли всегда оправдывается. В ряде случаев наблюдалась определенная связь между развитием слоя и наличием полости, так как, по-видимому, слизь препятствует слипанию стенок слоевища. Иногда (например, в ваннах Белого моря) слизистый слой развит незначительно, но сильно утолщаются собственно клеточные оболочки, которые выделяются слоистостью.

**Номенклатурные заметки.** Хорошо согласуется с *E. intestinalis var. intestinalis*, в понимании Блиндинга (Bliding, 1963), судя по описанию и изображениям. Отличается большей толщиной внутреннего слизистого слоя и тем, что в соленых морских водах не найдена.

К *E. intestinalis f. intestinalis* следует отнести *Monostroma balticum* (Aresch.) Wittr. Изучив образец № 45 из эскикат Wittr. and Nordst., определенный Виттроком как *M. balticum*, мы пришли к выводу, что по строению клеток с поверхности и на поперечном срезе (внутренний слизистый слой утолщен сильнее, чем наружный), по характеру хлоропласта образцы Виттрока очень сходны с *E. intestinalis*. Сбор в природе на побережье Эстонии подтвердил этот вывод. *E. intestinalis* достигает здесь значительных размеров; верхние части слоевища легко отрываются и еще долгое время существуют в свободно плавающем состоянии. Эти фрагменты принимаются обычно за *M. balticum*.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). Черное море. Одесса: № 3, VI 1952; № 9, 15 VI 1952; № 14, 21 VI 1952; № 15, 21 VI 1952; № 16, 24 VI 1952 АЗ; М. Nigrum (Одесса), Переяславцева, как *E. linza*. — Балтийское море. Пеме, от мыса до причала, 29 VI 1967 КВ. — Кабернеме, 26 VI 1967 КВ. — Рокк аль маре, 27 VI 1967 КВ. — Меривьяля, 26 VI 1967 КВ. — ()-в Аэгна, 26 VI 1967 КВ. — Хаапсалу, 22 VI 1967 КВ. — Рохукюля,

23 VI 1967 KB. — Пярну, 1 VII 1967 KB. — О-в Кихну, 31 VII 1959 Киреева; 20 VIII 1959 Трей. — Саарема, пункт 89, X 1961 Трей. — О-в Муху, 21 VIII 1962 и 23 V 1962 Трей. — Raatsalu laht, 20 VII 1961 Трей. — Kuressaare laht, X 1961 Трей. — Paralepa rand, пункт 291, 19 VII 1962 Трей. — **Мурман.** Губа Дальнезеленецкая, ванны супралит., 2—3 VIII 1965 и 11—14 VII 1966 ЛГУ. — **Белое море.** Кандалакшский зал., губа Чупа: Луды, ванны верх. гор. лит., 20 VII 1967 KB; мыс Картеп, устье загрязненного ручья, 5 X 1959 и 24 X 1960 Калеватова. — О-в Соловки: губа Сосновая, илесто-песчаная лит., 27 VIII 1955 АК; Ребалда, 2 VII 1956 АК. — Мыс Зимнегорский, 16 VIII 1955 АК. — Мыс Вепревский, 16 VIII 1955 АК. — Три острова, VIII 1869 Goebel, как *E. intestinalis* f. *attenuata*.

*F. murmanica* Vinogr. f. nov. (табл. XXV, 4—9).

*Enteromorpha intestinalis* f. *genuina* auct. non Ahln.: Е. З и н о в а, 1912 : 206.

Cellulae basi frondis sitae a facie 12—19×9—13  $\mu$ , ca sesqui longiores quam latae, stratum gelatinosum internum ad 8—27  $\mu$  crassum.

In zona litorali, salinitate marina, raro.

Mare Barentz — Murman.

Т у р у с. Mare Barentz, sinus Dalnezelenetzkaia, insula Suchoj, ad lapides zonae litoralis 4 VII 1958, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A forma typica cellulis totius frondis minoribus, basalibus minus in longitudinem protractis necnon cellulis in parte frondis inferiore sitis rotundato-, quadri-, quinquangularibus differt.

Слоевидице 5—15 см высоты и 0.5—2 см ширины с клиновидным основанием, раздутое, с гладкими или слегка складчатыми стенками. Клетки с поверхности в основании слоевища (сразу над ризоидными) 12—19×9—13 мкм, длина их больше ширины в среднем в 1.5 раза, выше 8—19×6—14 мкм, в верхней части 11—19×9.5—14.5 мкм. Толщина стенок слоевища варьирует от 26 до 70 мкм, высота клеток на поперечном срезе в 1.5—3.5 раза превышает ширину, внутренний слизистый слой утолщен до 8—27 мкм.

Растет на литорали, на камнях или в ваннах, в условиях нормальной морской солености. На Мурмане, побережье которого тщательно исследовано в альгологическом отношении, форма относится к редким.

П р и м е ч а н и е. Отличается от типовой формы: 1) более мелкими клетками по всему слоевищу, включая основание; 2) менее вытянутыми клетками с поверхности в основании; 3) округлой, 4—5-угольной формой клеток в нижней части слоевища.

Р а с п р о с т р а н е н и е (в соответствии с изученными образцами). **Мурман.** Кольский зал.: Екатерининская гавань, 1908 ЕЗ, как *E. linza*; окрестн. Мурман. биол. ст., Екатерининская гавань и Бол. Олений, 1907 Аверинцев, как *E. intestinalis* f. *genuina*; Оленьи о-ва, 17 VII 1909 ЕЗ, как *E. intestinalis* f. *genuina*. — О-в Бол. Олений, 14 VIII 1909 ЕЗ, как *E. intestinalis* f. *genuina*. — Губа Дальнезеленецкая, о-в Сухой, 4 VII 1958 KB.

*F. saprobia* Vinogr. f. nov. (табл. XXVI, 1—10).

*Enteromorpha intestinalis* auct. non Link: В о р о н и х и н, 1908 : 146 pr. p.; Е. З и н о в а, 1935 : 40; В и н о г р а д о в а, 1966 : 74, рис. 1, 2 (поли- и мезосапробная формы). — *E. intestinalis* f. *genuina* auct. non Ahln. et f. *cornucopiae* auct. non J. Ag.: Е. З и н о в а, 1935 : 40. — *E.*

*intestinalis* var. *flagelliformis* auct. non Le Jol.: М о р о з о в а - В о д я н и ц к а я, 1930 : 170, 179; 1936 : 180, 181, 207. — *E. intestinalis* f. *crispa* auct. non J. Ag.: К а л у г и н а, 1964 : разн. стр. — *E. linza* auct. non J. Ag.: В о р о н и х и н, 1908 : 148 pr. p.; Е. З и н о в а, 1935 : 42. — *E. linza* f. *lanceolata* auct. non J. Ag.: Е. З и н о в а, 19286 : 24 pr. p.; 1935 : 40. — *E. compressa* auct. non Grev.: Е. З и н о в а, 1935 : 41 pr. p.

Frons applanata, marginibus levibus saepe undulatis. Cellulae basi frondis sitae a facie 12—22×8—19 $\mu$ , orbiculares, ca 1, 2 plo longiores quam latae. Stratum gelatinosum internum 14—40  $\mu$  crassum.

Alga mesohalobia, aquae tenuis incola, prope loca substantiis organicis inquinata.

Mare Nigrum — pars boreali-occidentalis, Tauria, Caucasus; mare Japonicum — regio Primorskensis.

Т у р у с. Mare Nigrum, sinus Novorossicus, ad colluviem, 11 VII 1964, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A forma typica fronde atro-viridi applanata, cellulis minoribus magis rotundatis basalibus longitudinaliter minus protractis, omnibus in sectione transversali altioribus necnon strato gelatinoso interno crassiore differt.

Слоевидице 3—60 см высоты и 0.5—6 см ширины, простое, уплощенное, с гладкими или волнистыми краями. Клетки с поверхности в ризоидной зоне округлые, почти изодиаметрические. Сразу над ними клетки также округлые, вытянутые в длину в 1.2 раза и беспорядочно расположенные, 12—22×8—19 мкм. В нижней части растения клетки 7—19×7—13 мкм, в верхней 9—20×8—14 мкм, толщина стенок в нижней части слоевища 30—90 (95) мкм. Клетки на поперечном срезе в нижней части слоевища высокие и узкие, слегка сужающиеся на концах, внутри ограничены толстым слизистым слоем, 14—45 мкм, высота их в 2—4 раза превышает ширину.

Растет в солоноватоводных условиях, в бухтах, вблизи источников органического загрязнения, на мелководье.

П р и м е ч а н и е. От типовой формы отличается: 1) более мелкими и более округлыми клетками; 2) менее выраженной вытянутостью клеток в длину в основании слоевища (см. табл. 3); 3) более высокими клетками на поперечном срезе и более толстым внутренним слизистым слоем; 4) более интенсивной окраской слоевища; 5) наличием уплощенной формы растений и курчавого края.

В пределах данной формы морфологические и анатомические признаки варьируют в зависимости от степени органического загрязнения. При значительном загрязнении (например, в непосредственной близости к канализационным стокам) растения отличаются широким, вплоть до ульвообразного, слоевищем (отношение длины к ширине около 4) с гладкими, реже волнистыми краями, интенсивной окраской и мелкоклеточностью. В мезосапробных условиях растения крупные (до 60 см), длинные (отношение длины к ширине около 10), часто с курчавыми краями. По мере выхода из бухт дает переходные формы к f. *ramosa*. Такая изменчивость в зависимости от концентрации и состава загрязнения делает *E. intestinalis* хорошим показателем сапробности воды (Виноградова, 1966). В Балтийском и Белом морях наблюдается изменение ряда признаков под влиянием загрязнения, но в изученных местах этих морей загрязнение не настолько сильное и постоянный фактор, чтобы вызвать резкие и устойчивые изменения в организации. В бухтах Крыма и Кавказа в условиях органического загрязнения облик *E. intestinalis* настолько характерен (хотя и в достаточной мере многообразен), что целесообразно выделить особой формы — f. *saprobia*.

Кроме фактора органического загрязнения на облик выделяемой формы влияет весь комплекс черноморских условий. Вполне вероятно, что тот же фактор в других условиях дает несколько иное сочетание признаков.

Несмотря на перечисленные выше отличительные признаки, *f. saprobia* связана серией взаимных переходов с остальными формами вида и сохраняет характерные видовые признаки. Наиболее близка по характеру клеток к *f. ramosa*, что легко объясняется сходством всех географических и гидрологических условий, кроме загрязнения.

Нами было обнаружено, что спорофит и гаметофит *E. intestinalis f. saprobia* достоверно различаются по целому ряду признаков (см. табл. 1 в тексте).

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Черное море.** Севастопольская бухта: 20—25 VI 1889 Коржинский, как *E. linza*; 6 V 1907 Воронихин, как *E. compressa*; V 1907 Воронихин, как *E. linza*; Павловский мысок, 1 VII 1932 Шарина, как *E. linza*; Хрусталак, 10 VI 1953 Шарина; северная сторона, 11 VIII 1932 Шарина, как *E. linza*; 23 и 30 X 1962 КВ; 10 VIII 1963 КВ; коррозийная станция, 10 VII ИНБЮМ; Приморский бульвар против памятника, 21 V 1951 АЗ; пляж у биологической станции, 12 V 1951 АЗ; пирс у станции, 7 XII 1952 и 27 III 1953 Гонтарева; Балаклавская бухта, у входа, 16 V 1951 АЗ; Инкерман, 16 VIII 1963 КВ; Казачья бухта, кут, 18 VIII 1963 КВ; Песчаная бухта, 10 VIII 1963 КВ; Херсонесская бухта, Тиховская, как *E. linza*; Стрелецкая бухта, 26 X 1962 КВ. — Гурзуф, 26 VIII 1963 КВ. — Фрунзенское, у канализационного стока, 25 VIII 1963. — Уютное, у пирса, 27 VIII 1963 КВ. — Ялта, 23 VIII 1963 КВ. — Евпатория, 12 VII 1914 Ширавский, как *E. linza*. — Новороссийская бухта: 1927 ЕЗ, как *E. intestinalis*; каботажный мол, 26 VII 1927 ЕЗ, как *E. intestinalis*; порт, 20 VIII 1927 ЕЗ, как *E. compressa*; 10 VIII 1927 ЕЗ, как *E. linza*; скалы за станционным мыском, 10 VIII 1927 ЕЗ, как *E. linza*; у мыска биол. станции, 27 VII 1925 ЕЗ, как *E. intestinalis f. genuina*; причал № 14, 28 IX 1953 АЗ; городской пляж, 18 IX 1953 АЗ; колхозный участок у биостанции, 23 IX 1953 АЗ; между биостанцией и канализационным стоком, 8 IX 1953 АЗ; Галацкая бухта, 28 IX 1953 АЗ; у биостанции, 5 IX 1953 АЗ; за рыбацким причалом, 7 VI 1954 АЗ; к северу от рыбзавода, 15 IX 1953 АЗ; за МРС, 4 XI 1961 АК; погранпост, 22 I 1962 и 10 IV 1964 АК; порт, на стенках старой каботажной пристани, 5 X 1953 Стефанов; набережная, у канализационного стока, 11 VII 1964 КВ; мыс Любви, 2 VII 1964 КВ; западный мол, гл. 1 м, 7 VII 1964 КВ; Шесхарис, 16 VII 1964 КВ; у причала № 11, 21 VII 1964 КВ; берег за рыбзаводом, 21 VII 1964 КВ; Наварес, у стока с H<sub>2</sub>S, 25 VII 1964 КВ; восточный мол, 18 VII 1964 КВ; порт, 18 VII 1964 КВ; завод «Октябрь», 25 VII 1964 КВ. — Одесса, № 15, 21 VI 1952 АЗ. — **Японское море.** Зал. Де-Кастри, с подводной части клипера «Всадник», 20 VI 1870 Рейнгардт, как *E. linza*. — Бухта Патрокл, зеленые эпифиты на метле, 4 IV 1926 Закс.

*F. ramosa* Vinogr. f. nov. (табл. XXVII, 1—9).

*Enteromorpha intestinalis f. cylindracea* auct. non J. Ag.: Е. З и н о в а, 1935 : 41. — *E. intestinalis* var. *flagelliformis* auct. non Le Jol.: В о р о н и х и н, 1908 : 147 pr. p. — *E. compressa* auct. non Grev.: Е. З и н о в а, 1935 : 41 pr. p.

Frons pallide viridis, ramosa. Cellulae basi frondis sitae a facie 12—27×8—20 μ, ca sesqui longiores quam latae, totius frondis orbiculares. Stratum gelatinosum internum ad 12—40 μ crassum.

In aqua tenui subsalsa, ad litora aperta.

Mare Nigrum — Tauria, Caucasus.

T u r u s. Mare Nigrum. Sinus Novorossicus (pars aperta), profunditate 0.5 m, 7 VII 1964, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A forma typica fronde *ramosa*, cellulis basalibus magis rotundatis, longitudinaliter minus protractus, parietibus frondis stratoque gelatinoso interno crassioribus differt.

Слоевище 2—15 см высоты, светло-зеленое или белесое, гладкое или слегка скрученное, разветвленное. Ветви подобны главной оси и сосредоточены в нижней части растения, реже отходят по всему слоевищу. Ризоидные клетки кончаются довольно резко, их отростки отходят внутрь слоевища и с поверхности не видны. Клетки с поверхности сразу над ризоидными вытянуты в длину в 1.5 раза (см. табл. 3). В нижней части растения клетки 10—18×8—13 мкм, в верхней 11—25×8—19 мкм, по всему слоевищу округлой формы. Толщина стенок слоевища в нижней части 30—80 мкм, клетки на поперечном срезе вытянуты в высоту в 1.5—3 раза, внутренний слизистый слой 8—43 мкм.

В Черном море (*S* 16—18‰, летняя *t* воды 11—25°C) характерна для открытого побережья. Поселяется обычно на скалах и камнях, реже на *Cystoseira barbata* в узкой прибрежной полосе, от уреза воды до глубины 0.4—0.8 м. Обычно растет пучками; заросли редкие, никогда не образуют сплошного покрова. Предпочитает верхнюю поверхность камней. В направлении к бухтам уменьшаются размеры клеток и исчезает ветвление.

**Примечание.** Отличается от типовой формы следующими признаками: 1) наличием ветвления; 2) ризоидные отростки в клетках идут внутрь полости, а затем вниз, поэтому с поверхности видны плохо; 3) в основании слоевища клетки с поверхности более округлые, длина их в меньшей мере превышает ширину; 4) толще стенки слоевища и внутренний слизистый слой. От *f. saprobia* отличается наличием ветвления, более светлой окраской слоевища, более крупными и более вытянутыми в длину клетками в основании растения.

**Номенклатурные заметки.** Описываемая форма очень близка к *E. compressa* var. *usneoides* (Wonnem.) Blid. (Bliding, 1963). Морфология, характер клеток и хлоропласта, условия произрастания совпадают. Однако по ряду признаков мы не могли провести между ними знака равенства. У изученных нами образцов никогда не наблюдалось расположения клеток рядами, клетки мельче и толще внутренний слизистый слой. В нашем распоряжении не было образцов, с которыми работал Блиндиг, но просмотр образца *E. plumosa* из эксикат Wittr. et Nordst. № 325, на который ссылается Блиндиг как на синоним *E. compressa* var. *usneoides*, показал, что наш материал отличается достаточно резко, чтобы не смешивать эти две формы. Var. *usneoides* Блиндиг производит от *E. compressa*. Одним из основных аргументов самостоятельности вида *E. compressa* Блиндиг (Bliding, 1948) считает нескреживаемость его с *E. intestinalis*. Морфологическое различие состоит в наличии у *E. compressa* ветвления. У выделяемой нами разветвленной формы мы не обнаружили хиатуса с типовой формой *E. intestinalis* ни по отдельным признакам, ни по всему комплексу признаков и потому не имеем оснований для выделения ее из *E. intestinalis*. В советских морях *E. compressa* нами совсем не отмечается.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Черное море.** Окрестн. Севастополя: 20—25 VI 1889 Коржинский, как *E. compressa*; Херсонес, пляж, 28 X 1962 КВ; мыс Фиолент, 1 XI 1962 КВ; Песочная бухта, 19 VIII 1963 КВ; Камышевая бухта, 17 VI 1953 Шарина. — Крым: море у горы Касталь, 1—3 VIII 1894 Алексеенко, как *E. intestinalis*; Крым, 1928 Воронихин, как *E. intestinalis*; южный берег,

1911 Крейер, как *E. intestinalis* var. *flagelliformis*. — Карадаг: Карагач, 23 VI 1954 АЗ; Пупцолановая бухта, прибойная зона, 2 VII 1955 Тренина, как *E. linza*; около станции, 21 VII 1955 Тренина. — Никитск. ботан. сад, 26 VIII 1963 КВ. — Евпатория, 1914 Шираевский. — Фрунзенское, 25 VIII 1963 КВ. — Новороссийская бухта: мыс Хако, 10 VIII 1925 ЕЗ, как *E. intestinalis* f. *cylindracea*; 1927 ЕЗ, как *E. compressa*; Суджукский мол, 7 VI 1954 АЗ; на массивах у косы, 18 VI 1964 АК; о-в Рыбачий, 8 VII 1964 КВ; Пенай, 23 VII 1964 КВ. — Лиманчик, 15 VII 1964 КВ. — Озереевка, 13 VII 1964 КВ. — Мал. Утриш, 14 VII 1964 КВ. — Бол. Утриш, 14 VII 1964 КВ. — Сукковская щель, 15 VII 1964 КВ. — Геленджик, 3 VII 1964 КВ. — Голубая бухта, 4 VII 1964 КВ. — Пицундский рейд, 9 VII 1963 АК. — Архипо-Осиповка, 10 IX 1954 АЗ.

*Enteromorpha linza* (L.) J. Ag. (табл. XXVIII, 1—9; XXIX, 1—9; XXX, 1—9).

J. A g a r d h, 1883 : 134, tab. 4, fig. 110—112; B l i d i n g, 1933 : 234; 1939 : 139, fig. 4—7; 1963 : 127, fig. 79—81; S j o s t e d t, 1939 : 58; T o k i d a, 1954 : 55; T a u l o r, 1957 : 68, tab. 3, fig. 8; В и н о г р а д о в а, 1966 : 77, рис. 4; S c a g e l, 1966 : 52, tab. 24, fig. A—F; А. З и н о в а, 1967 : 39. — *Enteromorpha linza* f. *lanceolata* et f. *crispata* J. A g a r d h, 1883 : 134; Е. З и н о в а, 1928б : 24; 1933 : 10 pr. p.; 1940 : 177; 1954б : 314; 1954в : 265. — *Ulva linza* L i n n a e u s, 1753 : 1163; S e t c h e l l a. G a r d n e r, 1920 : 262, tab. 12, fig. 1—4. — *Phycoseris linza*, *Ph. lanceolata*, *Ph. crispata*, *Ph. planifolia* K ü t z i n g, 1856, Tab. phyc. 6, tab. 16a—c, 17, 18a—d. — *Enteromorpha intestinalis* auct. non Link : N a g a i, 1940 : 12; Е. З и н о в а, 1928б : 25 pr. p. — *E. intestinalis* f. *attenuata* auct. non Ahln.: К а л у г и н а, 1964 : разн. стр. pr. p. — *E. compressa* auct. non Grev.: Е. З и н о в а, 1935 : 41 pr. p. — Non *E. linza* (L.) J. Ag. sensu H y l m ö, 1916 : 11; H a m e l, 1931 : 60; C e l a n e t B a v a r u, 1967 : 27.

Exs. Wittr. et Nordst. № 1053, 1054 *E. linza* f. *lanceolata*; Phyc. Bor.-Amer. № 16 *E. linza*, № 967a, b, *E. linza* var. *lanceolata*.

Слоевиде 5—50 см высоты и до 20 см ширины, простое, иногда неправильно разветвленное. Форма меняется от почти нитчатой до ланцетовидной, ширококлиновидной и, наконец, ульвообразной. Ветви, когда они имеются, короткие и узкие или подобны главной оси. Слоевиде плоское, вследствие характерного для вида смыкания стенок, так что остатки полости имеются лишь в ножке и по краям пластины; гладкое, с ровными или часто волнистыми краями, нередко с перетяжками и перекрученное в нижней части. Ножка отчетливо выраженная, переходит в пластину клиновидно или сердцевидно. Клетки с поверхности в ризоидной зоне вытянутые, ориентированные в вертикальном направлении. Над ними клетки вытянутые или изодиаметрические, 11—31×9—21 мкм, оболочки их от тонких до значительно утолщенных, в зависимости от условий; характерное для вида расположение их рядами не всегда выражено достаточно четко. По всему слоевищу клетки 10.5—21.5×8—19 мкм, угловатые, 4—5-угольные, располагаются рядами, нарушаемыми на отдельных участках слоевища (средние размеры см. в табл. 4). Клетки на поперечном срезе прямоугольно-округлые, высота их колеблется от 13 до 38 мкм и превышает ширину в 1.2—2(3) раза. Утолщение внутренней оболочки от 5 до 27 мкм, но этот признак непостоянен и выражен в заметной степени лишь в определенных условиях. Хлоропласт — лопастной, с четким краем, иногда перфорированный. Пиреноид 1, в 5% клеток — 2, в клетках ножки иногда 2—3.

Растет на каменистом грунте (в качестве эпифита не встречен) в среднем и нижнем горизонтах литорали и самой верхней сублиторали, в Черном море от псевдолиторали до глубины 2 м. Распространение *E. linza* в Черном море ограничено портами и бухтами, в чистых водах она исчезает. В морях Дальнего Востока обнаруживает более широкий экологический диапазон, поселяясь как в кутах бухт, так и на промываемых берегах, однако за пределы заливов не выходит. Выдерживает незначительное опреснение, хорошо растет в богатых органикой водах.

Примечание. В зависимости от экологических условий у вида наблюдается значительная изменчивость как морфологических признаков, так и внутреннего строения. На Дальнем Востоке, где вид имеет более широкое распространение, эта изменчивость выражена в более резкой форме, чем в Черном море.

Степень загрязнения воды — один из основных факторов, влияющих на изменение облика растений. В кутовых участках моря, близ населенных пунктов, растения темно-зеленого цвета, тонкие, нежные, плотно прилипающие к бумаге при высушивании, с ровными краями, клиновидные, с ножкой, которая даже при значительной ширине растений переходит в пластину постепенно. При этом в мезосапробных условиях преобладает ланцетовидная форма, в полисапробных — клиновидная. Растения же из чистых морских условий характеризуются более грубым слоевищем широкой ланцетовидной формы с волнистыми краями, в нижней части перекрученным. Ножка выражена лучше, достигает часто значительной длины и резко отделяется от пластины. У растений из чистых местообитаний толще внутренний слизистый слой (см. табл. 4), с поверхности клетки приобретают более округлую форму, оболочки утолщаются, их расположение четкими рядами в нижней части слоевища, хорошо видимое при угловатых клетках, нарушается; хлоропласт уплотняется, пиреноид виден хуже. Таким образом, признаки, которые служат для вида диагностическими, достаточно четко выражены в сапробных условиях. Благодаря выявленной изменчивости *E. linza* может служить показателем сапробности воды, хотя

Таблица 4

Средние размеры (в мкм) клеток *E. linza*

Район	Размеры клеток с поверхности в нижней части		Размеры клеток с поверхности в верхней части		Высота клеток на срезе		Высота слизистого слоя	
	защищенные места	открытые места	защищенные места	открытые места	защищенные места	открытые места	защищенные места	открытые места
Черное море	—	—	16.0×11.9	—	20.1	7.2	—	—
Японское море:	16.1×12.9	21.0×14.5	12.4×10.2	16.4×13.4	16.1	6.7	28.1	43.4
Южное Приморье	20.4×13.5	20.4×14.2	15.3×14.2	15.1×14.2	26.4	9.4	31.7	17.0
О-в Сахалин	26.9×13.4	16.7×12.4	15.0×11.8	14.5×11.8	23.4	8.1	28.5	16.0
Курильские острова	—	—	—	—	—	—	—	—

подобные тенденции в изменчивости проявляются и с возрастом. Крайние формы наблюдаемого полиморфизма резко отличаются друг от друга, но связаны между собой серией промежуточных форм.

По форме слоевища *E. linza* сходна с *E. intestinalis*, особенно в сапробных условиях. От последнего вида отличается следующим: 1) смыкание стенок слоевища само по себе не является отличительным признаком, так как проявляется и у других видов, однако у *E. linza* он выражен в более постоянной и законченной форме, поэтому слоевище у этого вида не бывает раздутым, а поверхность его — неправильно складчатой; 2) ризоидные клетки у *E. linza* всегда вытянуты и вертикально ориентированы; 3) сразу над ними клетки расположены рядами (признак, наиболее четко выраженный в загрязненных водах); 4) по всему слоевищу, включая основание, клетки 4—5-угольной формы, часто почти прямоугольные, расположены преимущественно рядами; особенно хорошо различия с *E. intestinalis* прослеживаются на клетках нижней части растения; 5) утолщение внутреннего слизистого слоя у *E. linza* наблюдается в чистых морских условиях, в то время как у *E. intestinalis* — в сапробных; 6) строением хлоропласта.

По форме и характеру расположения клеток, по строению хлоропласта и числу пиреноидов *E. linza* очень близка к *E. prolifera* и с трудом отличается от неразветвленной формы последнего вида. (Об отличительных признаках между ними см. стр. 99).

Номенклатурные замечки. Первое относительно полное описание и изображение этого вида мы встречаем у Агарда (J. Agardh, 1883). Основными видовыми признаками *E. linza* Агард считает: 1) расположение клеток рядами в основании слоевища и беспорядочное в верхней части и 2) плотно соединенные стенки слоевища. Однако далеко не все авторы принимали во внимание первый из указанных признаков и, ограничиваясь лишь морфологическими критериями, зачастую смешивали *E. linza* с *E. intestinalis* (Hylmø, 1916; Hamel, 1931; Celan et Vavaru, 1967, и др.). В настоящее время в литературе имеется множество форм *E. linza*, выделенных на морфологической основе: *lanceolata*, *crispa*, *crispata*, *cornucopiae* и т. д., точную видовую принадлежность которых в большинстве случаев установить невозможно, так как те же формы описаны у *E. intestinalis*.

Излишняя абсолютизация признака смыкания стенок привела не только к межвидовой путанице, но и к тому, что некоторые альгологи относят *E. linza* к роду *Ulva* (Setchell a. Gardner, 1920; Levring, 1937; Chapman, 1964, и др.). С этим никак нельзя согласиться, так как сомкнутость стенок имеет здесь явно вторичный характер.

Распространение (в соответствии с изученными образцами). **Черное море.** Ялта, каменная россыпь, 23 VIII 1963 КВ. — Уютное, под канализационным стоком, 27 VIII 1963 КВ. — Фрунзенское, у стока, 25 VIII 1963 КВ. — Одесса: скалы, 8 VI 1952 АЗ; у спуска с Пролетарского бульвара, 15 VI 1952 АЗ. — Новороссийская бухта: 20 VIII 1927 ЕЗ, как *E. compressa*; порт, 1927 ЕЗ, как *E. compressa*; 18 VII 1964 КВ; причал № 14, 28 IX 1953 АЗ; набережная у канализационного стока, 11 VII 1964 КВ; мыс Любви, 2 VII 1964 КВ; у причала № 11, 21 VII 1964 КВ; между водной станцией и цементным заводом, 25 VII 1964; западный мол, 18 VII 1964 КВ; погранпост, 7 VII 1964 КВ; пляж под набережной, 3 VII 1964 КВ; Наварес, у стока с Н<sub>2</sub>S, 25 VII 1964 КВ; коса, со стороны бухты, 21 VII 1964 КВ. — Анапа, у морской пристани, 15 VII 1964 КВ. — **Берингово море.** Олюторский зал., бухта Лаврова, скалистые рифы, 15 VIII 1970 КВ. — Зал. Корфа, бухта Гека, мыс Ара, 2 VIII 1970 КВ. — **Командорские о-ва.** О-в Беринга, мыс Северный, лит., 21 VII 1931 Кардакова, как *E. linza*. — **Вост. Камчатка.** Кроноцкий зал., Семячинское

соленое озеро, прибойная зона, V 1909 Комаров и Савич, как *E. compressa*. — Бухта Моржовая, заливчик, камни лит., 18 VIII 1966 Субботкина. — Петропавловск, 26 VIII 1881 Добротворский, как *E. linza* f. *lanceolata*. — **Охотское море.** Охотск, 1843 Завойко, как *E. intestinalis*. — О-в Бол. Шантар, VIII 1844, как *E. intestinalis*. — О-в Удд: южн. мыс, лит., на гальке, 17 VII 1928 Ушаков; бухта на южн. оконечности о-ва, 16 VII 1928 Ушаков, как *E. linza* f. *lanceolata*; южн. бухта, отливная зона, 1928 Ушаков, как *E. linza* f. *lanceolata*. — Зал. Забияка, S-447, 29 VII 1957 ВВ. — **О-в Сахалин.** Ныйский зал., VIII 1955 ВВ. — Татарский пролив, пост Дуэ, 1870 Августинович, как *E. linza*. — Медведевка, разр. 28, 7 VII 1955 ВВ. — Антоново: 28 VII Громов; у берега, 16 VII 1966 КВ. — Ясноморск: рифы, 3 X 1965 ЮП; камни у берега, гл. 0.3—0.5 м, 27 VII 1966 КВ; кут бухты, 12 VIII 1966 КВ; зона *Phyllospadix*, 29 VIII 1966 КВ; кораллиновые тротуары, 20 VIII 1966 КВ; у поселка Ловецкое, 29 VIII 1965 ЮП. — Южнее Невельска, лагуна, 24 VIII 1966 КВ. — Корсаков, порт, 13 VII 1966 КВ; 3 км восточнее Корсакова, 14 VII 1966 К. Петров. — **Курильские о-ва.** О-в Симушир, бухта Китобойная, мыс Водопадный, 26 VIII 1957 ОК. — О-в Итуруп, зал. Доброе Начало, разр. 19а, сб. 1, ср. гор. лит., 13 VIII 1954 ОК. — О-в Кунашир: западнее пирса Томари, верх. гор. лит., 30 VII 1951 Щеголев; зал. Измены, галечно-песчаный пляж у дер. Сенная, нижн. гор. лит., 5 VII 1951 ОК; Петрово, песчаный пляж у пирса, 2 VII 1951 ОК, как *E. linza*; разр. 29, сб. 2, 2 VIII 1951 ОК. — О-в Шикотан: бухта Церковная, у заставы, 7 IX 1949 ЕГ; бухта Ноторо, разр. 2, 2 VIII 1949 Полетика; бухта Анама, разр. 1, сб. 1, 25 X 1954 ОК. — О-в Зеленый, сб. 80, 27 IX 1955 Овчинникова. — **Японское море.** Материковое побережье. Совгавань, морская сторона перешейка у северной бухты, 5 VIII 1948 Киреева. — Зал. Де-Кастри: Рейнгардт, как *E. linza* f. *lanceolata*; ЕЗ, как *E. linza* f. *crispata* и f. *lanceolata*. — О-в Петрова, прибойная зона, 26 IX 1965 Суховеева. — Станция 38, 15 VIII 1930 Попов. — Владивосток: близ станции Океанской, 10 V 1925 Анисова; бухта Находка, завод № 4, деревянный пирс, 22 XI 1954 Тарасов; у скалы, 30 VII 1913 Комаров, как *E. intestinalis* f. *cyllindracea*. — Бухта Патрокл: камни у берега, 9 VII 1926 Кузнецов, у перешейка, 17 VII и 1 VIII 1926 ЕЗ; 6 VII 1931 ЕЗ; 22 VI 1926 ЕЗ. — Бухта Улисса, 3 VIII 1926 ЕЗ. — Бухта Нерпа, лит., 27 VI 1966 Борисова. — Бухта Стрелок, 1 IX 1951 Волкова. — Бухта Новгородская, 26 VI 1957 КВ и Василенко. — Зал. Посьета: бухта Миносок, на плоту, 22 VII 1965 ЛП; бухта Троица, камни лит., 25 VI 1957 КВ; 1 VII 1966 ВМ; бухта Экспедиции, мыс у пляжа, 17 VII 1965 ЛП; бухта Постовая, 27 VI 1965 ЛП.

#### *Enteromorpha prolifera* (O. F. Müll.) J. Ag.

J. Agardh, 1883: 129. — *Ulva prolifera* O. F. Müller, Fl. Dan. 1778, tab. 763, fig. 1.

Слоевище 10—50 см, иногда 2—4 м высоты и 0.1—7 см ширины, 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 рядами. Над ними клетки более или менее быстро укорачиваются, но сохраняют расположение продольными рядами. Выше по слоевищу расположение рядами нарушается, сохраняясь в ветвях и молодых узких частях. Клетки по слоевищу 3—5-угольные, 18—33××6—24 мкм, в основных ветвях неправильной формы; часто 4-угольные, в местах с правильным расположением субквадратные. На поперечном срезе клетки прямоугольные, 10—25 мкм высоты, отношение высоты клеток к их ширине равно 1—2. Утолщение внутренней оболочки не

характерно, но иногда как внутренняя, так и внешняя оболочка 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. Пиреноидов 1, в 5—15% клеток — 2.

Растет на литорали, в верхней части сублиторали и в ваннах супралиторали в полузащищенных и защищенных местах. Выдерживает широкий диапазон солености и температуры. Один из наиболее распространенных в морях СССР видов *Enteromorpha*.

*E. prolifera* (табл. XXXI, 1—11; XXXII, 1—9; XXXIII 1—4).

*Enteromorpha prolifera* (O. F. Müll.) J. A. Gardh, 1883 : 129 (исключая синонимы: *E. pilifera*, *E. tubulosa*  $\beta$  *pilifera* Ahln., *Ulva crinita* Mert.); E. Зинова, 1912 : 207; 1928a : 10; 1928b : 26; Setchellia. Gardner, 1920 : 254; Bliding, 1933 : 240, fig. 8—10; 1939 : 134, fig. 1B, 2—3 (исключая неразветвленную форму); Nagai, 1940 : 13, tab. 1, fig. 10, 11; Kulin, 1949 : 25, fig. 18—20; Waern, 1952 : 35, fig. 16g—h; Tokida, 1954 : 53, tab. 6, fig. 11—16; Taylor, 1957 : 65, tab. 3, fig. 2; Sca gel, 1966 : 54, tab. 28, fig. E—G; Виноградова, 1966 : 77; A. Зинова, 1967 : 36. — *E. prolifera* subsp. *prolifera* Bliding, 1963 : 45, fig. 20—24 (исключая тип 1). — *E. compressa*  $\beta$  *prolifera* (Ag.) Gréville, 1830 : 180, tab. 18; Ahlner, 1877 : 35; Hamel, 1931—1932 : 65, fig. 47, 4; 48, 1, 2. — *Ulva prolifera* O. F. Müll., Flora Danica, 1778, tab. 763, fig. 1. — *U. compressa*  $\beta$  *prolifera* A. Gardh, 1822 : 421. — *Scytosiphon compressus*  $\beta$  *crispatus* Lyngbye, 1819 : 64, tab. 15B, fig. 1—3. — *Enteromorpha compressa* auct. non Gréville: E. Зинова, 1928a : 9 pr. p.; 1928b : 27 pr. p.; 1930 : 89; 1933 : 9 pr. p.; 1940 : 177; 1954b : 266; Кардакова, 1938 : 99. — *E. compressa* f. *capillacea* auct. non Kütz.: Ahlner, 1877 : 32; E. Зинова, 1912 : 209; 1928a : 9 pr. p. — *E. compressa* f. *racemosa* auct. non Ahln.: E. Зинова, 1930 : 89; 1933 : 9 pr. p.; 1954b : 266. — *E. intestinalis* auct. non Link: E. Зинова, 1928b : 25 pr. p.; 1929 : 62 pr. p.; 1933 : 9 pr. p. — *E. intestinalis* f. *attenuata* auct. non Ahln.: E. Зинова, 1928a : 10 pr. p. — *E. intestinalis* f. *cylindracea* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 1940 : 177; 1954b : 265 pr. p. — *E. intestinalis* f. *genuina* auct. non Hauck: E. Зинова, 1933 : 9 pr. p. — *E. tubulosa* auct. non Kütz.: E. Зинова, 1912 : 207. — *E. fascia* auct. non P. et R.: E. Зинова, 1940 : 178. — *E. crinita* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 1929 : 63 pr. p.; 1933 : 10 pr. p. — *E. clathrata* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 1928a : 26 pr. p.; 1954a : 315 pr. p. — *E. clathrata* f. *procera* auct. non Hauck: E. Зинова, 1927 : 22; 1928a : 8. — *E. clathrata* var. *crinita* auct. non Hauck: E. Зинова, 1912 : 204. — *E. erecta* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 1928b : 27. — *E. linza* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 1912 : 205 pr. p. — *E. salina* Kützling, 1843 : 247; A. Зинова, 1957 : 155, рис. 2.

Exc. Wittr. et Nordst. № 134, 326a, b *E. compressa*, № 325 *E. plumosa*; Phyc. Bor.-Amer. № 470a b, c, d *E. prolifera*.

Слоевище обычно (1) 10—50 см высоты, но может достигать 2—4 м, более или менее густо разветвленное, изредка простое. Главная ось 0.01—4 см ширины, хорошо прослеживается, когда она шире ветвей, и теряется у густо разветвленных тонких растений. Ветви в основном первого, а также второго и реже третьего порядков; последние обычно многорядные, но 1—2-рядные веточки и веточки с однорядной вершиной — не исключение. Ветви разной длины и ширины, от волосовидных до 1 см ширины, подобны главной оси или резко от нее отличаются, отходят по всему слоевищу или только в нижней части. Ветвление неправиль-

ное, 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 (средние размеры см. ниже).

Часть слоевища	Балтийское море	Черное море	Белое море	Мурман
Основная ось . . . . .	14.3 × 11.8	14.9 × 12.2	13.7 × 12.4	17.6 × 14.0
Ветви . . . . .	12.4 × 9.4	12.6 × 10.2	14.6 × 11.3	15.3 × 12.4

Растет 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.

Примечание. *E. prolifera* f. *prolifera* распространена во всех морях СССР и в разных частях ареала обладает морфолого-экологическими особенностями. В Черном море является относительно редким видом, массового развития не достигает. Поселяется в бухтах, не выходя за их пределы, обычно в районе населенных пунктов, на камнях или искусственных сооружениях; выносит загрязнение и опреснение. Растет обычно от уреза воды до глубины 0.5 м среди других зеленых водорослей. На открытых побережьях Кавказа и Крыма не найдена. В черноморских условиях (*S* 17‰, летняя *t* воды 16—25°С) f. *prolifera* представлена узкой (0.1—5 мм шир.) и разветвленной формой с ветвями преимущественно первого порядка. Иногда боковые ветви редкие и подобны главной — в этом случае она приобретает внешний вид, который обычно приписывается *E. compressa*. Клетки средних размеров, 10—19×9—16 мкм, с характерным для вида расположением. Растения простые или с одиночными веточками встречаются лишь у верхней границы псевдолиторали, т. е. в Черном море вид представлен своей «классической» формой, наиболее соответствующей большинству описаний. В Балтийском море, вдоль побережья Эстонии и ее островов, *E. prolifera* f. *prolifera* образует вместе с *E. intestinalis* и *E. ahlnneriana* узкий прерывистый пояс от уреза воды до глубины 0.3—0.8 м. Поселяется на песчано-каменистом грунте, часто с признаками заиления, прикрепляясь к гравию и гальке. По количественному развитию уступает другим, указанным выше видам. Более или менее заметные скопления образует в местах загрязненных и плохо промываемых, вблизи населенных пунктов. В чистых аэрируемых местообитаниях почти выпадает и уступает место *E. ahlnneriana*. Наши наблюдения совпадают с литературными данными о распространении вида в Балтике (Bliding, 1939, 1963; Levring, 1940; Waern, 1952). Некоторые морфолого-анатомические особенности и характер распространения вида у советских берегов Балтийского моря говорят о том, что здесь (*S* 4—6‰, летняя *t* воды 14—20°С) он находит крайние условия существования. Преобладает следующая форма слоевища: на четко различимой основной оси 1—3 мм ширины густой покров питевидных коротких веточек (приближается к типу IV Блиндинга; Bliding, 1963). Эта форма преобладает в застойных условиях. Характерно наличие очень тонких и однорядных веточек и пролификаций, особенно в застойных местах; клеточные оболочки обычно утолщенные (до 3—6 мкм). Размеры клеток: мелкие до средних (10—18×8—16 мкм). В Белом море (*S* 20—26‰, летняя *t* воды 12—17°С) f. *prolifera* — одна из массовых водорослей на пологой литорали заливов и бухт. Растет преимущественно в среднем и нижнем горизонтах литорали, опускается в сублитораль. Массового развития достигает на молодых мидиевых щетках. Здесь f. *prolifera* вегетирует в неприкрепленной форме, удерживаемая биссусом мидий. Густо разветвленные растения достигают 2—4 м высоты. Такое разрастание

объясняется тем, что на мидиевых щетках форма находит благоприятные условия для роста: с одной стороны, здесь хорошая аэрация, с другой — богатая органика фекального происхождения, которую седиментируют мидии. На отмерших мидиевых щетках *f. prolifera* отсутствует вследствие недостатка органических веществ. По побережью обычно среди *Fucus vesiculosus*, часто как эпифит. Преобладает тонко разветвленная форма с не всегда выраженной главной осью. Клетки в верхней половине растения 12—21 × 9—18 мкм (средние размеры см. в табл. 2). На Мурмане (*S* 30—34%, летняя *t* воды 8—10°С) также растет в бухтах, заходя в куты, где может давать значительное количественное развитие. Растения здесь от узких и обильно разветвленных типа *E. ahlnneriana* до почти простых и простых, похожих на *E. intestinalis* и *E. linza*. На каменистой полузащищенной литорали можно встретить растения с узкой основной осью и длинными боковыми ветвями. Однако для Мурмана характерна такая форма ветвления, когда боковые ветви редуцируются и заменяются короткими волосовидными, часто однорядными, веточками, которые густо покрывают ось. В кутовых участках основная ось широкая, неправильно складчатая, до 1—1.5 м длины. Веточки при этом могут развиваться в незначительном количестве или совсем отсутствуют. Все морфологические типы связаны множеством переходных форм. Преобладают растения с крупными клетками, 16—32 × 12—22 мкм, хотя общий размах клеточных размеров гораздо больше (10—32 × 6—22 мкм). В крупных клетках хлоропласт часто становится зернистым и занимает часть видимой поверхности клетки. Пиреноид, как правило, один, но нередко, особенно у растений из кутовых частей, число пиреноидов в 5—15% клеток увеличивается до 2.

Поведение вида в морях Дальнего Востока позволяет провести некоторые географические и экологические параллели. В северных морях Дальнего Востока *f. prolifera* обнаруживает сходство с мурманской и беломорской популяциями, в Японском море больше сходства с черноморской. Количественное развитие *f. prolifera* в морях Дальнего Востока, так же как и в европейских, уменьшается с севера на юг.

В каждой из изученных популяций мы наблюдали некоторые общие закономерности в изменчивости ряда признаков. Размеры клеток уменьшаются с увеличением степени загрязнения и застойности (см. табл. 2), а также с уменьшением солености. При этом клетки ветвей, как правило, меньше клеток основной оси. При опреснении наблюдается явление утолщения клеточных оболочек. С поднятием над нулем глубин (ванны верхней литорали и супралиторали) уменьшаются степень ветвления и размеры клеток.

*E. prolifera f. prolifera* плохо отличима в природе от *E. ahlnneriana*. Оба вида имеют сходную морфологию и тип ветвления. Основным отличительным признаком в диагнозе Блиндига (Bliding, 1944), описавшего *E. ahlnneriana*, служит расположение клеток рядами по всему слоевищу, тогда как у *E. prolifera* — только в узких частях. При определении природного материала этот признак далеко не всегда оправдывает себя, так как, с одной стороны, у молодых растений *E. prolifera* ряды можно проследить по всему слоевищу, с другой — у *E. ahlnneriana* в широких и старых частях слоевища происходит нарушение в расположении клеток рядами, тем более что в природе этот признак не выражается столь абсолютно, как он звучит в диагнозе, и в применении его есть доля субъективности. Тщательное сравнительное изучение, проведенное нами, показало, что, несмотря на перекрываемость *E. prolifera* и *E. ahlnneriana* по ряду признаков, это самостоятельные виды, и трудность их разграничения связана в ряде случаев скорее всего с недостаточностью доступных нашему методу исследования признаков.

*E. prolifera* отличается от *E. ahlnneriana* меньшим развитием однорядных веточек; расположением клеток рядами только в основании и узких ветвях и отсутствием поперечных рядов; преобладанием в ветвях изодиаметрических клеток (у *E. ahlnneriana* — прямоугольных); более мелкими клетками; мелким пиреноидом. Кроме того, *E. prolifera* — вид морских и солоноватых вод, тогда как *E. ahlnneriana* — сильно опресненных.

Распространение (в соответствии с изученными образцами). Черное море. Севастополь: устье Черной речки, 14 VIII 1932 Шарина, как *E. compressa*; 23 III 1933 Шарина, как *E. compressa*; 1932 Шарина, как *E. compressa*; сев. сторона, у причала, 17 VIII 1963 КВ; набережная под зданием Биол. инст., 30 X 1962 КВ; Херсонес, пляж, 28 X 1962 КВ. — Новороссийская бухта: причал № 14, 28 IX 1953 АЗ; городской пляж, 18 IX 1953 АЗ; мыс Любви, 0—0.2 м, 2 VII 1964 КВ; западный мол, гл. 0.5 м, 22 VII 1964 КВ; у рыбзавода, псевдолит., 11 и 21 VII 1964 КВ; под погранпостом, 0.1—0.4 м гл., 21 VII 1964 КВ; коса, лагуна со стороны бухты, 0—0.3 м гл., 24 VII 1964 КВ. — Одесса, лагуна у причала, камни с наилком, гл. 0.5 м, 11 VI 1952 АЗ; у спуска с Пролетарского бульвара, скалы, 7 VI 1952 АЗ; Дофиновка, на скале над уровнем моря, 21 IV 1933 Погребняк, как *E. compressa*; скала в черте города, 8 VI 1953 АЗ; Herb. Nordmann. — Балтийское море. Неме, побережье между Неме и Кабернеме, гл. 0—0.5 м, 29 VI 1967 КВ; о-в Аэгна, зап. и сев. стороны, 26 VI 1967 КВ; Меривьяля, 27 VI 1967 КВ; о-в Вормси, сев. и южн. стороны, 13—14 VIII 1967 Трей; Хаапсалу, южн. берег залива, 22—23 VI 1967 КВ; Рохукюла, под старым причалом, 23 VI 1967 КВ; Пярну, мол, 1 VII 1967 КВ. — Мурман. Мотовский зал., бухта Одинцовка, лужи между камнями, 25 VII 1924 Закс, как *E. compressa*. — Кольский зал.: о-в Седловатый, 12 VII 1932 Киреева; Екатерининская гавань, Еленкин, как *E. clathrata f. procera*, как *E. crinita* и *E. intestinalis*; ЕЗ, как *E. tubulosa*; 3 VI 1931 Вавилина, как *E. clathrata*; Екатерининская гавань и Пала-губа, 1911 ЕЗ, как *E. clathrata*; мыс Лутинский, 22 VII 1909 ЕЗ, как *E. compressa f. capillacea*; о-в Торос, 11 IX 1930 Мейер, как *E. clathrata*; Вайда-губа, 6 VIII 1911 ЕЗ, как *E. prolifera*; Летние о-ва, IX 1842 Бер, как *E. tubulosa*; лит. зона, 8 VIII 1911 ЕЗ, как *E. tubulosa*. — Губа Дальнезеленецкая: пересушка между о-вами Сухой и Жилой, 22 VI 1959 ЛП; ванна в поясе *Asc. nodosum*, 10 VII 1961 Гринталь; камни лит., 4 VII 1958 КВ; о-в Сухой, со стороны моря, 19 VI 1958 КВ; ванночка лит., 14 VI 1961 КВ; о-в Жилой, ванночка в верх. лит., 6 VI 1958 КВ; сев. часть о-ва Жилого, у уреза воды, 6 VI 1958 КВ; Дальний пляж, песчано-каменистая лит., 8 и 28 VI 1958 КВ; 20 VII 1956 Киреева; бухта Оскара, лит., 27 V и 26 VI 1961 КВ; 8 VIII 1964 Евтюкова; зап. берег губы, 4 VI 1958 КВ; ванночка в верх. лит. на мысе Пробном, 23 VI 1958 КВ; вост. берег губы, 25 VI 1937 Гурьева; у брюги, загрязнение, 13 VII 1937 Гурьева. — Губа Ярнышная, вост. берег, 24 VI 1937 Гурьева. — Губа Плохие Чевры, кут, камни, лит., 26 VI 1958 КВ. — Губы Сидоровка, Дроздовка, Савиха, Ивановка, Териберская, Кутовая, Бол. Волоковая, Печенга, о-ва Мал. Олений, Бол. Олений, Вешняк, Бол. Айнов, мыс Песканец, VIII 1960 КВ. — Вост. Лица, 19 VI 1911 ЕЗ, как *E. linza*. — Губа Палютиха, песок, ср. гор. лит., 27 VII 1929 ЕГ, как *E. compressa*. — Чешская губа: 11 VIII 1925 Перфильев, как *E. compressa*; мыс Микулкин, Рупрехт, как *E. clathrata f. procera*; пос. Малая Самоедская земля, 1841 Рупрехт, как *E. compressa f. capillacea*. О-в Колгуев, южн. берег, Рупрехт. — Новая Земля: Крестовая губа, о-в Чевкунова, 27 VIII 1931 Ширшов, как *E. compressa*; Малые Кармакулы, на отливе, 25 VIII 1924 Ушаков, как *E. crinita*; Черная губа, на скале в верх. гор. лит., как *E. intestinalis*. — Белое море. О-в Сосновец, 1842 Миддендорф, как *E.*

*prolifera* и как *E. compressa* f. *capillacea*. — Ковда, Горелая губа, 1916 ЕЗ, как *E. clathrata*. — Великая Салма: губа Ругозерская, от биол. станции до Киндомыса, 31 VII—5 VIII 1967 КВ; корга, 4 VIII 1967 КВ; Коневская корга, 1 VIII 1967 КВ; о-в Еремеевский, 2 VIII 1967 КВ; Нильма, лит., няша, 30 VII 1967 КВ. — Губа Чула: мыс Картеш, 21 VII 1967 КВ; губа Сельдяная и Левая, пояс *F. vesiculosus*, 23 VII 1967 КВ; губа Медвежья, 22 VII 1967 КВ; Луды, пояс *F. vesiculosus*, 20 VII 1967 КВ; Левин Наволок, мидиевые щетки, 24 VII 1967 КВ; Красный мыс, песчано-илистая лит., ср. гор., 25 VII 1967 КВ. — О-в Жижгинск, 1928 ЕЗ, как *E. compressa*. — О-в Соловки: у мыса Овсяного, 27 VIII 1955 АК; между Овсяной и мысом Ребалда, нижн. гор. лит., 28 VIII 1955 АК; зап. берег южнее мыса Тонкого, 26 VIII 1955 АК; юго-вост. берег, 11 VIII 1967 КВ. — О-в Анзер, южн. берег, ср. гор. лит., 12 VIII 1967 КВ. — Сорокская губа, между Раз-Наволок и Вып-Наволок, лит., 9 VIII 1955 АК. — Кудостров, 0—2 м гл., на камнях, 1 VII 1955 АК. — Мыс Мудьюрский, 14 VIII 1955 АК. — Мыс Куйский, 15 VIII 1955 АК. — Зимняя Золотица, устье реки, 20 VII 1955 АК. — Мегры, лит., в заводе на камнях, 1955 АК. — Село Дураково, 1930 ЕЗ, как *E. compressa*. — **Море Лаптевых.** Новосибирские о-ва, о-в Котельный, выбросы, 1954 Е. Короткевич, как *E. salina*. — **Берингово море.** Бухта Провидения, кут бухты Комсомольской, ср. гор. лит., щебень, 17 VII 1968 КВ. — Зал. Креста, бухта Эвекинот, у морского порта, ср. гор. лит., 7 VIII 1968 КВ. — Олюторский зал.: Пахача, лиман, 17 VII 1970; бухта Лаврова, 14 VIII 1970 КВ. — **Командорские о-ва.** О-в Медный: 1887, получено от губернатора, как *E. intestinalis* f. *cylindracea*; VIII 1881 Добротворский, как *E. compressa*. — **Вост. Камчатка.** Кроноцкий зал.: Семячинское соленое озеро, у устья р. Бол. Семячик, IX 1909 Комаров и Савич, как *E. compressa* f. *racemosa*; близ р. Семячик, IX 1909 Комаров и Савич, как *E. erecta*; Семячик, гл. 13—18 м, 8 VIII 1934 Спасский, как *E. crinita*; бухта Заводская, Семячик, вероятно, плавающий экземпляр, 17 VIII 1934 Спасский, как *E. crinita*; станция 548, 18 VII 1935 Спасский, как *E. compressa*; станция 275, 1934 Спасский, как *E. crinita*; станция 273, 8 VIII 1934 Спасский, как *E. crinita*. — Авачинский зал.: у Гремучего ручья, станция 15, 1930 Попов, как *E. intestinalis* и *E. crinita*; Тарьинская губа, 1930 Попов, как *E. intestinalis* и *E. compressa*; у берега, 1930 Попов, как *E. compressa* f. *racemosa*; Артушкин мыс перед входом в Тарьинскую бухту, 1909 В. П. Савич; Петропавловск, 26 VIII 1881 Добротворский, как *E. compressa* f. *racemosa* и *E. intestinalis* f. *genuina*; устье р. Жупановой, принесена прибоем, V 1909 В. П. Савич, как *E. intestinalis* f. *attenuata*. — Камчатка, №№ 5 и 6, Кузнецов. — **Охотское море.** Тауйская губа, близ р. Яны, выброс, 7 VIII 1930 Ушаков, как *E. compressa*. — Бухта Гертнера, у берега, 9 VIII 1938 В. Васильев. — Южная бухта, отливная зона, 1928 Ушаков, как *E. intestinalis*. — Берег зал. Вандер-Шкруффа, с. Сиглан, 9 VIII 1938 Соколов. — О-в Медвежий, № 13, как *E. compressa*. — Мыс Аян, о-в Ларга-Ангра, Вознесенский, как *E. intestinalis*. — Мыс Лонгдор Неготни, Вознесенский, как *E. intestinalis*. — О-в Удд, бухта на южн. оконечности о-ва, 16 VII 1928 Ушаков, как *E. intestinalis*. — О-в Бол. Шантар, р. Амука, 26 VIII 1927 Закс, как *E. compressa* f. *racemosa*. — Ольский лиман, часть его, затопляемая во время приливов, VIII 1938 Соколов. — Амурский лиман, мыс Лазарева у о-ва Огби, 12 VIII 1928 Ушаков, как *E. compressa*. — Сахалинский зал., Тывлин, речка (залив), 21 VII 1928 Ушаков, как *E. compressa*. — **О-в Сахалин.** Ныврово, протока, 26 VII 1955 ВВ. — Ныйде, 3 VIII 1928 Ушаков. — Бухта Пятилетки, 10 VIII 1954 ВВ. — Зал. Чайво, гл. 0.5 м, 1 IX 1932 Петров. — **Курильские о-ва.** О-в Парамушир, около аэродрома, ванна, 31 VII 1955 В. Короткевич. — О-в Распуа, охотоморская сторона, 8 IX 1955 Овчинникова. — О-в Симушир: зап.

вход в бухту Китобойную, супралит. ванна, 28 VIII 1967 ЛП; бухта Спасения, разр. 8, сб. 5, 24 VIII 1957 ОК; зал. Мильна, разр. 7, сб. 4, лит. ванны, ОК. — О-в Кунашир, зал. Измены, Петрово, пляж у пирса, верх. гор. лит., 2 VII 1951 ОК, как *E. procera*. — О-в Шикотан: бухта Шикотан, свай пирса, 7 VIII 1949 ЕГ; бухта Анама, кут, пляж эстуария, 22 VIII 1949 ЕГ, как *E. compressa*. — О-в Анучина, ванночка, 29 IX 1955 Овчинникова. — **Японское море.** Материковое побережье. Зал. Де-Кастри, у п-ова Иннокентьевского, 1909 Дербек, как *E. clathrata*. — Бухта Ольги, 16 VIII 1926 ЕЗ, как *E. clathrata* и *E. intestinalis*. — Бухта Нерпа, лит., 27 VI 1966 Борисова. — Бухта Преображения, ЕЗ, как *E. intestinalis*. — Бухта Джигит: на камнях, гл. 1 м, 15 VII 1928 Гайл; лит., 14 VIII; образует зеленый налет в местах опреснения, 18 VII 1928 Гайл. — Владивосток, обрастание судна «Альбатрос». — Амурский зал.: станция Океанская, 30 V 1920 Иванов, как *E. compressa*; у Седанки, 30 VI 1920 Иванов, как *E. clathrata*, *E. intestinalis* f. *genuina*, *E. prolifera* и *E. erecta*. — Уссурийский зал.: устье р. Майхе, 24 VI 1926 ЕЗ, как *E. clathrata*; эстуарий р. Майхе, 24 VI 1926 Закс; бухта Находка, у скал в конце бухты, 1913 Комаров, как *E. intestinalis*.

*F. simplex* Vinogr. f. nov. (табл. XXXIII, 5—12).

*Enteromorpha prolifera* subsp. *prolifera* Typus I, Bliding, 1963: 46, fig. 19.

Frons 0.4—7 cm lata, applanata, simplex vel proliferationibus praedita, stipite angusto contorto.

In lacis bene defensis, aqua desalata, in parte superiore zonae litoralis arenoso-petrosae declivis ad ostia fluminum.

Mare Nigrum; mare Album; insulae Komandorenses; mare Ochotense; insulae Kurilenses.

Typus. Mare Album, sinus Kandalakschensis, sinus Rugozerskaya, statio biologica Universitatis Mosquaensis, in parte superiore zonae litoralis, ad arenam, 8 VIII 1967, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A forma typica fronde non ramosa lata cellulis minoribus in seriebus non sat manifeste dispositis differt.

Слоевище 0.4—7 см ширины, уплощенное, простое или с редкими пролификациями, постепенно расширяющееся к вершине, с очень узкой спирально закрученной ножкой. Ризоидная часть развита слабо. Расположение клеток рядами наблюдается лишь в основании растения. В спирально закрученной части слоевища форма и размеры клеток изменчивы. Они могут быть прямоугольными, сильно вытянутыми и мелкими, изодиаметрическими. В средней и верхней частях слоевища размеры клеток колеблются в пределах 10—21×6.5—14 мкм (см. табл. 2).

Растет в Белом море 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. В Охотском море и на Командорских островах встречается в устье рек, впадающих в море, или в отделенных от моря озерах. Распространение f. *simplex* ограничено северными частями бореальной области. Единственная находка ее в Черном море относится к январю.

**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 закру-

ченной очень тонкой ножкой, менее плотным смыканием стенок слоевища; очень слабым развитием ризоидов и разными условиями существования.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Черное море.** Новороссийск, коса, свай, на поверхности, 16 I 1961 АК. — **Белое море.** Три острова, 1869 Goebel, как *E. intestinalis* f. *attenuata*. — Великая Салма: Беломорская биол. ст., берег под стационарными строениями, верх. гор. лит., 31 VII 1967 КВ; у Киндомыса, песчаная бухточка, 5 VIII 1967 КВ; Ругозерская губа, у порога, 13 VIII 1954 Блинова. — Губа Чупа: мыс Картеш, свай причала, 20 VII 1967 КВ; Красный мыс, верх. гор. песчано-каменистой лит., 25 VII 1967 КВ. — О-в Анзер: южн. берег, верх. гор. песчано-илисто-каменистой лит., 12 VIII 1967 КВ; 22 VII 1952 Киреева. — О-в Соловки: мыс Толстик, лит., 24 VIII 1955 АК; губа Сосновая, у мыса Овсяного, песчаная лит., 27 VIII 1955 АК; у мыса Печак со стороны мыса Березового 31 VIII 1955 АК; от мыса Печак до губы Кислой, верх. гор. лит., 29 VIII 1955 АК; бухта Благополучия, у пирса, 17 VII 1952 Киреева. — О-в Жижгинск, 1928 ЕЗ, как *E. intestinalis*. — Сорокская губа, мыс Раз-Наволоок, лит., 9 VII 1955 АК. — **Мурман.** Вайда-губа, 1911 ЕЗ, как *E. linza*; устье реки, 6 VIII 1911 ЕЗ, как *E. linza*. — О-в Колгуев, у р. Бугриной, на песке, как *E. intestinalis*. — **Берингово море.** Олоторский зал., Пахача, эстуарий реки, 15 VII 1970 КВ. — **Комадорские о-ва.** О-в Беринга: р. Гаванская, у заворота к горе Наковальне, 3 X 1930 ЕГ; на дне р. Гаванской, гл. 1 м во время прилива, 3 X 1930 ЕГ, как *E. intestinalis*; Старая Гавань, лит., камень, 1 II 1930 Кардакова, как *E. compressa*. — О-в Медный, бухта Гладковская, солоноводное озеро, гл. 10—15 см, 13 XI 1930 Кардакова. — **Охотское море.** Зап. Камчатка, мыс Южный, устье реки, 23 VIII 1963 ВВ. — Бол. Шантар: 8—9 VIII 1844, как *E. intestinalis*; устье р. Каменушки, 16 VIII 1927 Закс, как *E. compressa*. — Амурский лиман, мыс Лазарева, лит., 16 VIII 1928 Ушаков. — О-в Лангр, песок и мелкая галька, гл. 1—2.5 фута, Дербек, как *E. compressa*. — **Курильские о-ва.** О-в Шиапкотан, вост. побер. глыбы, 27 VIII 1955 В. Короткевич.

#### *Enteromorpha ahlneriana* Blid. (табл. XXXIV, 1—9).

Bliding, 1944 : 338, fig. 10—18; 1963 : 61, fig. 30—34; Waern, 1952 : 38, fig. 16. — *Enteromorpha procera* auct. non Ahln.: Bliding, 1953 : 248, fig. 14—18 (pr. p.); Levring, 1940 : 6; Калугина, 1959 : 152, fig. 4, 5. — *E. compressa* f. *caespitosa* auct. non Le Jol.: Е. Зинова, 1935 : 42. — *E. erecta* auct. non J. Ag.: Е. Зинова, 1935 : 42. — *E. clathrata* auct. non J. Ag.: Е. Зинова, 1928a : 8 pr. p.

Exs. Wittr. et Nordst. № 323 *E. procera*.

Слоевище 10—30 (50) см высоты, густо разветвленное, с хорошо различимой главной осью или без нее, реже неразветвленное. Главная ось 0.3—3 мм ширины. Ветви первого, второго и третьего порядков; последние короткие, волосовидные, состоящие из 1—4 рядов клеток. Характерно наличие однорядных веточек и веточек с однорядными вершинами. Клетки с поверхности в ризоидной зоне булавовидные или прямоугольные. Зона ризоидных клеток развита слабо. Над ней клетки с поверхности прямоугольные, сильно вытянутые (33.1×14.3 мкм), расположены не только продольными, но и поперечными рядами. Расположение клеток продольными рядами прослеживается почти по всему слоевищу, причем в молодых и узких частях нередко и поперечными. Нарушение порядка в расположении наблюдается в основной оси растения по мере увеличения ширины растения и с возрастом. 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 (средние размеры клеток с поверхности см. ниже).

Район	Основная ось	Ветви
Черное море . . . . .	19.1 × 12.4	14.3 × 11.0
Балтийское море . . . . .	20.2 × 14.8	17.7 × 13.5

Толщина стенок слоевища 20—30 мкм; высота клеток на поперечном срезе в 1.1—1.7 раза превышает ширину; внешняя и внутренняя оболочки не утолщаются. Хлоропласт — тонкая лопастная пластинка с менее четким краем, чем у *E. prolifera*. Пиреноид один в 90—95% клеток.

Растет в массе в Балтийском море при *S* 4—8‰, но уже в Черном и Белом морях становится относительно редким видом. По сравнению с другими видами *Enteromorpha* не заходит в сильно загрязненные места. Поселяется на мелководье, как на промываемых участках (Балтика), так и в затишных местах (Черное море).

**Примечание.** В ряде случаев *E. ahlneriana* с трудом отличается от *E. prolifera* f. *prolifera* (см. об этом на стр. 96).

**Номенклатурные замечки.** Номенклатура и систематическое положение *E. ahlneriana* подробно разобраны Блиндингом (Bliding, 1944, 1963). Отметим лишь, что этот вид фигурировал в работах альгологов под различными названиями. Из них *E. clathrata*, *E. compressa*, *E. crinita*, *E. flexuosa*, *E. plumosa* не могут быть использованы для данного вида, так как относятся к другим видам. *E. compressa* var. *racemosa* Ahlner, *E. denudata* (Ahlner) Hulmō включают в себя только часть данного вида. Название *E. procera* Ahlner относится к нескольким видам и является источником постоянных ошибок. По этой причине Блиндинг дает виду новое название.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Черное море.** Севастопольская бухта, сев. сторона, у причала, 17 VIII 1963 КВ. — Новороссийская бухта: порт, 1927 ЕЗ, как *E. compressa* f. *caespitosa*; на *Zostera marina*, 1927 ЕЗ, как *E. compressa* f. *caespitosa*; бухта, 1927 ЕЗ, как *E. erecta*; западный мол, 18 VII 1964 КВ; под погранштом, 11 VII 1964 КВ; коса, со стороны бухты, 8 VII 1964 КВ. — Бол. Утриш, обрастания на причале, 14 VII 1964 КВ. — **Балтийское море.** Финский зал., Гоби, как *E. clathrata* a. *agardhiana*; Неме, мыс, 29 VI 1967 КВ; Кабернеме, кут прибрежной полосы, 29 VI 1967 КВ; Рокк аль маре, 27 VI 1967 КВ; 3 IX 1961 Трей; Рохукюла, у причала и мола, 23 VIII 1967 КВ; Виртсу, Уллюта, мелководье, 20 VIII 1962 Трей; Пухту, 2 и 24 VIII 1962 Трей; Пярну, мол, 1 VII 1967 КВ; о-в Соргу, 23 VII 1961 Трей; Скултэ, VIII 1949 Киреева. — **Белое море.** Ковда, Горелая губа, о-в Олений, Малы Хрусломены, 1911 и 17 VII 1916 ЕЗ, как *E. clathrata*; Соловецкий монастырь, ЕЗ, как *E. compressa* f. *capillacea*; Як-остров, южн. берег, 7 VIII 1931 Станиславский, как *E. crinita*; Ручьи, выбросы, 13 VIII 1956 АК; Майда, выбросы, 2 VIII 1956 АК; Бол. Козлы, 17 VIII 1955 АК, как *E. procera*. — **Берингово море.** Бухта Провидения, кут бухты Комсомольской, 17 VII 1967 КВ. — **О-в Сахалин.** Зал. Байкал, лит., 12 VII 1928 Ушаков.

#### *Enteromorpha clathrata* (Roth) Grev.

Greville, 1830 : 181. — *Conferva clathrata* Roth, 1866 : 175.

Слоевище тонкое, многократно разветвленное, с ветвями первого, второго и третьего порядков, скудно разветвленное, 2—10 мм ширины, или простое, 8—40 мм ширины. Однорядные веточки имеются, но не всегда, и редко бывают в массе. Ризоидные клетки с отростками, ориентированными в различных направлениях, кончаются довольно резко на не-

большом расстоянии от подошвы. Клетки с поверхности сразу над ризоидными крупными, 18—60×13—32 мкм, округломногоуольные, расположены без порядка, несколько вытянуты в длину, что в узких растениях создает впечатление расположения их рядами. Выше по слоевищу клетки 4—6-угольные, в широких ветвях неправильных очертаний и беспорядочно расположенные, в узких — почти квадратные или прямоугольные, вытянутые вдоль или поперек слоевища, нередко образующие продольные ряды, 12—56×8—32 мкм (средние размеры клеток с поверхности см. в табл. 5). Стенки слоевища 18—40 мкм толщины. Клетки на поперечном срезе прямоугольные с округлыми углами, высота их превышает ширину в 1.2—3 раза, или в конечных веточках меньше ширины. Хлоропласт — тонкая перфорированная пластинка с неровными или звездчатыми краями. В зависимости от состояния может иметь различный вид: гомогенной пластинки, покрывающей всю или часть видимой поверхности клетки, зернистой пластинки с нечетко выраженным или грубым краем; в конечных веточках — цельной пластинки, располагающейся пояском по типу *Ulothrix*. Число пиреноидов непостоянно: в ризоидных клетках до 12, в клетках нижней части растения 3—7, выше по слоевищу 2—5, при сильно редуцированном хлоропласте и в конечных веточках 1—2. Часто, особенно при зернистом и плотном хлоропласте, плохо заметны после окраски раствором Люголя и обнаруживаются только в результате специального цитологического окрашивания.

Таблица 5  
Средние размеры (в мкм) клеток *E. clathrata*

Таксон	Район	Основа растения	Верхняя часть
subsp. <i>clathrata</i>	Черное море . .	39.9×24.2	24.0×19.0
subsp. <i>asiatica</i>	Японское море . .	33.1×23.9	18.4×14.4
	Сахалин . . . .	36.1×23.4	18.3×15.3
	Курилы . . . .	—	19.1×15.3

Растет в прикрепленной и свободноплавающей форме на мелководье в морских и солоноватых водах и защищенных (иногда с признаками застойности) условиях.

Примечание и номенклатурные заметки. С момента появления вида в литературе (Roth, 1806) под названием *E. clathrata* было принято понимать тонкие, многократно разветвленные формы с крупными клетками, расположенными рядами, и хлоропластом, заполняющим меньшую часть видимой поверхности клетки (Greville, 1830; Ahlner, 1877; J. Agardh, 1883; Hamel, 1931; Taylor, 1957, и др.).

Поскольку до последнего времени не обращалось внимания на число пиреноидов и другие признаки, нередко название *E. clathrata* включало в себя и другие виды (*E. ahlnneriana*, *E. flexuosa* и т. д.). С другой стороны, разнообразие морфологических форм *E. clathrata* обозначалось в литературе видовыми названиями *paradoxa*, *erecta*, *plumosa*, *hopkirkii* и т. д. Так, у Агарда (Agardh, 1883) *E. clathrata* фигурирует под названиями *Clathrata* (pr. p.), *hopkirkii*, *erecta*, *crinita* (pr. p.).

Работа Блиндига (Bliding, 1944) имела большое значение, так как в ней было дано наиболее полное описание вида, сопровождаемое многочисленными иллюстрациями, и его изменчивость. При этом целостность *E. clathrata* как вида подтверждалась опытами по скрещиванию крайних форм. В другой работе Блиндиг (Bliding, 1963) повторил данные 1944 г.

Изучение морфологии и анатомии *E. clathrata* в советских морях обнаружало значительный полиморфизм этого вида. Как уже указывалось,

одним из основных признаков *E. clathrata* считалось тонкое, многократно разветвленное слоевище. По нашим наблюдениям, в одном и том же биотопе бок о бок можно встретить растения тонкие, обильно разветвленные, широкие, с редкими ветвями, и простые. Причины такого резкого различия не ясны, но их нельзя объяснять экологией и принадлежностью к разным формам развития (на Сахалине, например, собранные нами растения с разной морфологией принадлежали спорофиту). С другой стороны, в Японском море преобладание растений широких и редко разветвленных приурочено к литорали, а также к весне и осени, тогда как летом и в сублиторали встречается тонкоразветвленная форма. В свободноплавающим состоянием встречается лишь тонкоразветвленная форма.

Наряду с морфологией меняется и клеточное строение. У растений широких клетки мельче и расположены более беспорядочно. Так, в пробе, собранной в лагуне на Бол. Утрише (Черное море), у тонких растений средние размеры клеток равнялись 33.8×19.6 мкм, у более широких 25.9×20.4 мкм. При этом у широких растений чаще утолщаются клеточные оболочки, что особенно заметно у весенних и осенних растений (как с видимой поверхности, так и на поперечном срезе). Хлоропласт в зависимости от питания может менять свою текстуру, становясь более или менее плотным и зернистым; в зависимости от размеров клеток и освещения может занимать всю или только часть видимой поверхности.

Сравнение атлантических образцов с тихоокеанскими показало, что форма слоевища тихоокеанских растений испытывает гораздо больший размах изменчивости по сравнению с атлантическими, причем часто встречается широкая и редко разветвленная форма слоевища, а клетки меньших размеров и с более толстыми оболочками. Кроме того, на Дальнем Востоке *E. clathrata* характерна для несколько иных условий. Здесь она растет в условиях нормальной морской солености, тогда как в Черном море и других районах Атлантики более характерна для солоноватоводных местообитаний. В остальном и та и другая формы очень сходны. Поэтому целесообразно дальневосточную популяцию выделить в самостоятельный подвид — subsp. *asiatica*.

Описанный размах изменчивости затрудняет определение *E. clathrata*. По внешнему виду ее легко спутать не только с разными видами *Enteromorpha*, но крайнюю тонкоразветвленную форму легко принять за *Cladophora*. Поэтому морфологический критерий в этом случае применить нельзя. Основные отличительные признаки *E. clathrata* следующие: 1) наличие нескольких пиреноидов и 2) крупные, неправильно многоугольные клетки в основании слоевища, расположенные в беспорядке. По этим признакам вид хорошо отличается от *E. linza*, *E. flexuosa*, *E. prolifera*. Тонкоразветвленные формы *E. clathrata* характеризуются наличием нескольких пиреноидов, крупными клетками по всему слоевищу и хлоропластом, занимающим небольшую часть видимой поверхности клетки.

Subsp. *clathrata* (табл. XXXV, 1—7).

*Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville, 1830 : 181; J. Agardh, 1883 : 155 pr. p.; Bliding, 1933 : 236, fig. 3—7; 1944 : 331, fig. 1—9; 1963 : 107, fig. 64—69; Hamel, 1931 : 67, fig. 49D; Taylor, 1957 : 63, tab. 38, fig. 1; 1957 : 63; Kulin, 1949 : 28, fig. 27—29; Waern, 1952 : 37, fig. 17; A. Зинова, 1967 : 38, fig. 17. — *Conferva clathrata* Roth, 1806 : 175. — *Ulva clathrata* Agardh, 1828, tab. 17.

Exs. Wittr. et Nordst. № 324 *E. clathrata* f. *hiemalis*; Phyc. Bor.-Amer. № XXVIII *E. clathrata*, № 461 *E. erecta*, № 463 *E. hopkirkii*.

Слоевидное прикрепленное или свободноплавающее, густо разветвленное, с хорошо различимой главной осью, 1—5 (10) мм ширины, и ветвями преимущественно первого порядка или тонко многократно разветвленное с неразличимой осью и ветвями первого, второго и третьего порядков, внешне похожее на кладофору. Клетки в основании слоевища (сразу над ризоидными) 20—60×16—30 мкм. (Средние размеры клеток см. в табл. 5). Выше по слоевищу клетки 15—33×13—27 мкм, в конечных веточках мельче. Стенки слоевища 20—30 мкм толщины, высота клеток на поперечном срезе относится к ширине как 0,8—1,8. Утолщения оболочек не наблюдается. В верхних частях общая оболочка на срезе неразличима и клетки выглядят четковидными. Пиреноидов 1—5.

Растет в Черном море в защищенных от прибоя местах, нередко с призраками застойности. Обычно это мелководные, в той или иной степени изолированные от моря лагуны или куты бухт с низменными берегами. Дно их выстлано галькой, песком или мертвым ракушечником с большим процентом черного ила и с редкой зостерой. Vegetирует и на более промываемых участках берега в биоценозе *Cystoseira barbata* и *Polysiphonia subulifera*, образуя неприкрепленные скопления, запутанные среди ветвей макрофитов.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Черное море.** Бессарабия, устье Дуная, 8 VI 1886. — Одесса: гербарий Nordmann; 9 VII 1938 Погребняк; окрестн. Одессы, 1870—1874 Срединский. — Севастопольская бухта: Инкерман, 16 VIII 1963 КВ; Казачья бухта, кут, гл. 0—0,5 м, 18 VIII 1963 КВ. — Южный Крым, 1853 Dymoziewitz, как *E. clathrata* var. *crinita*. — Новороссийская бухта: берег за рыбным заводом, 21 VII 1964 КВ; под погранпостом, гл. 1 м, 7 VII 1964 и гл. 0,1—0,4 м, 21 VII 1964 КВ; поворот на косу, гл. 0,4—1 м, 21 VII 1964 КВ; коса, лагунка со стороны бухты, 0—0,3 м гл., 24 VII 1964 КВ.

Subsp. *asiatica* Vinogr. subsp. nov. (табл. XXXVI, 1—9; XXXVII, 1—9).

*Enteromorpha clathrata* auct. non Grev.: E. Зинова, 19286: 26 пр. р.; Nagai, 1940: 14, tab. 1, fig. 12, 13; A. Зинова, 1959: 149. — *E. compressa* auct. non Grev.: E. Зинова, 19286: 27 пр. р. — *E. compressa* var. *racemosa* auct. non Ahln.: E. Зинова, 19286: 27. — *E. intestinalis* f. *cylindracea* auct. non J. Ag.: E. Зинова, 19286: 25 пр. р.

Plantae tenues, multoties ramosae, latae, semel ramosae vel simplices. Cellulae a facie 12—33×8—19 μ, sectione transversali membranis interioribus valde incrassatis ad 30 μ crassis.

In zona litorali ac sublitorali ad 4 m alt. in sinibus aqua tenui a fluctu maris defensis, salinitate normali.

Mare Japonicum — regio Primorskensis pars austro-occidentalis insulae Sachalin; insulae Kurilenses australes; mare Ochotense — insula Pheklistovii.

**Т у р у с.** Mare Japonicum, insula Sachalin, prope pagum Schebunino, in basaltis denudatis 0—2 m a litore 26 VIII 1966, K. Vinogradova. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) coservatur.

A subsp. *clathrata* fronde simplici et parce ramosa, cellululis minoribus, membranulis cellularum incrassatis et habitatione in aqua salinitate praecipue normali differt.

Слоевидное разнообразной внешней формы: 1) тонкое, до 0,8 мм ширины, многократно разветвленное, с неразличимой главной осью и конечными веточками, собранными на вершине пучками; 2) с хорошо различимой главной осью 0,5—5 мм ширины и ветвями первого порядка разной длины (ветви последующих порядков присутствуют не всегда); довольно характерно

неправильное, часто супротивно сближенное отхождение ветвей; 3) скудно неправильно разветвленное, 2—40 мм ширины, с ветвями, подобными главной оси, хотя и более тонкими; ветви отходят по всему слоевищу или преимущественно в нижней части; 4) простое, 8—40 мм ширины, с ровными краями. Между описанными типами имеется множество переходных форм. Клетки с поверхности в основании слоевища 18—55×13—32 мкм. Выше по слоевищу 12—33×8—19 мкм, размеры их и характер расположения меняются в зависимости от ширины растений. (Средние размеры клеток для отдельных морей приводятся в табл. 5). Оболочки клеток с поверхности тонкие или утолщенные. Клетки на поперечном срезе прямоугольные, 18—35 мкм высоты, в нижней части высота их в 1,5—3 раза превышает ширину, в верхней в 1,3—2 раза. Внутренние клеточные оболочки 3—16 мкм толщины, у широких (особенно весенних и осенних) растений могут сильно утолщаться, приобретая слоистость и достигая толщины 30 мкм. Пиреноидов 2—8.

Растет на литорали, опускаясь в сублитораль на глубину 1—4 м и поднимаясь изредка в ванны супралиторали, в мелководных бухтах, при нормальной солености и III—IV степени прибойности (защищенные условия). На каменистом и галечно-песчаном грунте может достигать массового развития и образовывать целый пояс: в Японском море от летнего нуля до 3—4 м глубины — в тонко разветвленной форме, на литорали — в широкой и редко разветвленной. Выдерживает незначительное опреснение. В бухтах характерны для биоценозов *Sargassum pallidum* и *S. kjellmanianum*, 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 самой береговой черты; в местах с изреженными зарослями морских трав выходит в мористые условия, к грядам. В южных морях Дальнего Востока подвид доминирует среди разветвленных видов *Enteromorpha*.

**Примечание.** Отличается от subsp. *clathrata* преобладанием редко разветвленной и простой формы слоевища, более мелкими клетками, наличием утолщения клеточных оболочек, обитанием преимущественно в условиях нормальной солености.

**Распространение** (в соответствии с изученными образцами). **Охотское море.** Материковое побережье. О-в Феклистова, выброс, 21 VIII 1948. — О-в Сахалин. Антоново: пояс *Enteromorpha* у берега, 29 VII 1966 КВ; лагуна, гл. 0,5—1 м, 18 VIII 1949 ЕГ. — Светляки, 24 VII 1954 ВВ. — Заветы Ильича, зона *Zostera*, 22 VIII 1966 КВ. — Ясногорск, 19 VIII 1967 К. Петров. — Южнее Невельска (73 км): 0—10 м от берега, 24 VIII 1966 КВ; 65—85 м от берега, зона *Phyllospadix*, 24 VIII 1966 КВ; 10—25 м от берега, грядки, 24 VIII 1966 КВ. — Шебунино, выход базальта у берега, 26 VIII 1966 КВ. — **Курильские о-ва.** О-в Кунашир: западнее пирса Томари, верх. гор. лит., 30 VII 1951 Щеголев; зал. Измены, Петрово, пляж в районе агарового завода, 3 VII 1951 ОК; ср. гор. лит., пояс зеленых с островками *Z. nana*, 2 VII 1951 ОК; пляж у пирса, 2 VII 1951 ОК; разр. 23, сб. 2, массами по всей нижн. и ср. лит., 2 VIII 1951 ОК; галечно-песчаный пляж у середины деревни Сенная, 5 VII 1951 ОК. — О-в Шикотан, камень, гл. 0,4—0,5 м, 17 IX 1949 ЕГ. — О-в Юрий, VII 1965 Рыбаков. — **Японское море.** Материковое побережье. Зал. Де-Кастри, у Мангала, 19 VIII 1948 Шапова. — Бухта Ольги, 1926 ЕЗ, как *E. clathrata*. — Уссурийский зал., бухта Патрокл: 6 VII 1926 ЕЗ, как *E. clathrata*; у перешейка, 15 VII 1926 ЕЗ; 6 VII 1926 ЕЗ, как *E. compressa*; 1 VIII 1926 ЕЗ, как *E. intestinalis* f. *maxima*; у берега, 6 и 15 VII 1926 Кузнецов; п-ов Басаргин, 27 VII 1926 ЕЗ, как *E. compressa*; бухта Улисса, 5 VIII 1926 ЕЗ, как *E. intestinalis* f. *cylindracea*; бухта Андреева, на сваях, 14 VIII 1967 Громов; гл. 0,5—1,4 м, на илисто-песчаном грунте с ракушей,

28 VI 1966 Громов; мыс Седловидный, камни, 18 VII 1966 Громов; мыс Лифляндский, скалы, 12 VIII 1967 Громов. — Пролив Старка, гл. 12 м, 18 VII 1966 Борисова. — О-в Рейнеке, лит. 24 VII 1966 Борисова. — П-ов Гамова, бухта Алексева, лит. камни, 24 VIII 1966 ВМ. — Зал. Посыета: бухта Миносок, 22 VII 1965 ЛП; бухточка рядом с мысом Крейсера, 6 IX 1965 ЛП; плот, обрастание, 29 IX 1965 Смирнова; мыс Крейсера, прибойный мыс, ванна в супралит., 28 IX 1965 Голиков; мыс Крейсера, разр. II, между летним и зимним нулем глубин, 28 X 1965 Голиков; разр. II, биоценоз *U. pertusa*, 28 X 1965 Голиков; бухта Тихая, биоценоз *Zostera* + *S. mijabei*, у скалы, защищенное место, 26 V 1965 ЛП; между ср. и нижн. гор. лит., 28 IX 1965 Голиков; бухта Экспедиции, между мысами Тироль и Михельсона, гл. 1.5 м, эпифит *Sargassum*, 26 VI 1962 Василенко; мыс у пляжа, 17 VIII 1965 ЛП; мыс Шелех, на гребешке, 21 VI 1965 ЮП; 9 IX 1965 ЛП; п-ов Краббе, внешняя сторона напротив островка, 2 IX 1965 ЛП; бухта Троица, верх. сублит., камни, 16 VIII 1967 ВМ; бухта Идола, лит. камни, 19 VIII 1967 ВМ; МЭС, 22 VIII 1964 и 24 XI 1967 ВМ; Рисовая падь, южн. берег бухты, 8 IX 1956 Василенко.

*Enteromorpha perestenkoae* Vinogr. sp. nov. (табл. XXXVIII, 1—7).

Frons 0.5—2.5 cm lata, simplex, marginibus undulatis. Cellulae basi frondis sitae a facie 22—40×19—32 μ, altius minores, quadri-sexangulares, angulosae, membranis tenuibus. Parietes frondis 30—60 μ crassi. Chloroplastum partem faciei visibilis cellularum occupans. Pyrenoida in cellulis basalibus 2—5, altius 1—3.

In solo arenoso-lapidoso lutescenti ad marginem biocoenosis *Zostera* + *Sargassum* usque ad 1 m alt.

T y p u s. Mare Japonicum, sinus Poseta, sinus Tichaja dictus, biocoenosis *Zostera* + *S. kjellmannianum*, 26 V 1965, L. Perestenko. In Instituto Botanico Acad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

Species nostra *E. clathrata* affinis est, a qua tamen fronde tenera plana margine undulata, cellulis magis angulatis, membranis tenuioribus, interioribus sectione transversali non incrassatis differt.

Слоевище 4—10 см высоты и 0.5—2.5 см ширины, 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.

Собрана в защищенном от прибоя месте, до глубины 1 м, на песчано-каменистом грунте с сильной степенью заиления и присутствием детрита, по краю биоценоза *Zostera*—*Sargassum kjellmannianum*.

П р и м е ч а н и е. Вид близок к *E. clathrata*. Отличается от простых форм subsp. *asiatica*: 1) отсутствием каких бы то ни было признаков ветвления; 2) нежным плоским слоевищем с волнистыми краями, похожим на слоевище *E. linza*; 3) более угловатыми клетками и тонкими клеточными оболочками; 4) отсутствием утолщения внутренних оболочек на поперечном срезе.

Р а с п р о с т р а н е н и е (в соответствии с изученными образцами). Японское море. Зал. Посыета, бухта Тихая, биоценоз *Zostera* + *S. kjellmannianum*, 26 V 1965 ЛП.

*Enteromorpha maotica* Pr.-Lavr. (табл. XXXIX, 7—10).

Прошкина-Лавренко, 1945: 150, табл. 3, рис. 26—32, 33а, б; А. Зинова, 1967: 72, рис. 20. — *Enteromorpha intestinalis* f. *elliptica* Volk. (Волков), 1927: 238 nom. nud. — *E. intestinalis* (nov. var.) Прошкина-Лавренко, 1938: 124. — *E. elliptica* Volk. (Волков), 1940: 122 nom. nud. — *E. compressa* var. *maotica* Pr.-Lavr. (Прошкина-Лавренко), 1945: 150.

Растения пузыревидные, яйцевидные или вытянутые, 3—20 см высоты и 0.5—3 см ширины. Слоевище неразветвленное, на очень короткой ножке, которая слегка расширяется в подошву. Переход от ножки к основной части слоевища может быть резким или постепенным. Изредка встречаются растения с пролификациями, которые располагаются по всему слоевищу или сосредоточены в нижней части. Клетки с поверхности в ризоидной зоне 5—6-угольные, угловатые, ориентированы в вертикальном направлении, но рядов не образуют, с более толстой оболочкой, более плотным содержимым и более крупных размеров, 125—38×17—23 мкм, чем остальные. Зона ризоидных клеток обычно кончается в месте расширения ножки в слоевище. Над ней располагается очень короткая зона таких же по форме, но лишенных ризоидов клеток. В остальной части слоевища клетки у молодых растений 18—27×14—19 мкм, 4—5-угольные, угловатые, располагаются без какого-либо порядка. У более старых и крупных клетки несколько мельче, 13—26×13—17 мкм, с более толстой оболочкой и более округлыми углами. Толщина стенок слоевища 24—36 мкм, по направлению к вершине уменьшается незначительно. Утолщений внутренней и внешней оболочек не наблюдается, за исключением ризоидной части. Клетки на срезе прямоугольные, 17—27×12—18 мкм, высота их превышает ширину в 1.3—2 раза. Хлоропласт того же типа, что у *E. clathrata*, пиреноидов 2—7, преобладает 3—5. Часто они плохо различимы, и тогда кажется, что их меньше (2—3).

Вид характерен для лиманов Азовского моря, северо-западной части Черного моря и Сиваша. Обитает на мелководных (до 1 м глубины) участках с ракушечным и песчано-илистым грунтом. В лиманах северного Причерноморья растет среди зарослей *Zostera minor* и других трав в мелких топких озерах, которые сообщаются с лиманом во время высокого уровня воды и изолированы во время низкого (Погребняк, 1952а, 1952б). Обычно растения прикрепляются к створкам раковин моллюсков и к стеблям отмерших растений. Часто встречаются в плавающем состоянии, при чем пузырек, поднимаясь на поверхность, увлекает за собой и раковинки, на которых он растет. Выдерживает соленость от 9 до 60‰.\* Будучи эвригалинным, отсутствует, однако, в собственно морских условиях. В лиманах Азовского моря и в северной части Сиваша один из наиболее распространенных видов *Enteromorpha*, в лиманах северного Причерноморья редок. Отмечен также в озере Эфория (Румыния, сборы М. Челан) в условиях лиманного типа. Более нигде за пределами этих морей не найден.

П р и м е ч а н и е. Изучив целую серию образцов, в том числе и типовых, мы никак не можем согласиться с мнением Прошкиной-Лавренко (1945), которая считает, что *E. maotica* ближе всего стоит к *E. compressa*. Нет никакого сомнения в том, что по анатомическим и цитологическим особенностям вид обнаруживает непосредственное родство с *E. clathrata*. Размеры клеток, форма хлоропласта, количество пиреноидов, вытянутость

\* Верхняя граница, указанная Прошкиной-Лавренко, требует уточнения, поскольку неизвестно, растет вид в районах Сиваша с такой большой соленостью или только заносится туда.

клеток в высоту на поперечном срезе — вот признаки, сближающие *E. maotica* с *E. clathrata*. Однако целый ряд черт заставляет считать *E. maotica* самостоятельным видом: характерная пузыревидная форма слоевища, более угловатые и всегда беспорядочно расположенные клетки, специфические условия произрастания и ограниченный характерный ареал.

Номенклатурные замечки. Вид был описан Прошкиной-Лавренко в 1945 г., но сведения о нем в литературе встречаются раньше. В 1927 г. Волков находит на кубанском берегу Азовского моря водоросль, которую называет *E. intestinalis* f. *elliptica*. В 1940 г. в своей работе «Материалы к флоре Азовского моря» он приводит ее как новый вид *E. elliptica*, однако не дает ни описания, ни изображения, надеясь сделать это в следующей работе (но не делает), и *E. elliptica* остается без описания. В настоящее время, кроме названий и местонахождений, никаких сведений о виде, упомянутом Волковым, нет. О том, что это вид, идентичный *E. maotica* Fr.-Lavr., мы узнаем от Е. Зиновой, которая консультировала Волкова и видела образцы его водорослей. В критической заметке по поводу работы Волкова (Е. Зинова, 1943) она указывает, что этот вид уже описан Прошкиной-Лавренко под названием *E. maotica*. То недоразумение, что Е. Зинова ссылается на *E. maotica* в 1943 г., тогда как описание его появилось лишь в 1945 г., легко разрешается, если учесть, что Прошкина-Лавренко обрабатывала и описывала *E. maotica* под руководством Е. Зиновой, которая была осведомлена об описании нового вида до того, как оно появилось в печати. Великая Отечественная война затянула опубликование работы Прошкиной-Лавренко на несколько лет.

Распространение (в соответствии с изученными образцами). **Азовское море.** Залив Генического канала у Генической слободки, 9 VIII 1937 Прошкина-Лавренко; Арабатская стрелка, близ жел.-дор. путей, 24 VII 1934 Прошкина-Лавренко; Сиваш, сев. водоем у гирла (Тонкого канала), 20 VII 1939 Прошкина-Лавренко; Бердянская коса, лиман, 3 VII 1966. Литературные указания: **Азовское море.** Молочный, Утлюковский лиманы (Прошкина-Лавренко, 1945); Кубанский берег, Жестеривский, Сладковский лиманы (Волков, 1927, 1940). — **Черное море.** Шаболатский и Тузловский лиманы (Погребняк, 1952а, 1952б).

#### *Enteromorpha flexuosa* (Wulf. ex Roth) J. Ag. (табл. XL, 1—9).

J. Agardh, 1883 : 126 pr. p.; Setchell a. Gardner, 1920 : 255; Виноградова, 1966 : 80, рис. 5; А. Зинова, 1967 : 37, рис. 15, 16. — *Enteromorpha flexuosa* subsp. *flexuosa* Bliding, 1963 : 73, fig. 38—41. — *E. intermedia* Bliding, 1955 : 255, fig. 1—6. — *E. tubulosa* Kützing, 1856, Tab. Phyc. 6, tab. 32, 2; J. Agardh, 1883 : 128; Setchell a. Gardner, 1920 : 256, tab. 14, fig. 4, 5. — *Conferva flexuosa* Wulf. ex Roth, 1800 : 188. — *Ulva flexuosa* Wulfen, 1803 : 1. — *Ehteromorpha intestinalis* f. *cylindracea* auct. non J. Ag.: Е. Зинова, 1928б : 26 pr. p. — *E. compressa* auct. non Grev.: Е. Зинова, 1933 : 9. — *E. compressa* f. *racemosa* auct. non Ahln.: Е. Зинова, 1933 : 9 pr. p.

Exs. Phyc. Bor.-Amer. № 462 *E. flexuosa*.

Растения до 25 см высоты и 1—7 мм ширины, разветвленные или реже простые. Основная ось расширяется кверху. Ветвление редкое, ветви преимущественно первого порядка, часто сосредоточены в нижней части растения, иногда прорастающие. Реже встречаются растения с ветвями второго порядка, а также с ветвями, подобными основной оси и густо покрывающими последнюю на всем протяжении.

Клетки с поверхности в основании слоевища 17—40×13—25 мкм, прямоугольные, вытянутые вертикально и образующие продольные ряды.

Прямоугольная форма клеток может нарушаться, но признак вытянутости и расположения рядами сохраняется. Выше по слоевищу клетки с поверхности постепенно укорачиваются, довольно долго сохраняя прямоугольную форму, или резко меняют форму на субквадратную или неправильно многоугольную, 13—22×10—16 мкм. В верхней половине растения клетки 4—5-угольные, часто квадратные или прямоугольные, расположены рядами, которые могут нарушаться на отдельных участках основной оси. В молодых веточках наблюдается расположение клеток поперечными рядами. Клетки в верхней части 10—24×9—16 мкм, чаще 13—19×12—15 мкм, в среднем для Черного моря 16×14 мкм. Толщина стенок слоевища 16—27 мкм, клетки на поперечном срезе 13—21 мкм высоты, округлые, высота их в 1—1.6 раза превышает ширину. Клеточные оболочки внутри 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 и т. д. Как правило, заполняет почти всю видимую поверхность клетки. Число пиреноидов варьирует от 1 до 5, чаще 2—3, иногда 1—2.

Растет на мелководье в различных условиях солёности: в морских, солоноватых и почти пресных водах, в бухтах вблизи населенных пунктов (Новороссийская, Одесская, Авачинская и др.), выдерживает сильное загрязнение (стоки с H<sub>2</sub>S). Встречается и в относительно чистых водах.

Примечание. Наиболее важным таксономическим признаком *E. flexuosa* служит правильная 4-угольная форма клеток и расположение их рядами. Наилучшим образом он бывает выражен в загрязненных местонахождениях. В чистых водах, а также при опреснении 4-угольная форма меняется на 5—6-угольную, вследствие этого порядок в расположении клеток выражен менее четко. Сильно варьирует число пиреноидов. Оно может быть неодинаковым в разных частях слоевища и у растений из одной пробы. Кроме того, разницу в числе пиреноидов в какой-то мере можно объяснить и влиянием среды (табл. 6). В Черном море наибольшее число пиреноидов (все измерения сделаны в верхней части растения) наблюдается в загрязненных условиях; в чистых происходит сдвиг в сторону сравнительно равномерного чередования 1, 2 и 3 пиреноидов в клетке; при опреснении преобладают клетки с 1—2 пиреноидами. В морях Дальнего Востока преобладают растения с 1—2 пиреноидами в клетках.

Таблица 6

Число пиреноидов у *E. flexuosa* на 500 клеток слоевища

Район	Условия среды	Число клеток с				
		1 пир.	2 пир.	3 пир.	4 пир.	5 пир.
Черное море	Чистые солоноватоводные	160	240	130	Ед.	—
	Загрязненные	Ед.	50	230	190	30
О-в Сахалин	Опресненные	180	270	50	Ед.	—
	—	345	145	10	»	Ед.
Японское море	—	330	170	Ед.	»	—

Наибольшее сходство по характеру хлоропласта и по числу пиреноидов обнаруживает с *E. clathrata*. Отличается тем, что клетки в основании обычно прямоугольные и расположены рядами; по всему слоевищу преобладают клетки правильной 4-угольной формы; расположение рядами прослеживается на большей части слоевища.

Номенклатурные заметки. Номенклатура *E. flexuosa* достаточно подробно разобрана Блиндингом (Bliding, 1963). Однако его точка зрения на объем этого вида вызывает возражения. Он включает в *E. flexuosa* таксоны, отличающиеся от основного типа анатомически только на том основании, что они плохо различимы на неполном гербарном материале. Этот аргумент нельзя считать достаточным, тем более что он не подтверждается опытами по скрещиванию, проводившимися Блиндингом: его subsp. *paradoxa* не дает с subsp. *flexuosa* жизнеспособной зиготы. Не соглашаясь с точкой зрения Блиндинга, мы рассматриваем вид *E. flexuosa* в объеме *E. flexuosa* subsp. *flexuosa*, а *E. flexuosa* subsp. *pilifera* считаем самостоятельным видом. Другие подвиды в морях СССР не были обнаружены.

Распространение (в соответствии с изученными образцами).  
**Черное море.** Севастопольская бухта: Павловский мысок, 9 XII 1889, как *E. clathrata* var. *crinita*; Севастопольский рейд и устье Черной речки, 14 VIII 1952 Шарина, как *E. clathrata*; Песочная бухта, 1 XI 1962 КВ; Хрустальная, 16 VIII 1963 КВ; коррозионная станция, 16 VIII 1963 КВ; Инкерман, у кута, 20 VIII 1963 КВ; Херсонес, пляж, 28 X 1962 КВ. — Гурзуф, пляж, 26 VIII 1963 КВ. — Ялта, 23 VIII 1963 КВ. — Мыс Ая, Переяслав-пляж, как *E. compressa*. — Карадаг, около санатория, 28 VI 1955 Тренина, как *E. erecta*. — Одесса: лагуна у причала, камни с наилком, 11 VI 1932 как *E. erecta*. — Пролетарского бульвара, 7 VI 1952 АЗ; 1952 АЗ; скалы недалеко от берега на защищенной стороне, 21 VI 1952 АЗ; у спуска с Пролетарского бульвара, 15 VI 1952 АЗ; пляж Бол. Фонтана, 24 VI 1952 АЗ; лит., Погребняк, как *E. clathrata*; вблизи Обсерватории, 2 IV 1933 Погребняк, как *E. compressa*; Аркадия, камни у пляжа, 18 VI 1952 АЗ. — Новороссийская бухта: причал № 14, 28 IX 1953 АЗ; городской пляж, 18 IX 1953 АЗ; у причала № 11, канализ. сток, 21 VII 1964 КВ; завод «Октябрь», у уреза воды, 25 VII 1964 КВ; Пенай, пресный сток, 23 VII 1964 КВ; между водной станцией и цементным заводом, 16 VII 1964 КВ; порт, 18 VII 1964 КВ; рыбзавод, 11 VII 1964 КВ; погранстока с H<sub>2</sub>S, 25 VII 1964 КВ; Шесхарис, камни, 16 VII 1964 КВ; погранпост, 7 VII 1964; коса со стороны бухты, 21 VII 1964 КВ. — Голубая бухта, 4 VII 1964 КВ. — Архипо-Осиповка, купальня, 16 IX 1954 АЗ. — Анапа: бойня, 15 VII 1964 КВ; у морской пристани, 17 VII 1964 КВ. — **Вост. Камчатка.** Авачинская губа: у Петропавловска, 1929 Ушаков, как *E. compressa*; у памятника Славы, 1930 ЕГ, как *E. compressa*; «Ковш», полоса отлива, V 1909 В. П. Савич, как *E. compressa*; р. Авача, 1930 Попов; галечная коса у берега, 1923 Ушаков, как *E. compressa*; берег Ланды, 1930 Попов, как *E. compressa*. — **Охотское море.** Материковое побережье. Бухта Гертнера, Тауйская губа, S=480, 1 VIII 1957 ВВ; S=477, 1 VIII 1957 ВВ; бухта Нагаева, S=201, 20 VII 1957 ВВ; «Витязь», 1949 М. Ки-селева. — **О-в Сахалин.** Антоново, у берега, 16 и 28 VII 1966 КВ. — **Японское море.** Материковое побережье. Пролив Стрелок, Тинкан, прибрежные камни в полосе прибоя, 22 VIII 1943 Комаров, как *E. intestinalis* f. *cylindracea* — Зал. Посыета, мыс Шелех, 9 IX 1965 ЛП.

*Enteromorpha jugoslavica* Blid. (XXXIX, 1—6).

Bliding, 1960: 172, fig. 4; 1963: 70, fig. 35, 36.

Растения 5—20 см высоты и 0.3—3 мм ширины, от основания к вершине несколько расширяются. Ветвление редкое, ветви преимущественно первого порядка, веточки второго порядка развиваются редко, волосовидные, могут быть с односторонней вершиной. Главная ось прослеживается по всему слоевищу. Внешне похожа на *E. flexuosa*. Клетки с поверхности в ризоидной зоне вытянутые, длина их превышает ширину в 1.5—2.5 раза, почти

прямоугольной или неправильной формы, 16—30×10—13.5 мкм. Ризоиды развиты незначительно и очень быстро исчезают. Над ризоидными клетками располагается короткая зона (2—4 ряда) сравнительно крупных вытянутых клеток 4—5-угольной формы, которые хотя и ориентированы в вертикальном направлении, но не образуют столь правильных рядов, как это характерно для *E. flexuosa*. Средняя часть слоевища образована мелкими клетками субквадратной, реже неправильной или прямоугольной формы, 10—13 (15)×8—12 мкм, чаще 10.8—10.5 мкм. В верхней части перед спорообразованием размеры клеток увеличиваются, и становятся больше вытянутых (11—16×8—11 мкм); характерные размеры здесь 14×11 мкм. По всему слоевищу наблюдается правильное расположение клеток продольными, а на отдельных участках и поперечными рядами. Нарушение порядка в расположении клеток чаще происходит в нижней части слоевища и связано с зоной роста. Толщина стенок слоевища 13—17 мкм, оболочка не утолщена. Клетки на поперечном срезе почти изодиметрические, несколько округлые, 10—12×9—11 мкм. Число пиреноидов варьирует. В ризоидной зоне и сразу над ней преобладают клетки с 2—3 пиреноидами, хотя число их варьирует от 1 до 5; выше в зоне роста имеются участки, где в 90% клеток 1 пиреноид и только в 10% — 2; в средней части слоевища в 50—73% клеток — 1 пиреноид, в 46—25% — 2 и в 4—2% — 3—4.

Судить об экологии вида можно лишь на основании единственного сбора в Севастопольской бухте. Он найден в кутовом участке на песчано-каменистом заиленном грунте от 0 до 0.5 м глубины. Сопутствуют ему *E. ahlnetriciana*, *E. clathrata*, *E. flexuosa*.

Примечание. Характерные для вида признаки варьируют следующим образом: у молодых растений мелкоклеточность выражена хорошо, в то время как у плодоносящих размеры клеток увеличиваются на большей части слоевища. В зоне усиленного роста нарушается порядок в расположении клеток и уменьшается число пиреноидов. В результате этого варьирования отдельные экземпляры становятся трудно определяемыми и могут быть приняты за близкие виды *E. prolifera* и *E. flexuosa*. Блиндинг считает (Bliding, 1963) *E. jugoslavica* промежуточным видом между *E. prolifera* и *E. flexuosa*. С *E. prolifera* изученные нами образцы *E. jugoslavica* сближают размеры клеток, а также характер хлоропласта. Отличие состоит в том, что для *E. jugoslavica* характерно большое число пиреноидов. Заметное число клеток с двумя пиреноидами можно встретить и у *E. prolifera*, но только у крупноклеточных форм (например, на Мурмане). Кроме того, в клетках основания *E. jugoslavica* содержится 2—5 пиреноидов, чего никогда не бывает у *E. prolifera*. По числу пиреноидов и расположению клеток рядами *E. jugoslavica* похожа на *E. flexuosa*. Но когда *E. flexuosa* растет в условиях, сходных с *E. jugoslavica*, для нее характерно большее число пиреноидов — обычно 2—4. Видовую самостоятельность *E. jugoslavica* подтверждают опыты, показавшие нескрещиваемость этого вида с *E. prolifera* и *E. flexuosa* (Bliding, 1963). По-видимому, сходство *E. jugoslavica* с *E. flexuosa* свидетельствует о родственных связях между этими видами, тогда как сходство с *E. prolifera* носит более внешний характер.

Распространение (в соответствии с изученными образцами).  
**Черное море.** Севастополь, бухта Инкерман, кут, 20 VIII 1963 КВ.

*Enteromorpha pilifera* Kütz. (табл. XLI, 1—6).

Kützing, 1856, Tab. phyc. 6, tab. 30, 3; Waern, 1952: 37, fig. 16 f, 17b. — *Enteromorpha intestinalis a capillaris* Kützing, 1849: 478. — *E. flexuosa* subsp. *pilifera* (Kütz.) Bliding, 1963: 91, fig. 52—56. — *E. intestinalis* auct. non Link: Andersson a. Lund, 1948: 1, fig. 1—3.

Слоевиде тонкое, 0.5—1 мм ширины, длинное, образует спутанные массы, темно-зеленого цвета. Ветвление беспорядочное, имеются однорядные короткие веточки или веточки с однорядной вершиной.

Клетки слоевича с поверхности 4-угольные, почти квадратные или прямоугольные, реже неправильной формы, расположены продольными, а в узких частях и поперечными рядами, 12—25×8—16 мкм, в более широких ветвях крупнее, 16—25×11—16 мкм, в узких — мельче, 12—16.5×8—14 мкм. Хлоропласт по внешнему виду похож на таковой *E. flexuosa*. Пиреноидов (2) 3—4 (5—6).

Растет в пресной воде на мелководье, смешиваясь с высшими растениями — гидрофилами. Найден в устье реки.

Примечание и номенклатурные заметки. Найденные нами образцы во многом согласуются с описанием, данным Блидингом (Bliding, 1963) для *E. flexuosa* subsp. *pilifera*. Как показали наши наблюдения, *E. flexuosa*, распространенная в условиях различной солености, варьирует таким образом, что в опресненных местообитаниях число пиреноидов имеет тенденцию уменьшаться. У *E. pilifera*, наоборот, число пиреноидов больше, чем у *E. flexuosa*. Различие между этими двумя видами нельзя объяснить географической изменчивостью, так как *E. flexuosa* с характерным для нее числом пиреноидов встречается вдоль всего побережья Европы и заходит в Балтийское море. Голотип *E. pilifera* был собран в Тюрингии (Tennstedt); в дальнейшем вид указывался лишь в пресных водах (Andersson a. Lund, 1948; Waern, 1952; Bliding, 1963). Исходя из этого, можно с уверенностью говорить о пресноводном происхождении *E. pilifera*. Поэтому, несмотря на сходство в строении с *E. flexuosa*, *E. pilifera* должна рассматриваться как самостоятельный вид.

Распространение (в соответствии с изученными образцами). Балтийское море. Пярну, устье р. Пярну, основание мола, 1 VII 1967 КВ.

## ТАБЛИЦЫ I—XLI

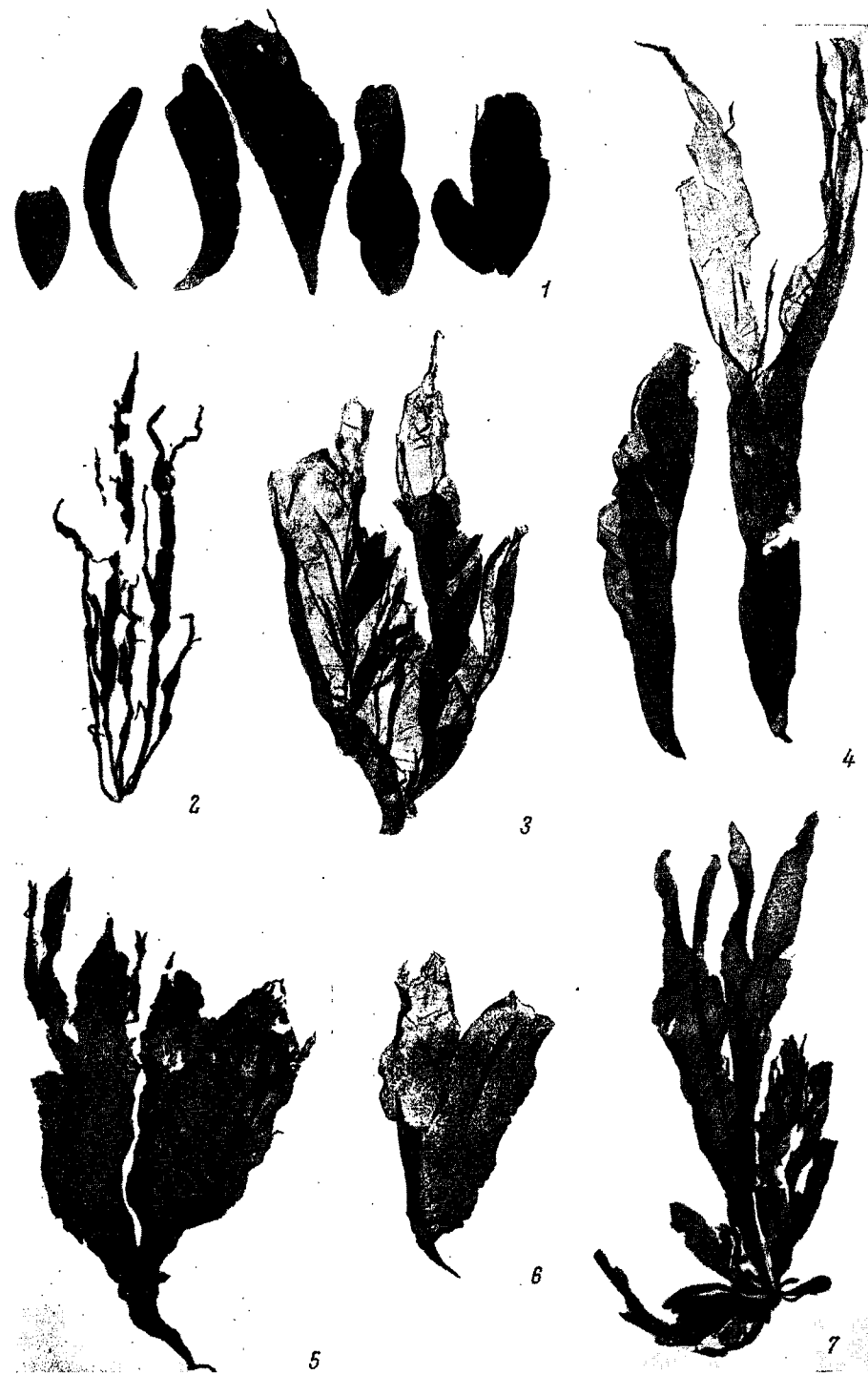


ТАБЛИЦА I

*Monostroma grevillei* subsp. *grevillei*. Весенняя форма. Мурман. 1—7 — внешний вид растений.

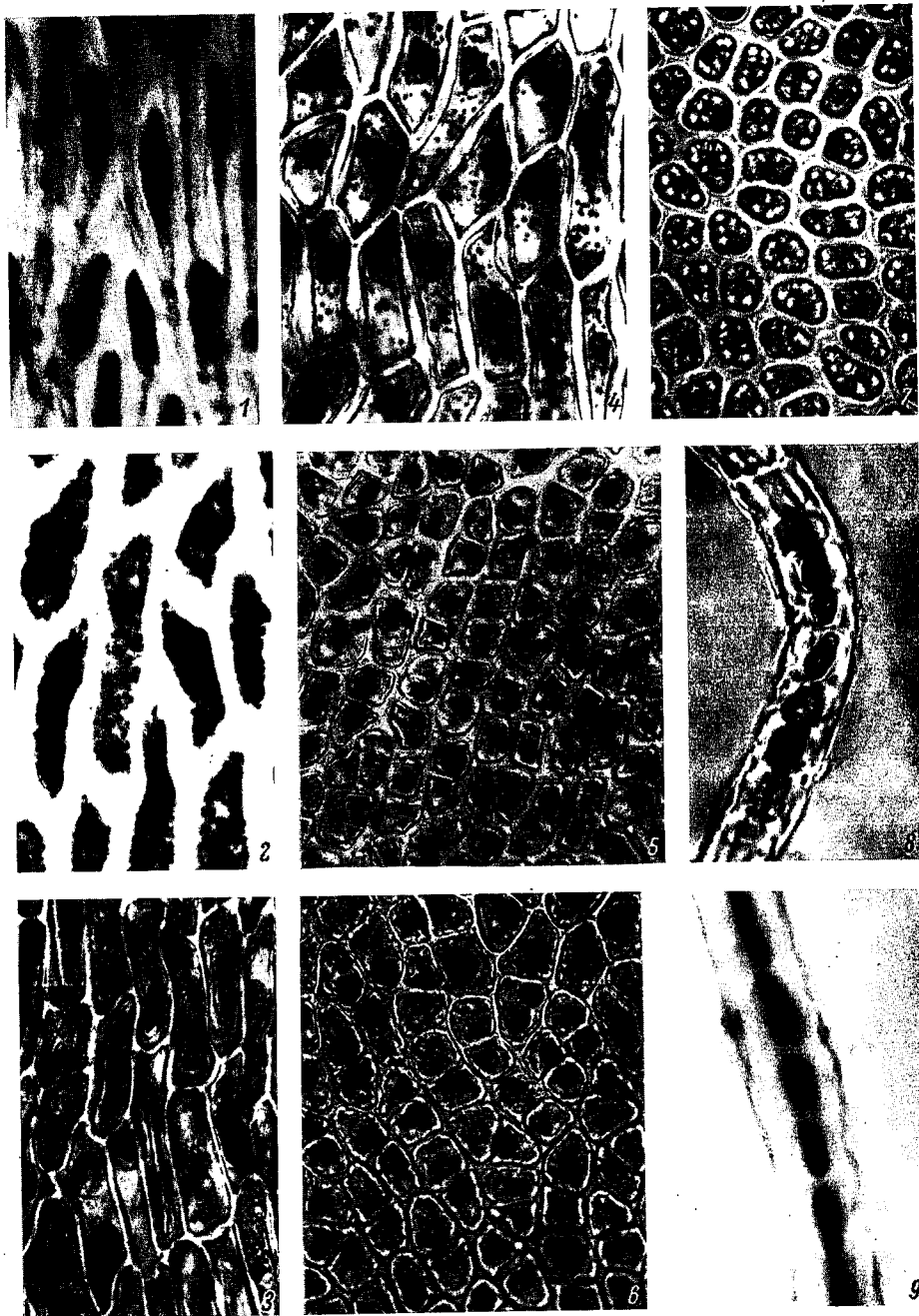


ТАБЛИЦА II

*Monostroma grevillei* subsp. *grevillei*. Весенняя форма. Мурман. 1—7 — вид клеток с поверхности: 1 — в ризоидной части, 2—4 — непосредственно над ней, 5, 6 — в средней части слоевища, 7 — в плодоносящей части; 8, 9 — поперечный срез в средней части слоевища.



ТАБЛИЦА III

*Monostroma grevillei* subsp. *grevillei*. Летняя форма. Внешний вид растений: 1 — с о-ва Шикотан, 2—6 — с Мурманска.

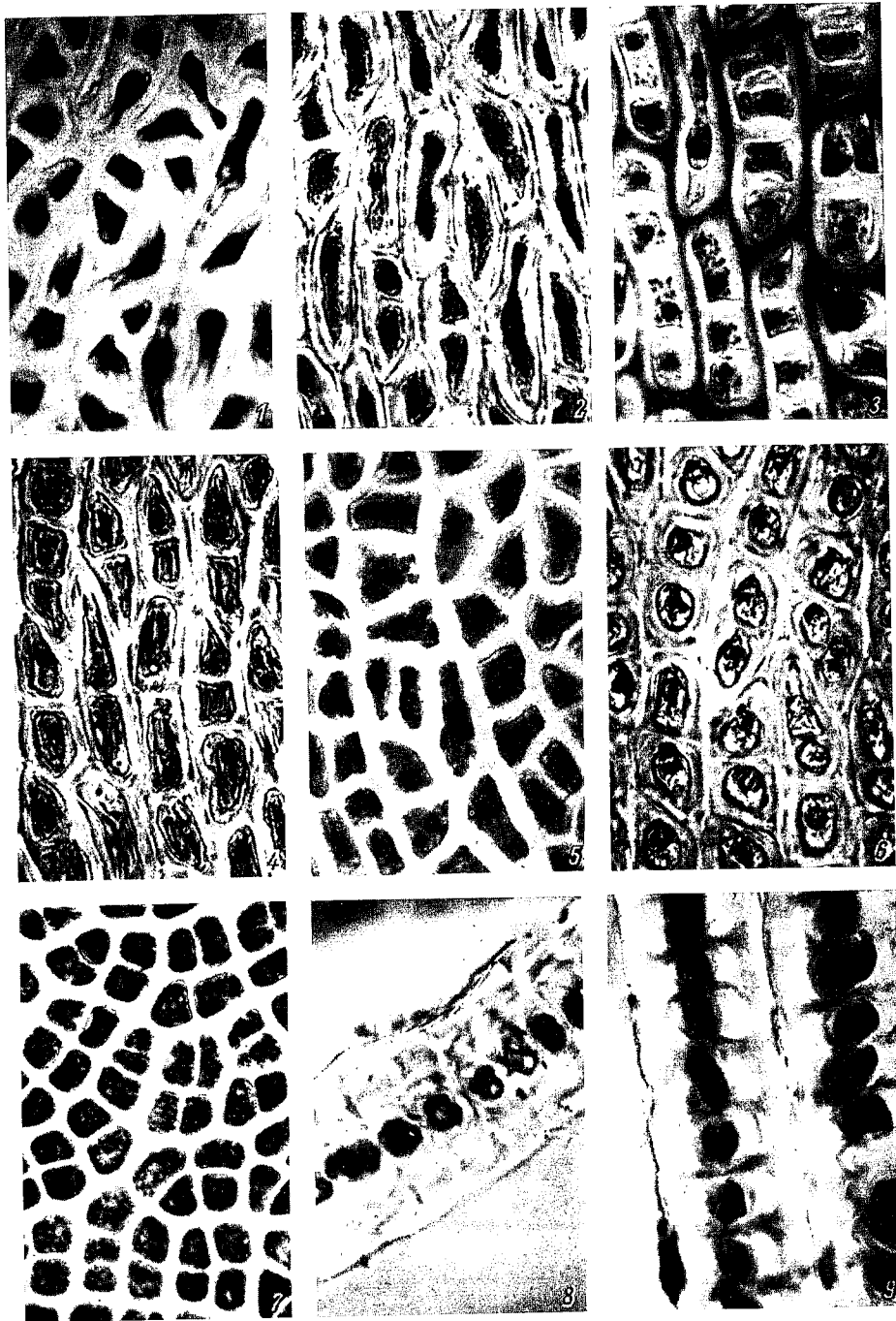


ТАБЛИЦА IV

*Monostroma grevillei* subsp. *grevillei*. Летняя форма. Мурман. 1—7 — вид клеток с поверхности: 1—4 — в ризоидной части и непосредственно над ней, 5, 6 — в средней части слоевища, 7 — в верхней части слоевища; 8, 9 — поперечный срез в средней части слоевища.

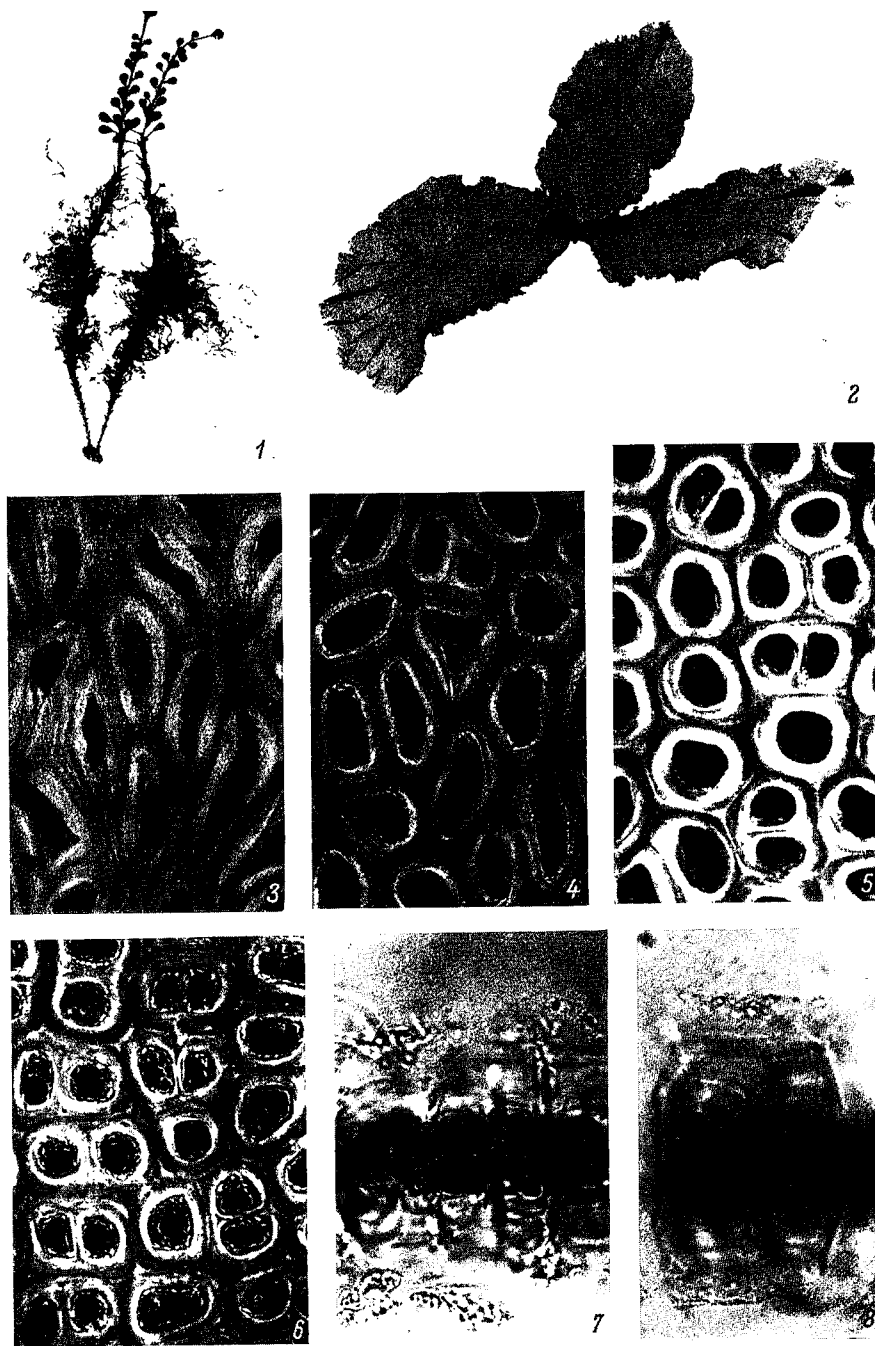


ТАБЛИЦА V

*Monostroma grevillei* subsp. *japonicum*. 1, 2 — внешний вид растений из Японского моря (1 — тип подвида); 3—6 — вид клеток с поверхности: 3 — в ризоидной части, 4 — непосредственно над ней, 5 — в нижней части слоевища, 6 — в средней части слоевища; 7, 8 — поперечный срез слоевища.

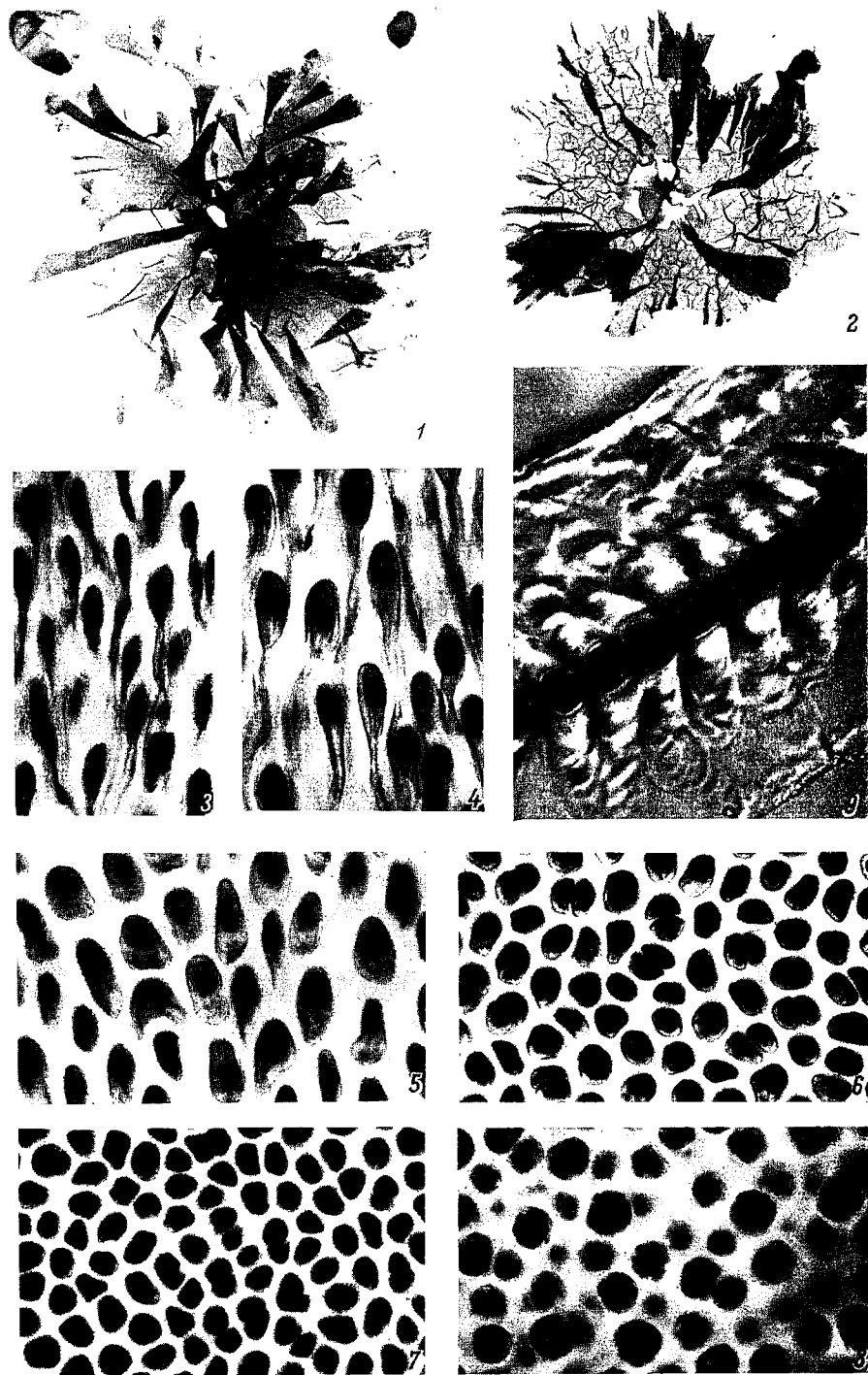


ТАБЛИЦА VI

*Monostroma crassidermum*. 1, 2 — внешний вид растений: 1 — с о-ва Сахалин, 2 — с Курильских островов; 3—8 — вид клеток с поверхности: 3, 4 — в ризоидной части, 5 — непосредственно над ней, 6, 7 — в средней части слоевища, 8 — в плодоносящей части; 9 — поперечный срез слоевища.

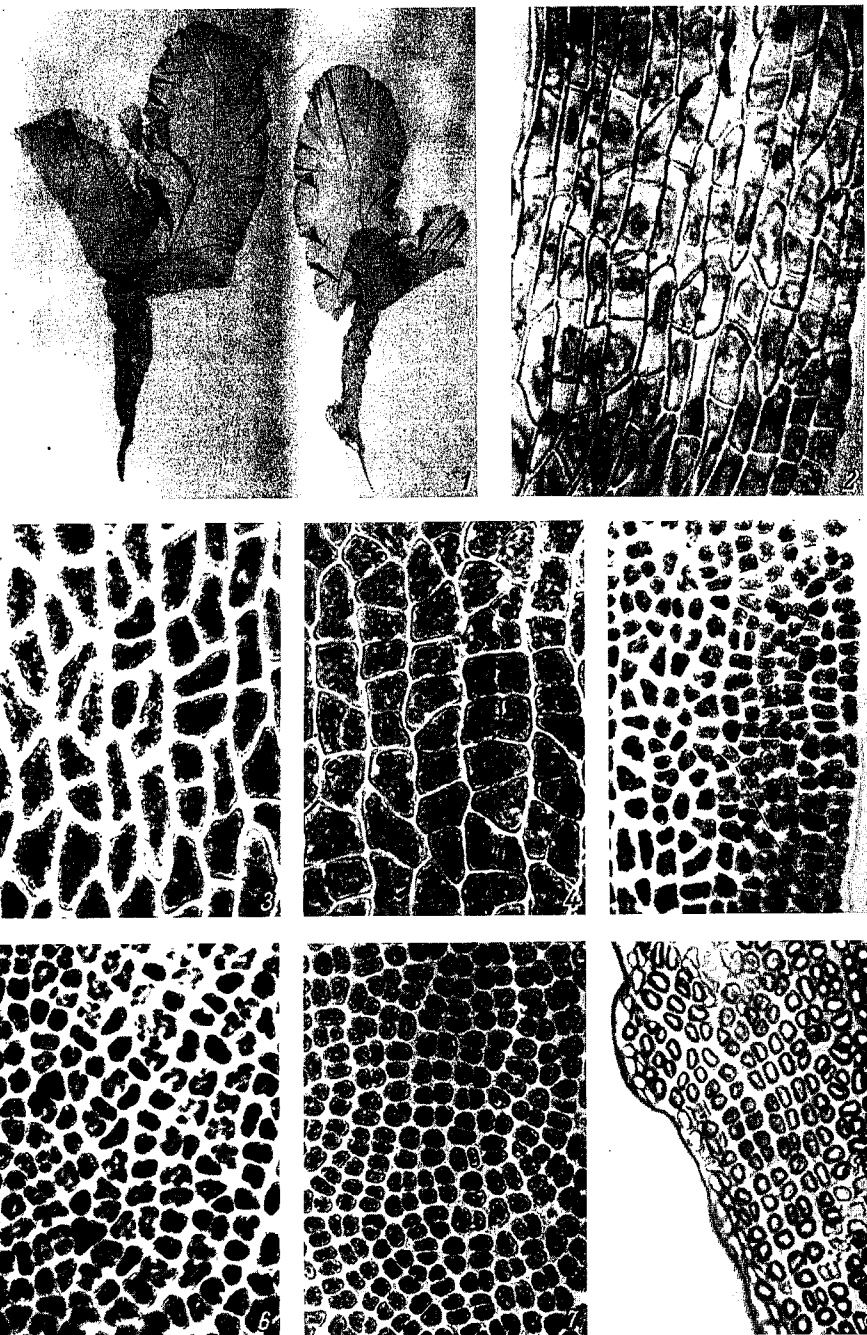


ТАБЛИЦА VII

*Kornmannia leptoderma* f. *leptoderma*. 1 — внешний вид растений с Мурмана; 2—8 — вид клеток с поверхности: 2 — в основании слоевища, 3, 4 — несколько выше, 5, 6 — в средней части слоевища, 7, 8 — в верхней части слоевища.

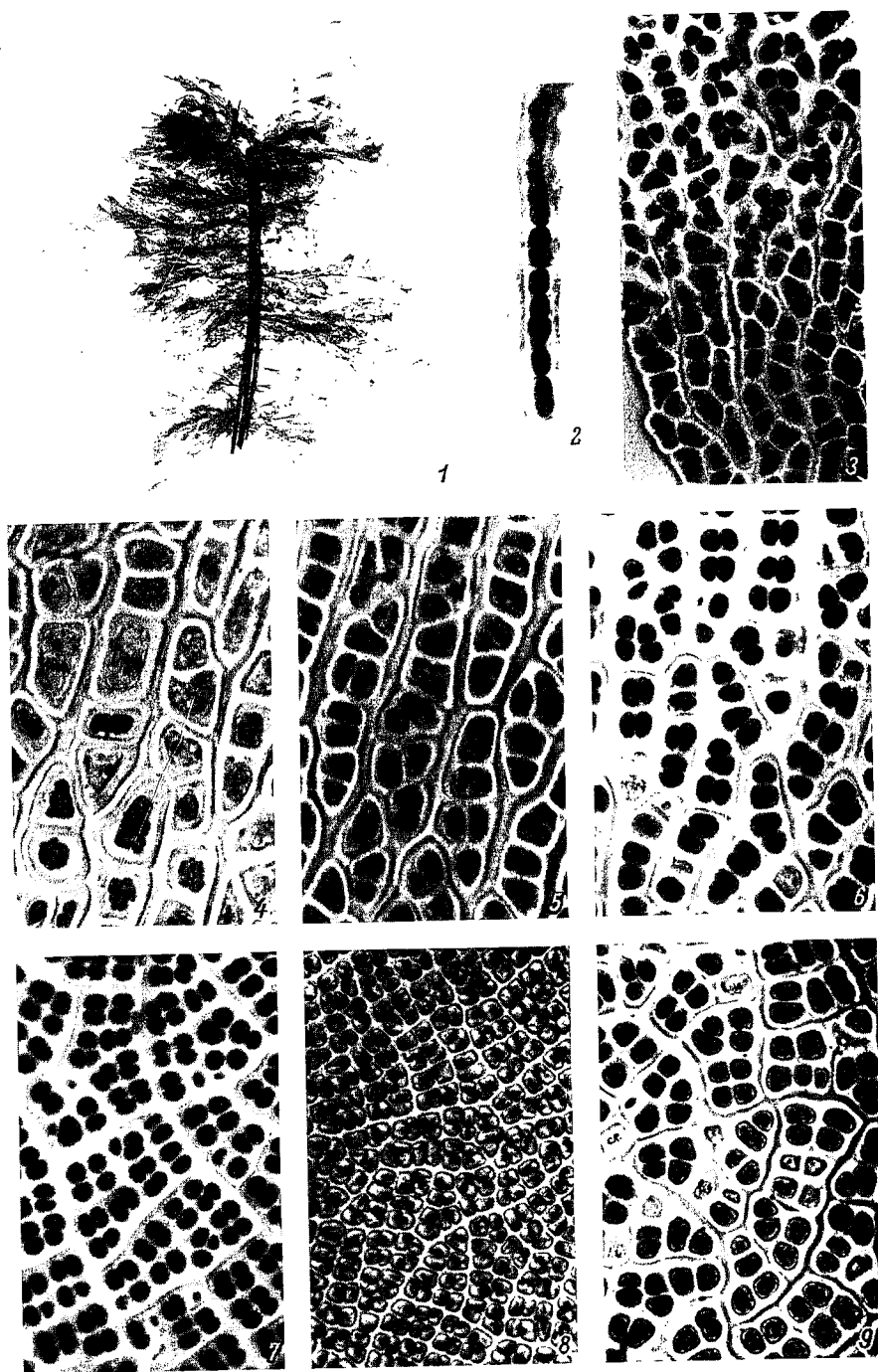


ТАБЛИЦА VIII

*Kornmannia zostericola*. 1 — внешний вид растений из Японского моря (эпифиты *Phyllospadix*); 2 — поперечный срез слоевища; 3—9 — вид клеток с поверхности: 3, 4 — в основании слоевища (3 — увел. в 230 раз), 5, 6 — несколько выше, 7, 8 — в верхней части, 9 — в спороносящей части.

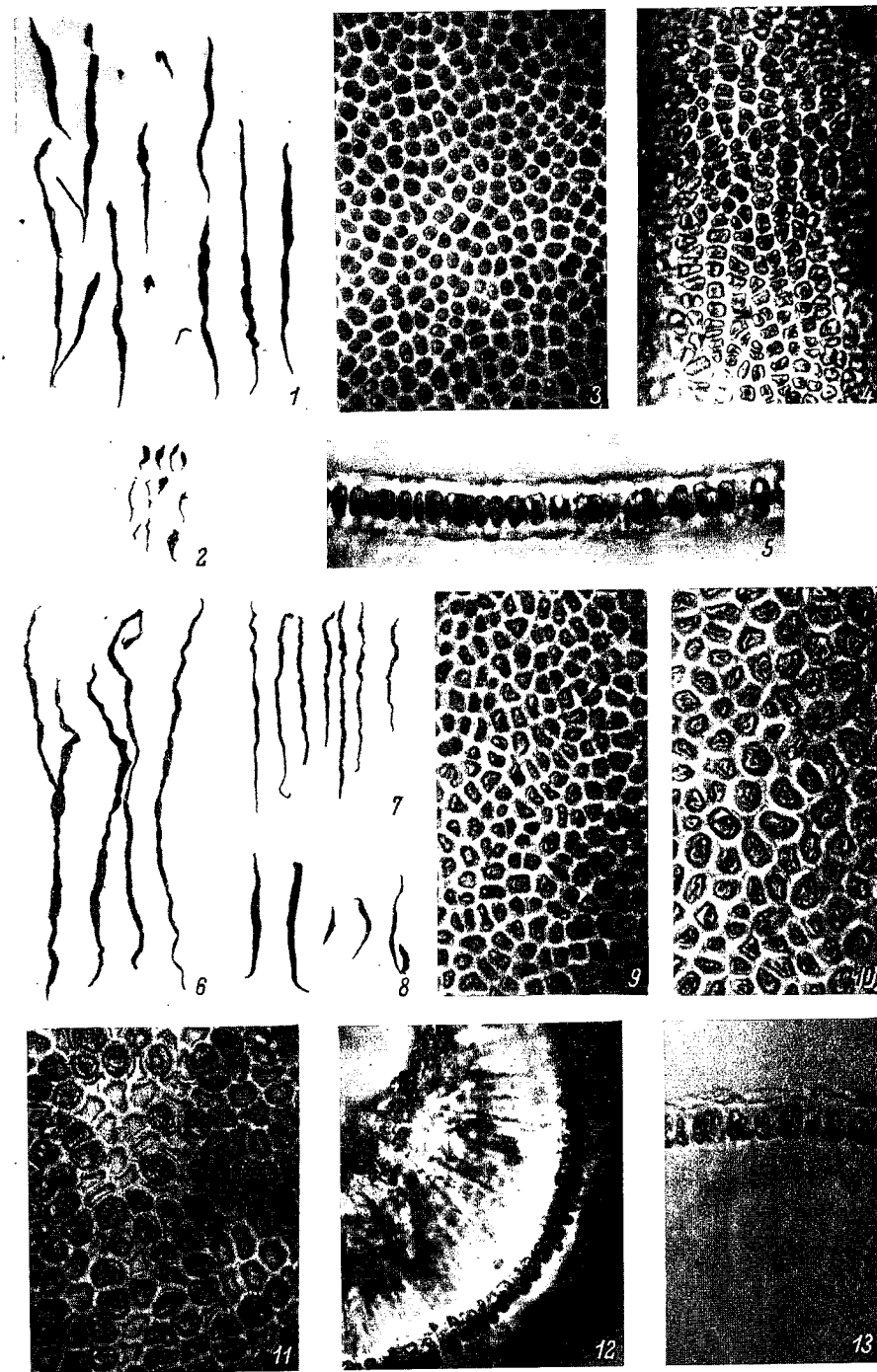


ТАБЛИЦА IX

*Blidingia minima* f. *minima*. 1, 2 — внешний вид растений с Курильских островов; 3, 4 — вид клеток с поверхности: 3 — в нижней части слоевища, 4 — в средней части слоевища у образца из экзикат Wittrock et Nordstedt № 43; 5 — поперечный срез слоевища. *Blidingia chadefaudii*. 6—8 — внешний вид растений: 6, 7 — из Белого моря, 8 — с о-ва Сахалин; 9—11 — вид клеток с поверхности: 9 — в нижней части слоевища, 10 — в верхней части слоевища, 11 — в спороносящей части, 12, 13 — поперечный срез слоевища.

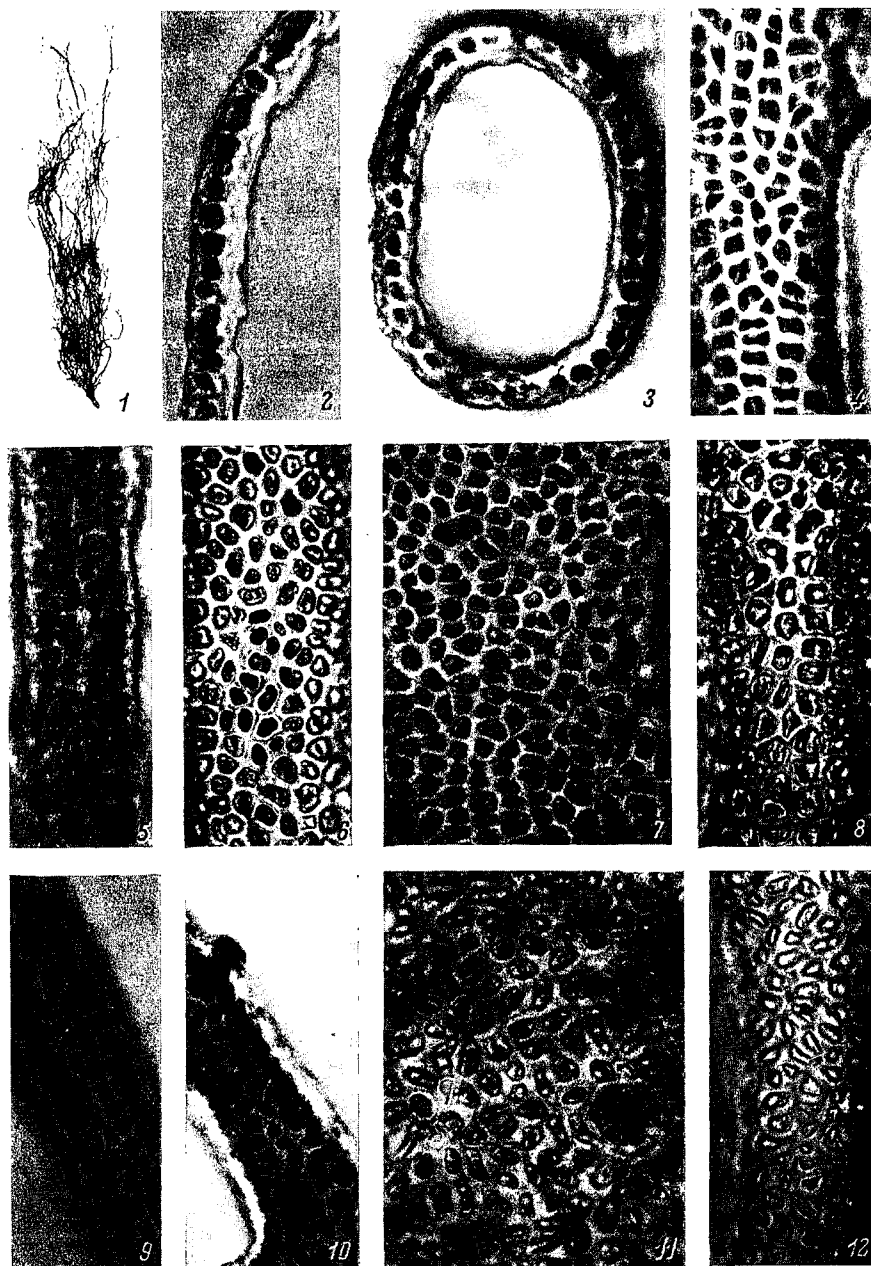


ТАБЛИЦА X

*Blidingia minima* f. *subsalsa*. 1 — внешний вид растений с о-ва Шикотан; 2, 3 — поперечный срез в средней части слоевища; 4—12 — вид клеток с поверхности: 2, 9—11 — растения из зал. Креста, 3, 5—7 — с Новосибирских островов, 4 — с о-ва Шикотан, 8 — с о-ва Новая Земля, 12 — Phyc. Bor.-Amer. № 912.

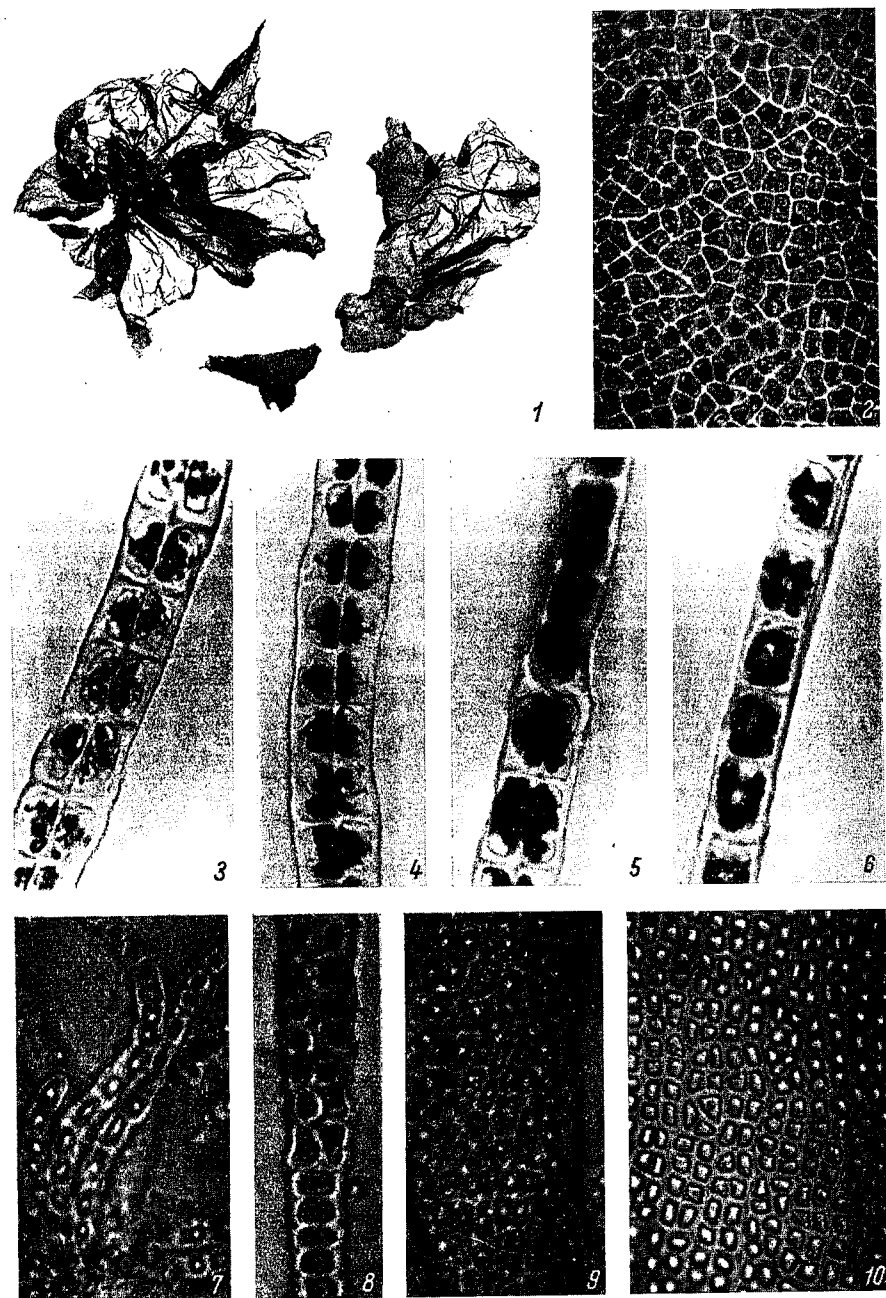


ТАБЛИЦА XI

*Kornmannia leptoderma* f. *mytilicola*. 1 — внешний вид растений из Белого моря; 2 — вид клеток с поверхности. *Percursaria percursa*. 3—6 — вид нитей с верхней и боковой поверхностей. *Capsosiphon aureus*. 7—10 — вид клеток с поверхности: 7 — у однорядных проростков, 8 — в месте перехода от однорядной к многорядной структуре, 9 — в нижней части слоевища, 10 — в верхней части слоевища.

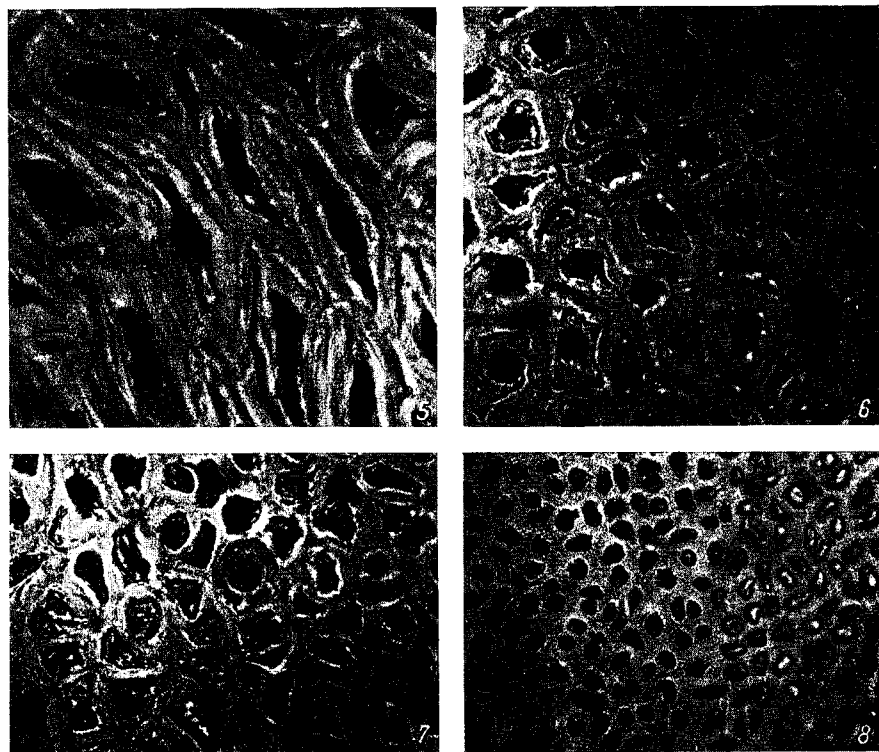
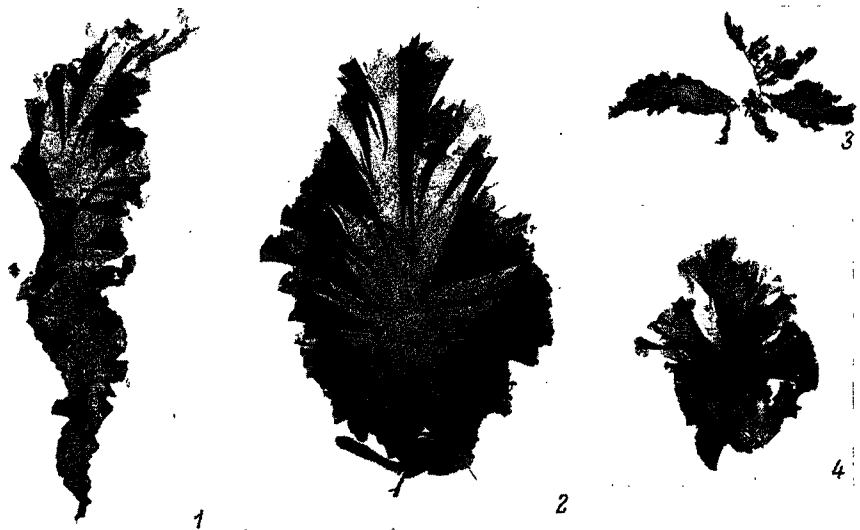


ТАБЛИЦА XII

*Protomonostroma undulatum* f. *undulatum*. 1—4 — внешний вид растений с Мурман; 5—8 — вид клеток с поверхности: 5 — в ризоидной части (средняя зона), 6 — несколько выше (средняя зона), 7 — в верхней половине слоевища (средняя зона), 8 — в верхней половине слоевища (краевая зона).

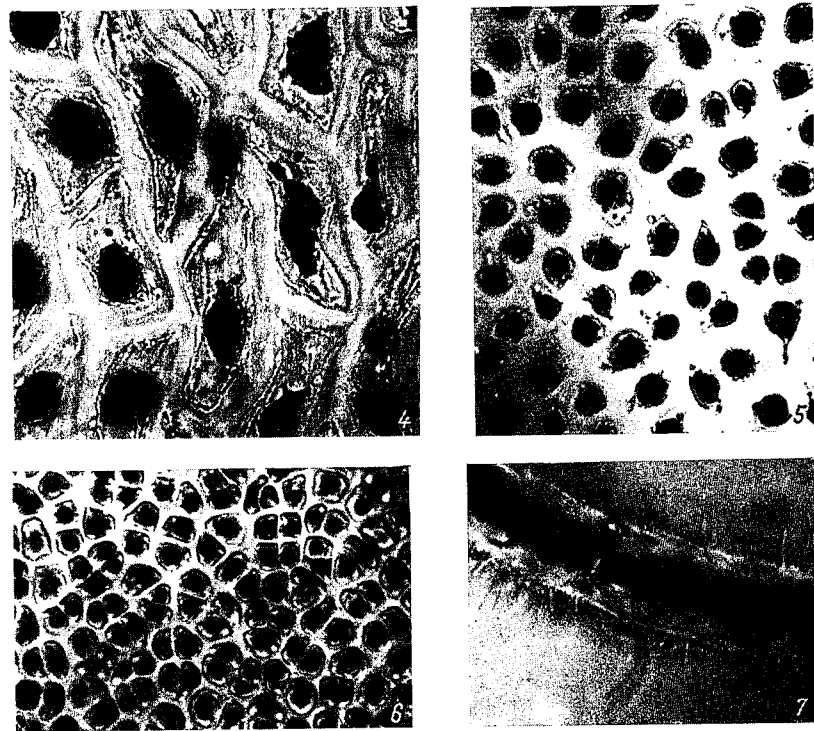


ТАБЛИЦА XIII

*Protomonostroma undulatum* f. *farlowii*. 1—3 — внешний вид растений: 1, 3 — с Мурман, 2 — с о-ва Симушир; 4—6 — вид клеток с поверхности: 4 — в ризоидной части, 5 — в нижней части слоевища (краевая зона), 6 — в верхней части слоевища; 7 — поперечный срез слоевища.

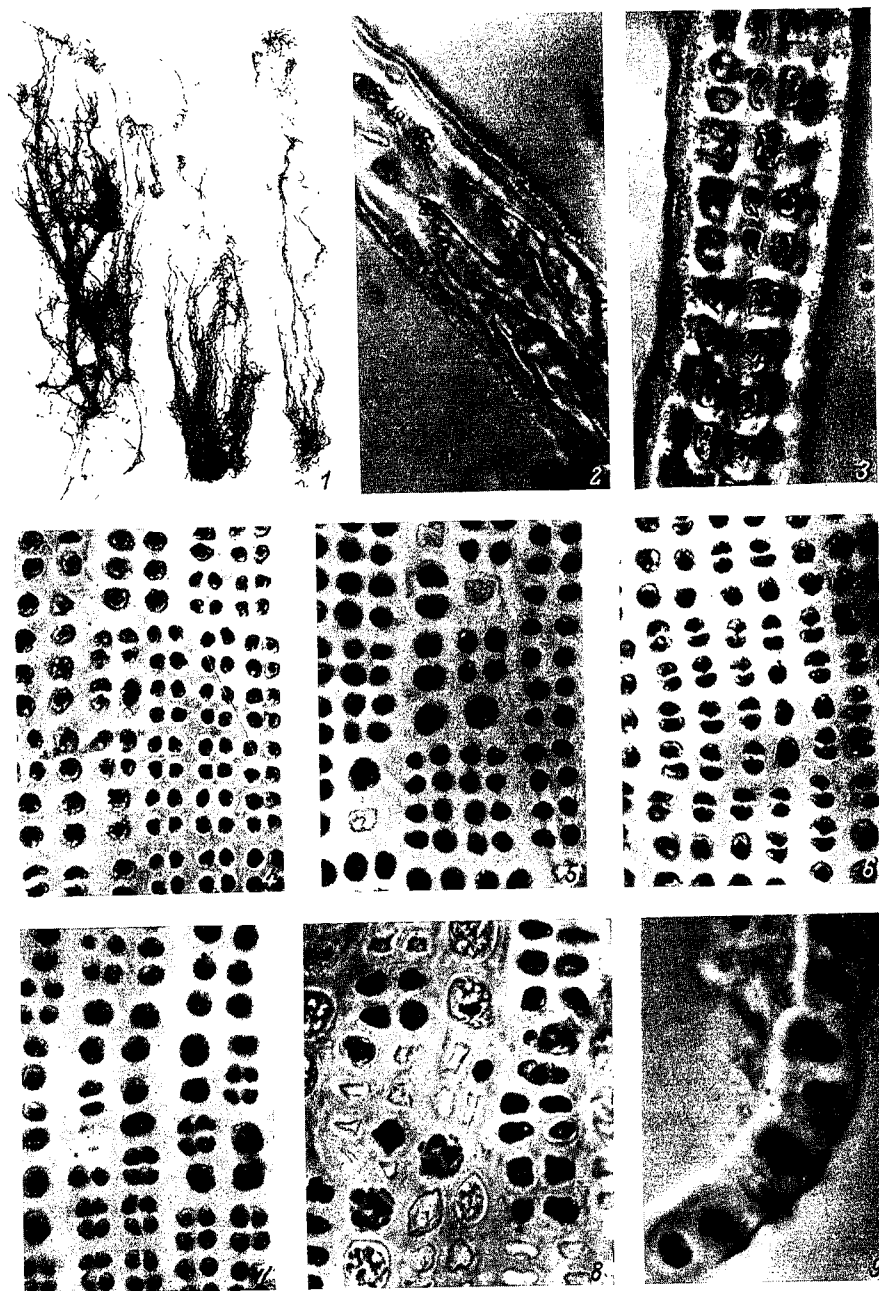


ТАБЛИЦА XIV

*Capsosiphon fulvescens*. 1 — внешний вид растений из Белого моря; 2—8 — вид клеток с поверхности: 2 — в ризоидной части, 3 — несколько выше, 4—7 — в средней части слоевища, 8 — в плодоносящей части слоевища; 9 — поперечный срез слоевища.

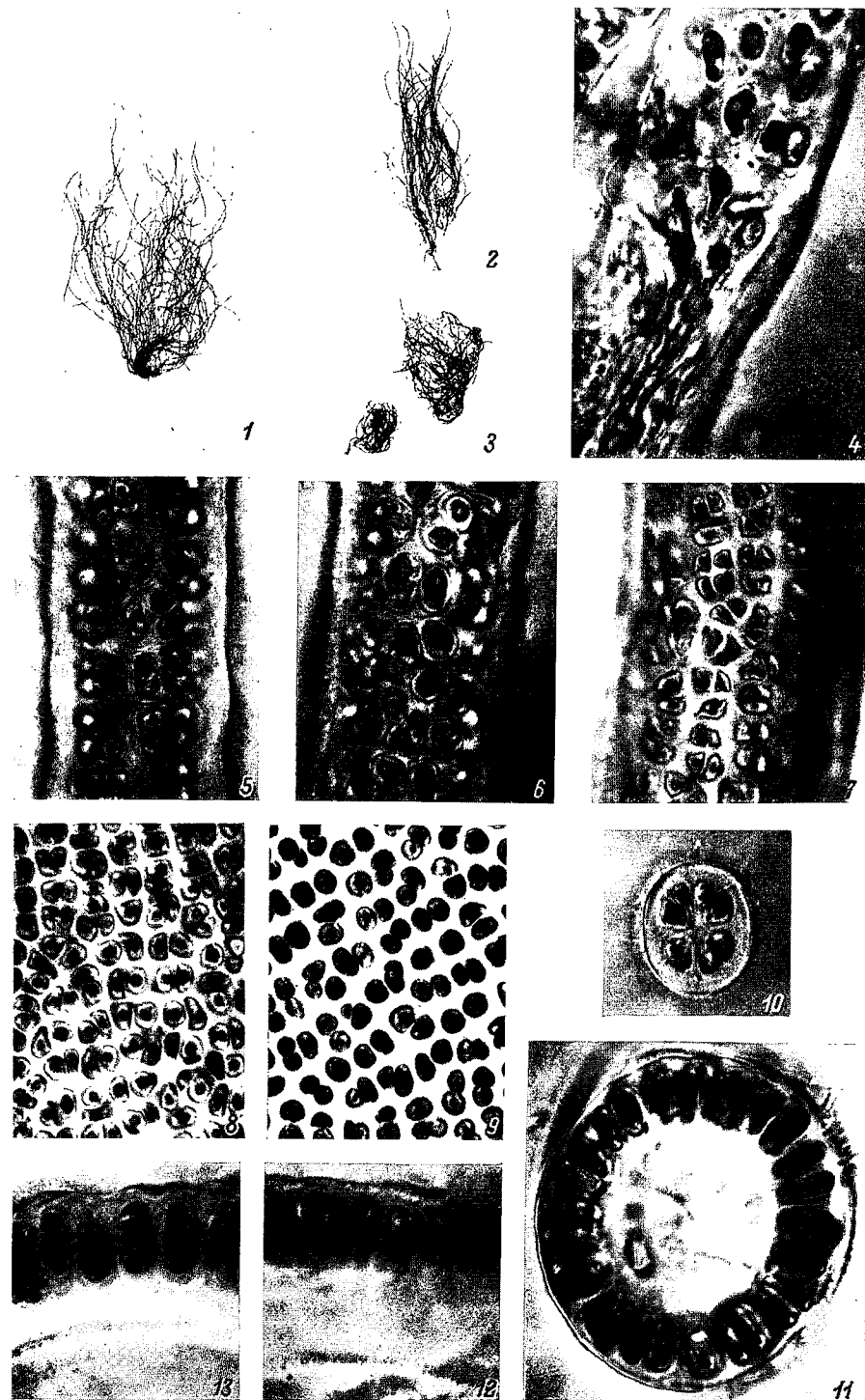


ТАБЛИЦА XV

*Capsosiphon groenlandicus* f. *groenlandicus*. 1—3 — внешний вид растений: 1 — с о-ва Б. Шантар, 2 — из бухты Провидения, 3 — с о-ва Парамушир; 4—9 — вид клеток с поверхности: 4 — в основании слоевища, 5—7 — в нижней части слоевища, 8, 9 — в верхней части слоевища; 10—13 — поперечные срезы в разных частях слоевища от основания до плодоносящей части.

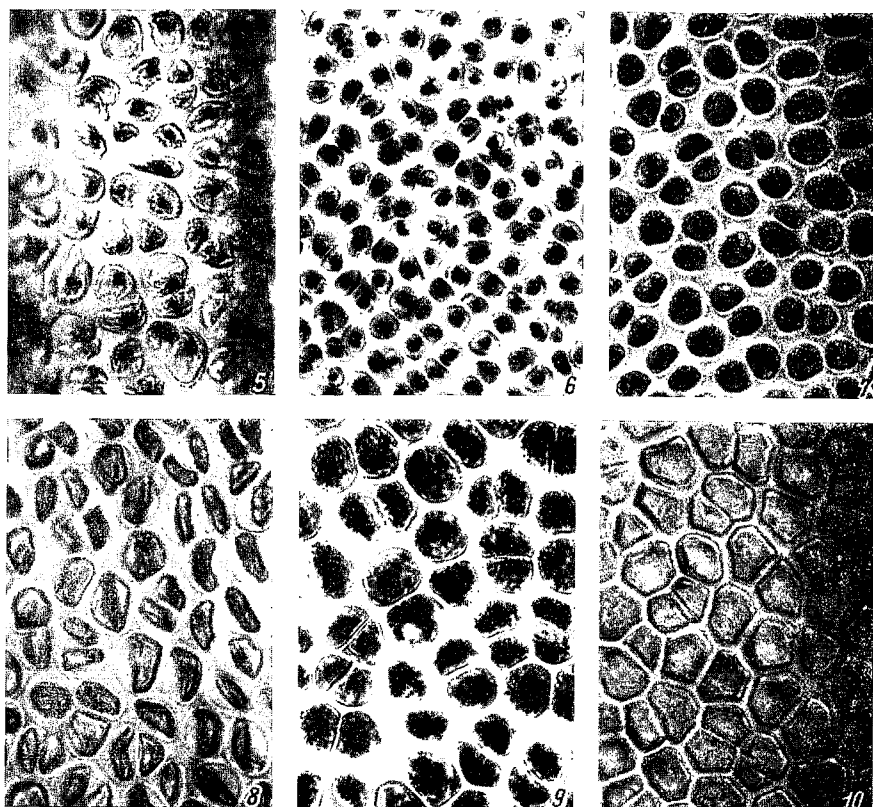
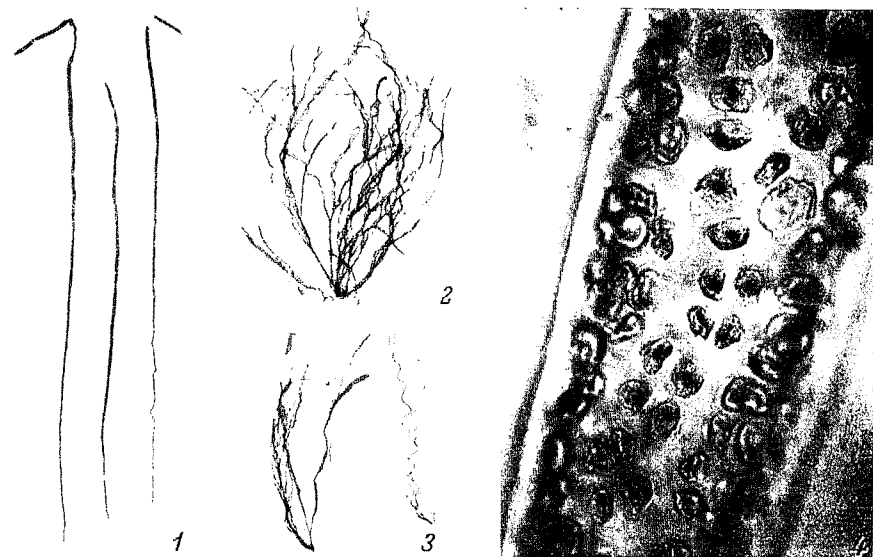


ТАБЛИЦА XVI

*Capsosiphon groenlandicus* f. *magnicellularis*. 1—3 — внешний вид растений: 1 — с Мурмана, 2, 3 — с Курильских островов; 4—10 — вид клеток с поверхности: 4, 5 — в нижней части слоевища, 6, 7 — в средней части слоевища, 8—10 — в верхней части слоевища (8 и 10 — снимки с одного гербарного образца).

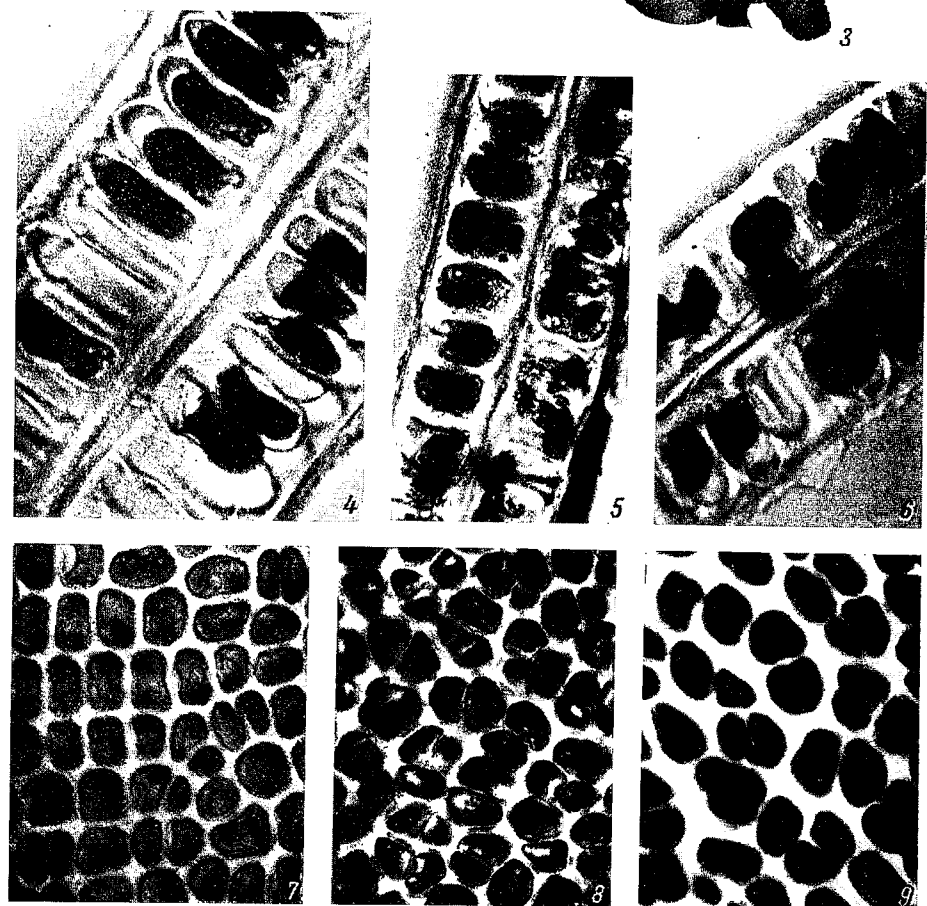
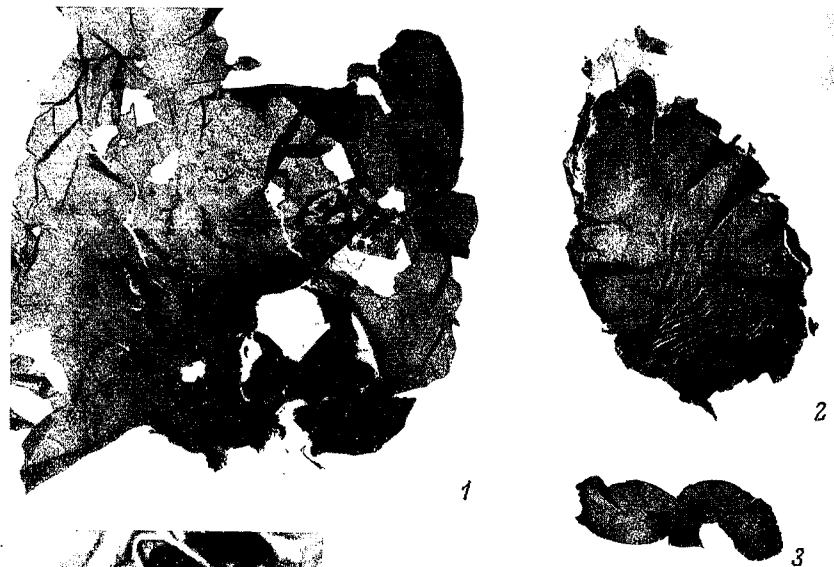


ТАБЛИЦА XVII

*Ulva lactuca*. 1—3 — внешний вид растений: 1 — из Белого моря, 2, 3 — с Мурмана; 4—6 — поперечный срез слоевища: 4 — в нижней части, 5, 6 — в верхней части; 7—9 — вид клеток с поверхности в средней части слоевища.

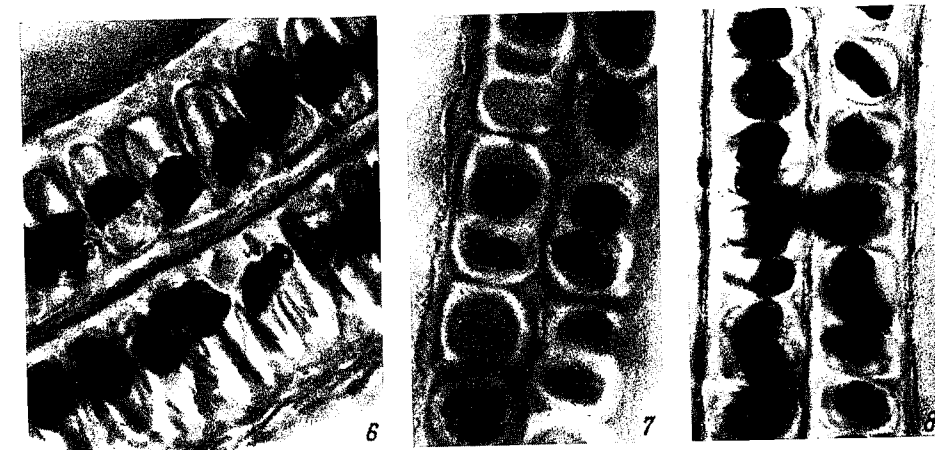
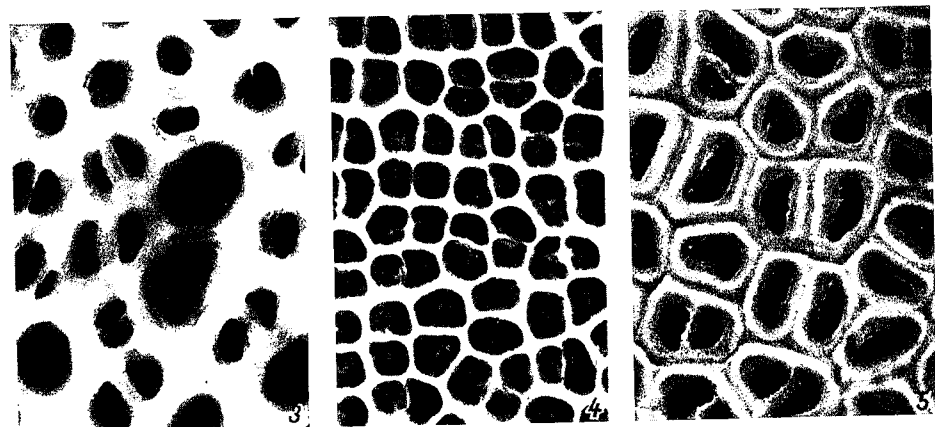


ТАБЛИЦА XVIII

*Ulva rigida*. 1, 2 — внешний вид растений из Черного моря; 3—5 — вид клеток с поверхности: 3 — в ризоидной части, 4 — в нижней части слоевища, 5 — в верхней части слоевища; 6—8 — поперечный срез слоевища: 6 — в нижней части, 7, 8 — в верхней части.

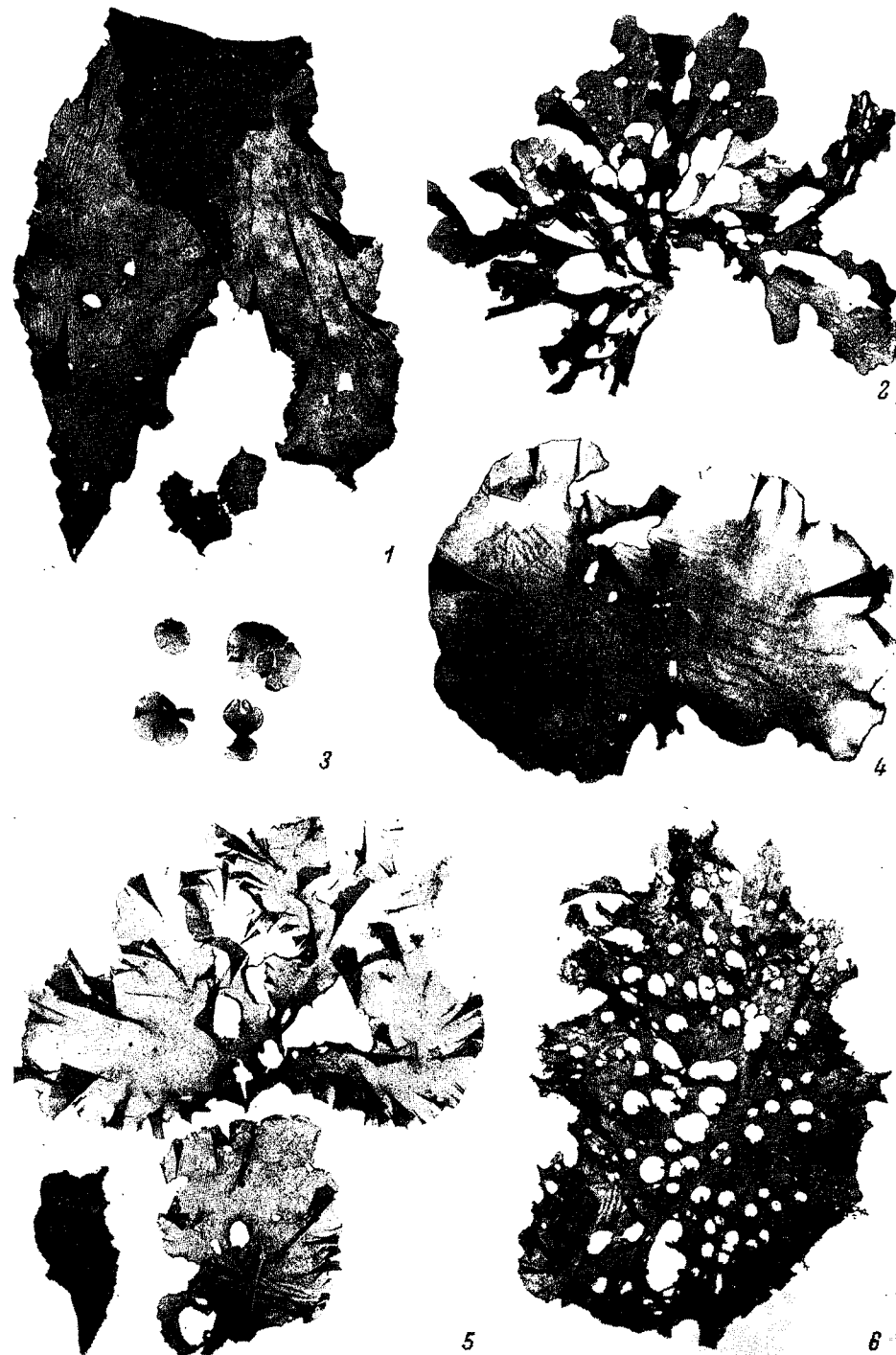


ТАБЛИЦА XIX

*Ulva fenestrata*. Внешний вид растений: 1—3 — из Японского моря, 4—6 — с о-ва Сахалин.

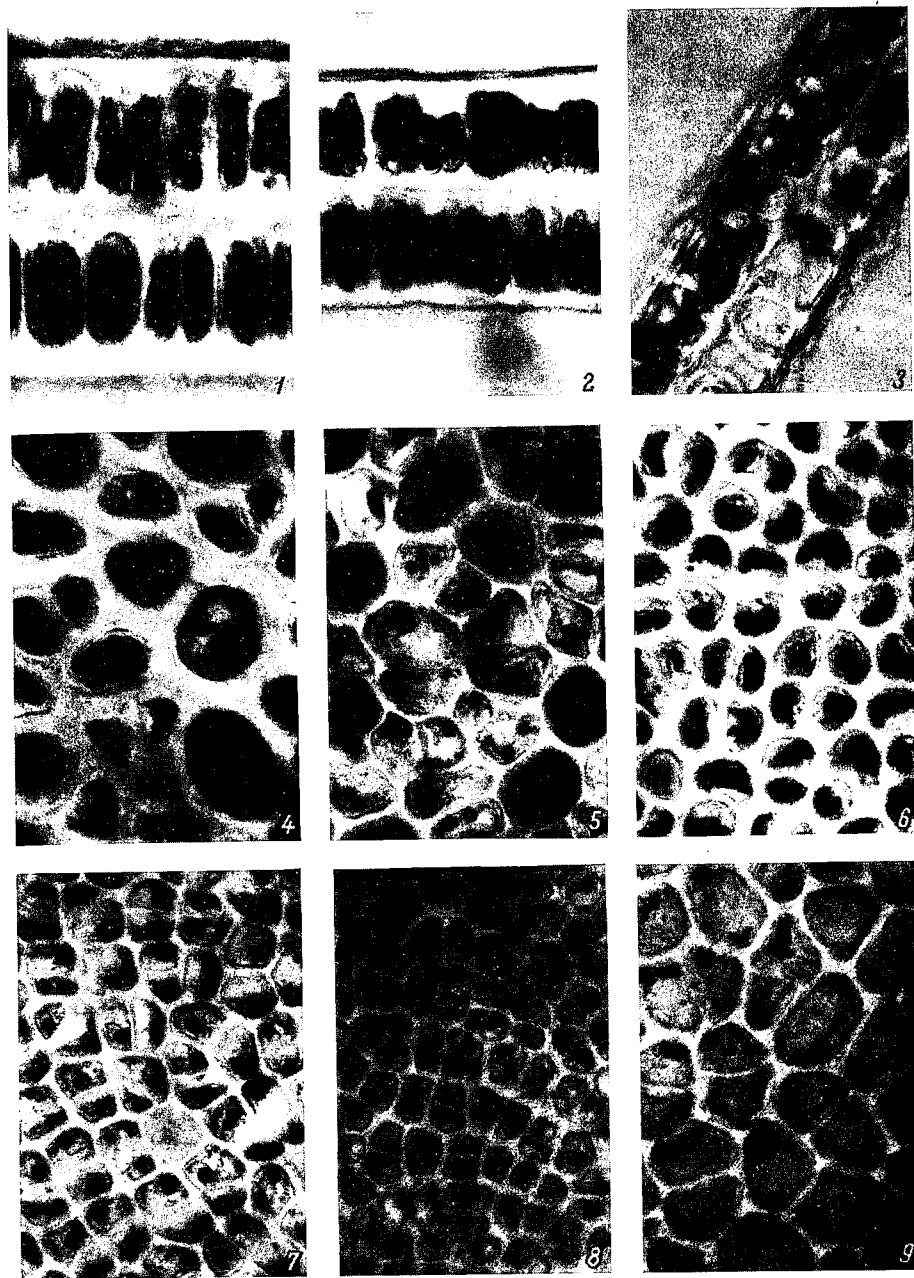


ТАБЛИЦА XX

*Ulva fenestrata*. 1—3 — поперечный срез слоевища: 1 — в нижней части, 2, 3 — в верхней части (2 — зимнее растение с о-ва Шикотан, 3 — молодое летнее растение из Японского моря); 4—9 — вид клеток с поверхности: 4, 5 — в ризоидной части, 6—9 — в верхней части слоевища (8 — зимнее растение с о-ва Шикотан, 9 — спорофит из Японского моря).

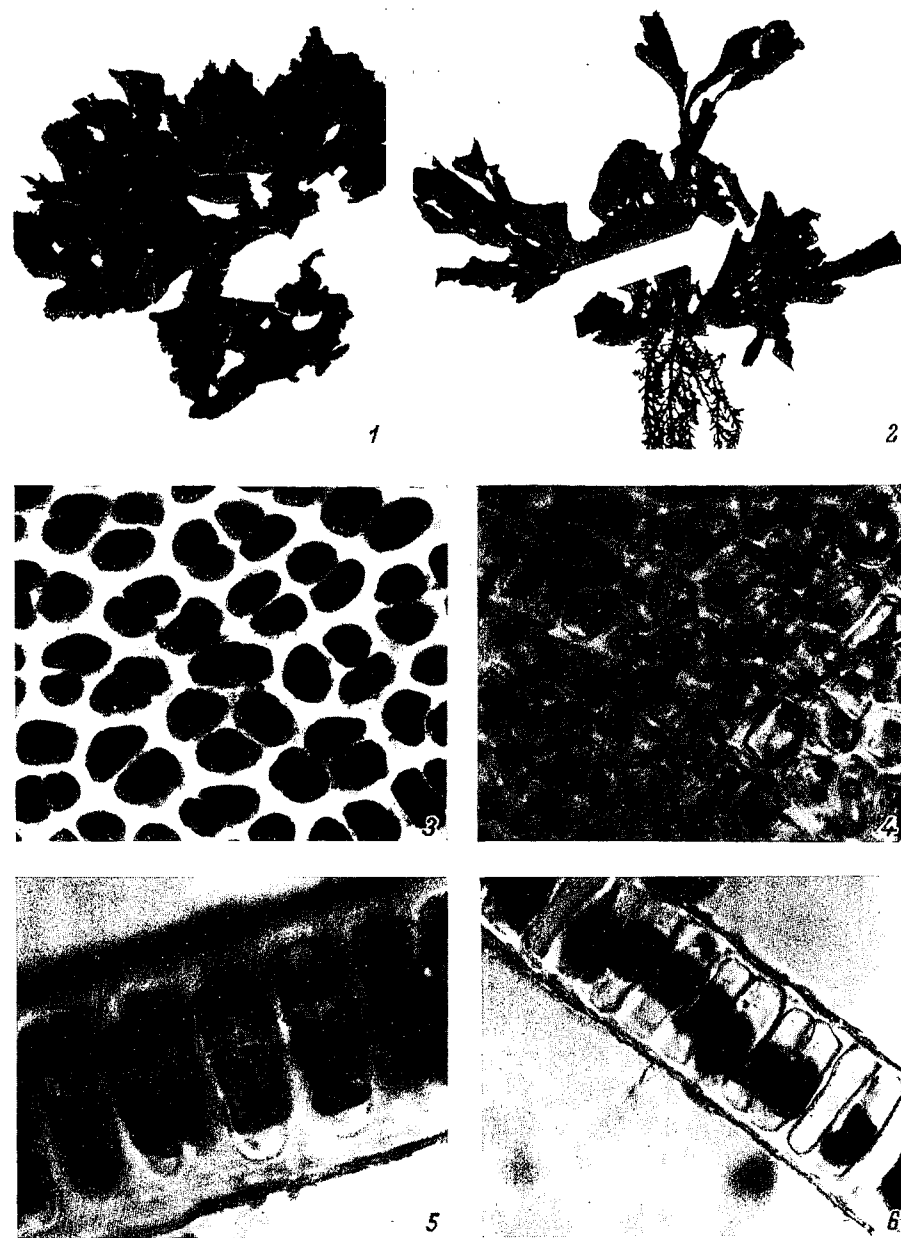


ТАБЛИЦА XXI

*Ulvaria splendens*. 1, 2 — внешний вид растений: 1 — с о-ва Беринга, 2 — типовой образец Рупрехта; 3, 4 — вид клеток с поверхности: 3 — в нижней части слоевища, 4 — в верхней части слоевища; 5, 6 — поперечный срез: 5 — в нижней части слоевища, 6 — в верхней части слоевища.



ТАБЛИЦА XXII

*Ulvaria obscura*. 1—6 — внешний вид растений с Мурмана.

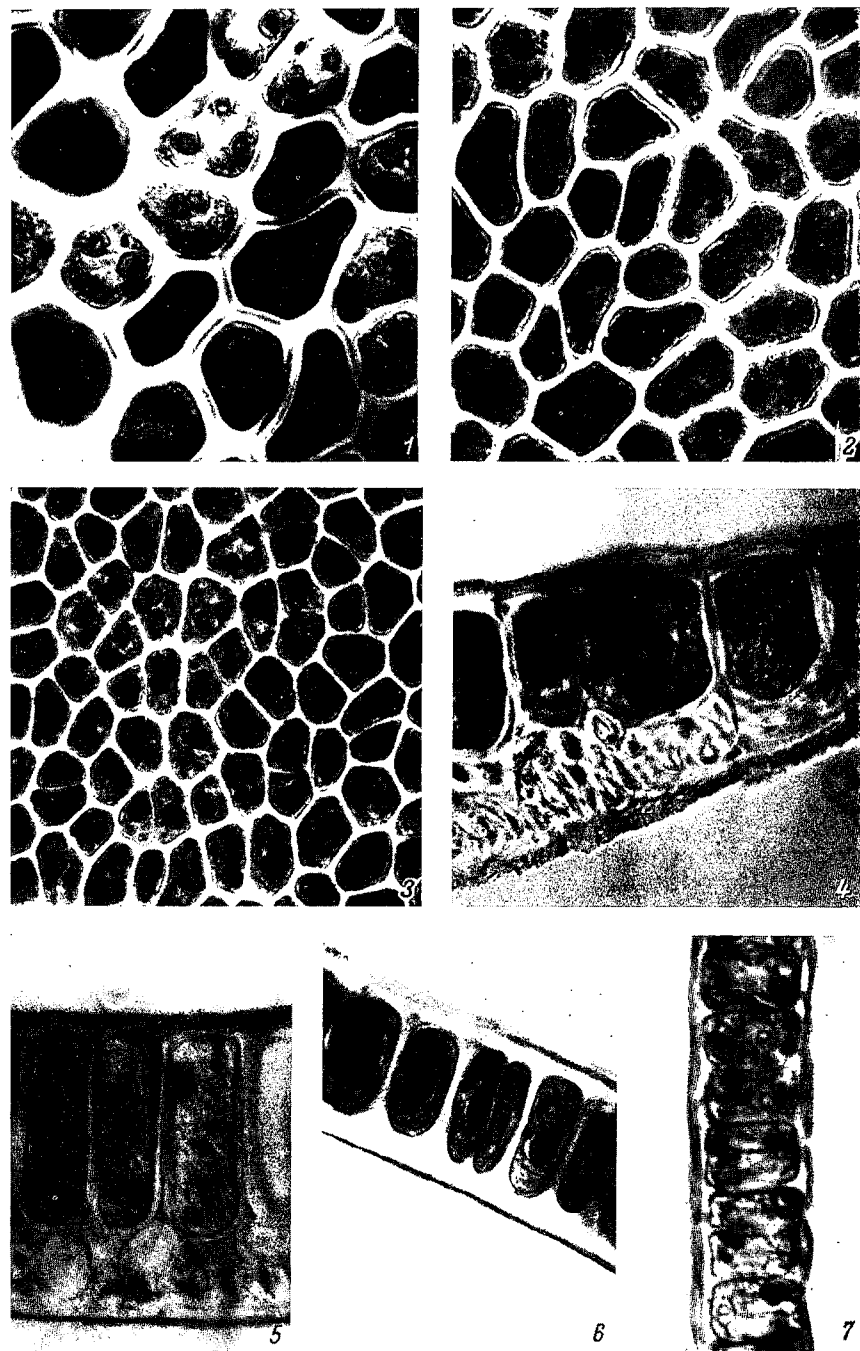


ТАБЛИЦА XXIII

*Ulvaria obscura*. 1—3 — вид клеток с поверхности: 1 — в ризоидной части (черные клетки — ризоидные), 2 — в нижней части слоевища, 3 — в верхней части слоевища; 4—7 — поперечный срез: 4, 5 — в ризоидной части, 6 — в нижней части слоевища, 7 — в верхней части слоевища.

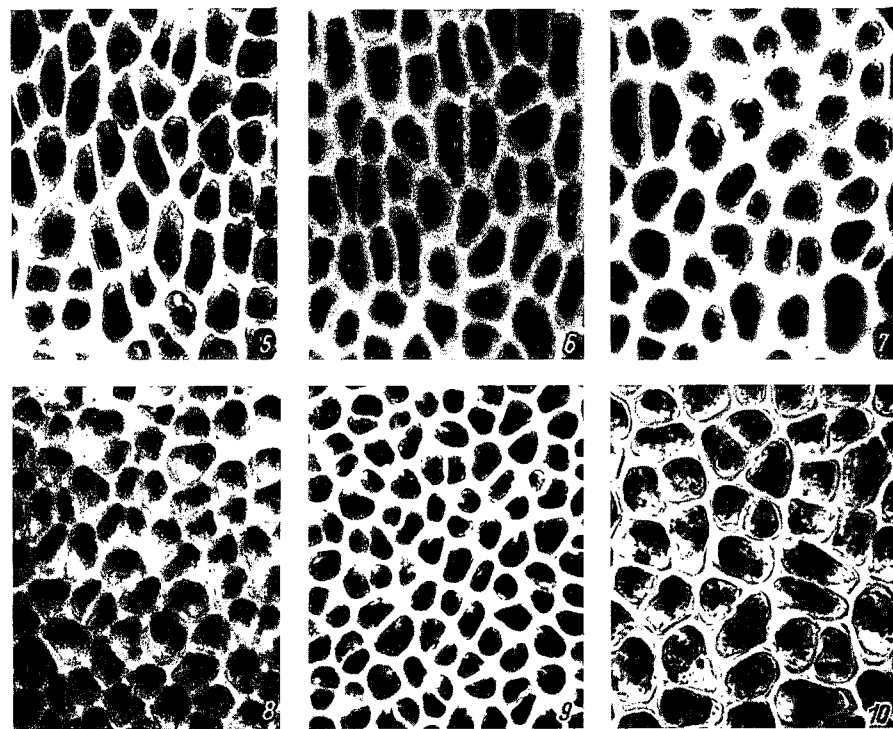
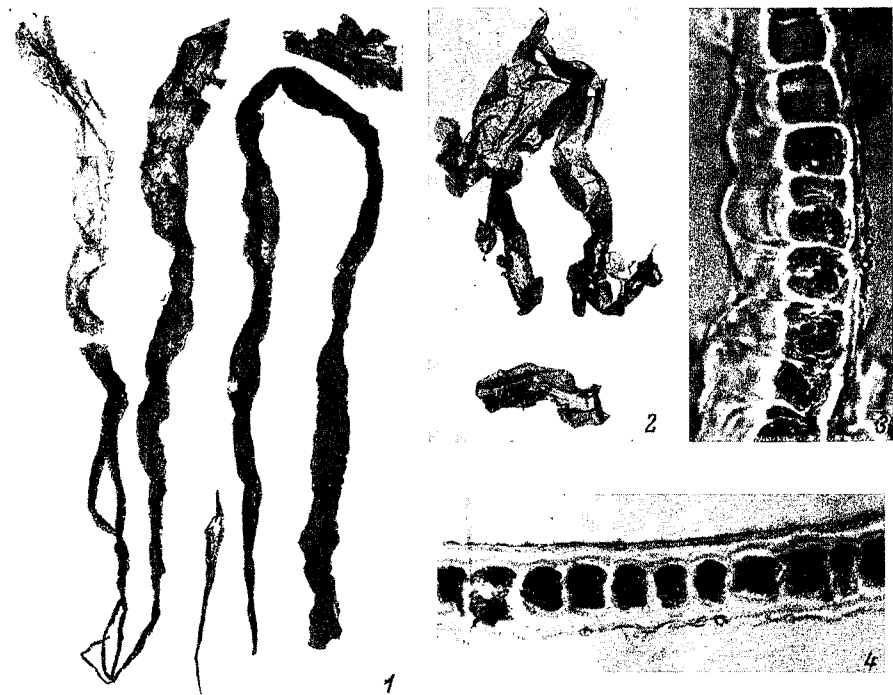


ТАБЛИЦА XXIV

*Enteromorpha intestinalis* f. *intestinalis*. 1, 2 — внешний вид растений из Балтийского моря (2 — обрывки широких растений, принимаемые за *Monostroma balticum*); 3, 4 — поперечный срез слоевища; 5—10 — вид клеток с поверхности: 5, 6 — непосредственно над ризоидной зоной у узких растений, 7 — то же у широких растений, 8—10 — несколько выше в нижней части слоевища.

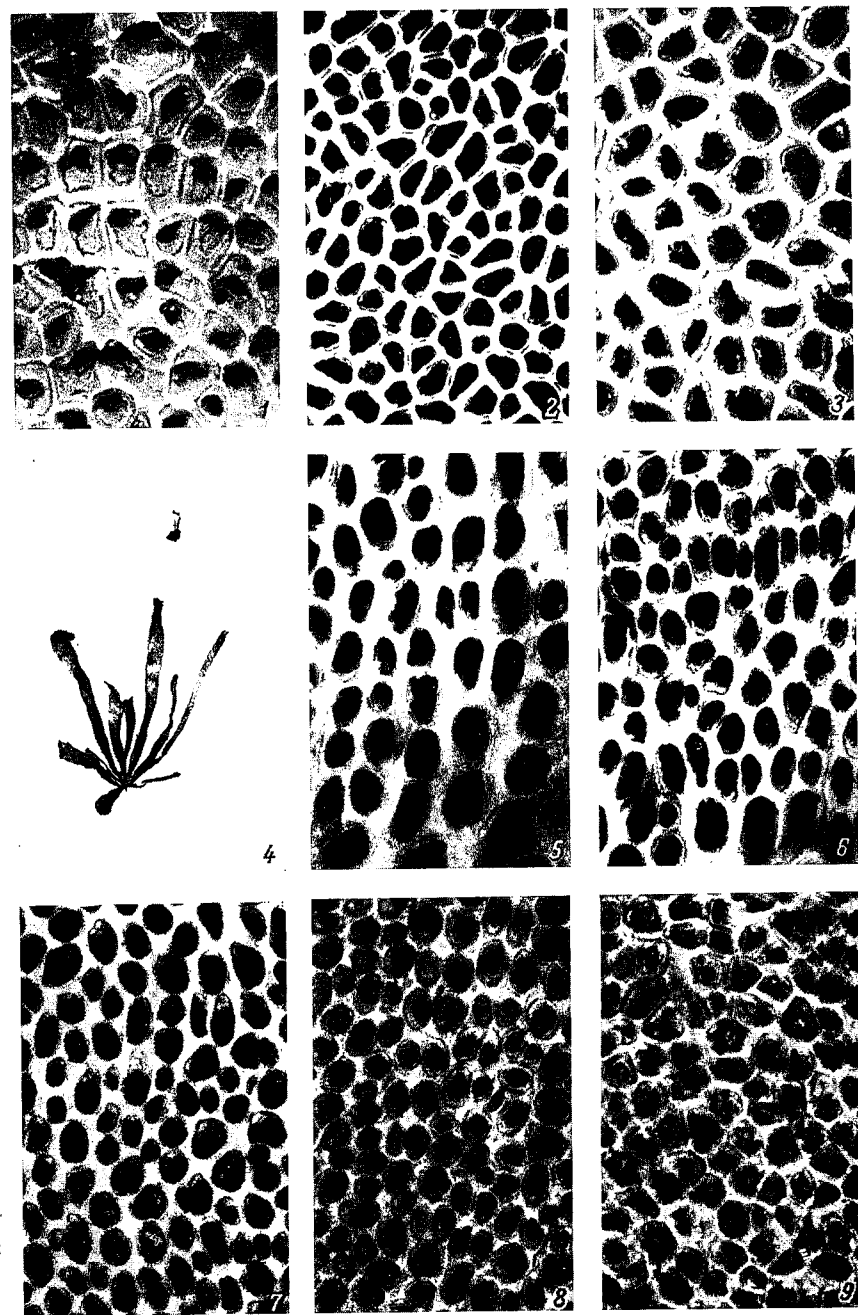


ТАБЛИЦА XXV

*Enteromorpha intestinalis* f. *intestinalis*. 1—3 — вид клеток с поверхности: 1 — в средней части слоевища, 2, 3 — в верхней части слоевища. *Enteromorpha intestinalis* f. *murmanica*. 4 — внешний вид растений с Мурманска (тип); 5—9 — вид клеток с поверхности от основания до вершины.

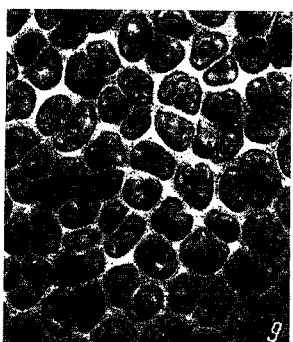
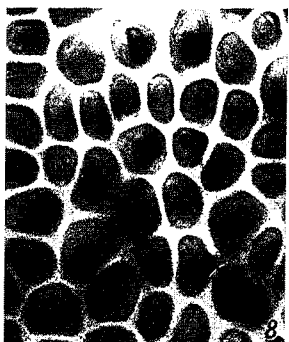
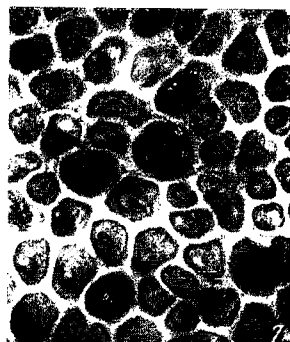
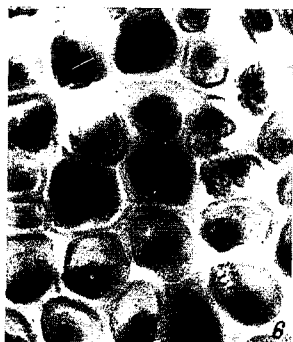
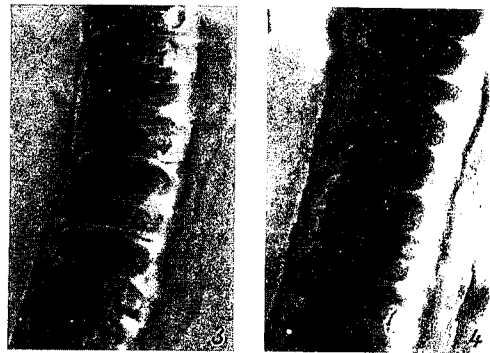


ТАБЛИЦА XXVI

*Enteromorpha intestinalis* f. *saprobia*. 1, 2 — внешний вид растений из Черного моря: 1 — из мезосапробных условий, 2 — из полисапробных условий (тип); 3—5 — поперечный срез слоевища: 3 — в верхней части слоевища, 4 — в нижней части слоевища из мезосапробных условий, 5 — то же из полисапробных условий; 6—10 — вид клеток с поверхности: 6—8 — в основании слоевища, 9 — несколько выше, 10 — в верхней части слоевища.

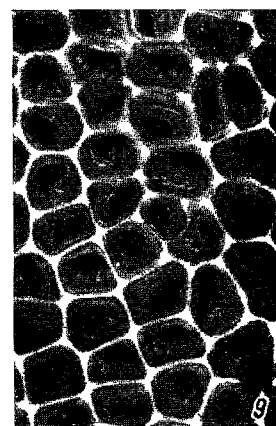
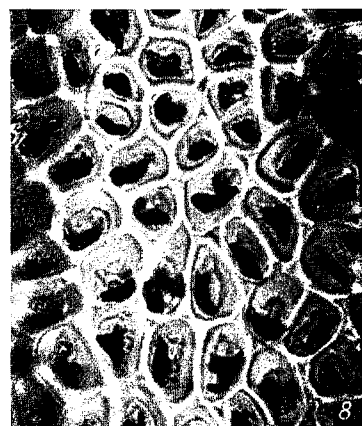
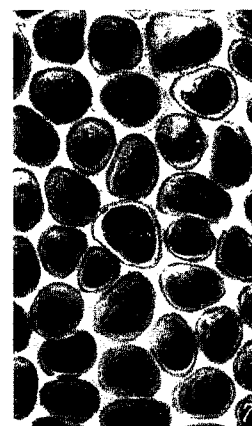
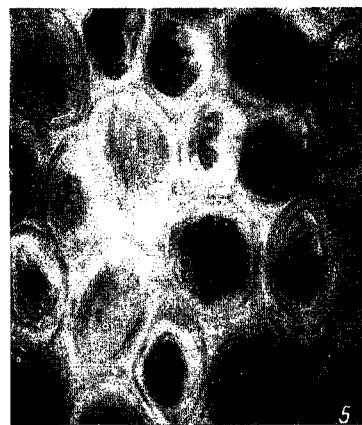
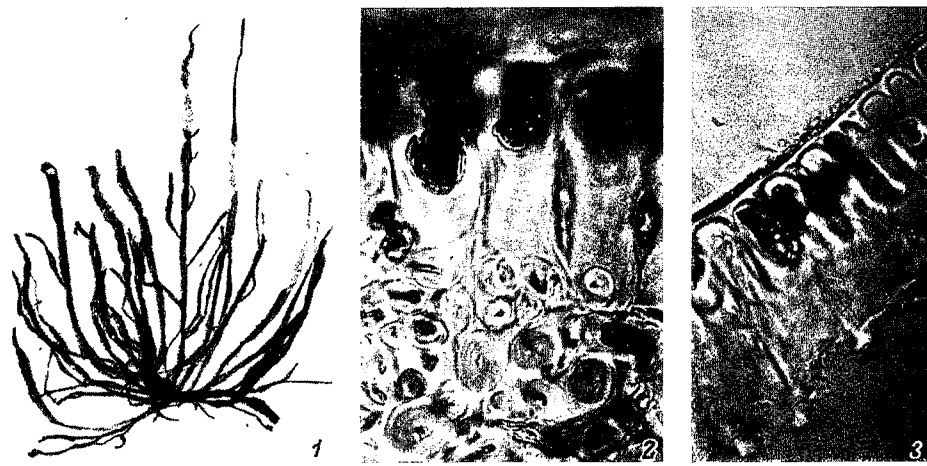


ТАБЛИЦА XXVII

*Enteromorpha intestinalis* f. *ramosa*. 1 — внешний вид растений из Черного моря; 2—4 — поперечный срез: 2 — в ризоидной части, 3 — в нижней части слоевища, 4 — в верхней части слоевища; 5—9 — вид клеток с поверхности: 5, 6 — в ризоидной части, 7 — несколько выше, 8 — в средней части слоевища, 9 — в верхней части слоевища.

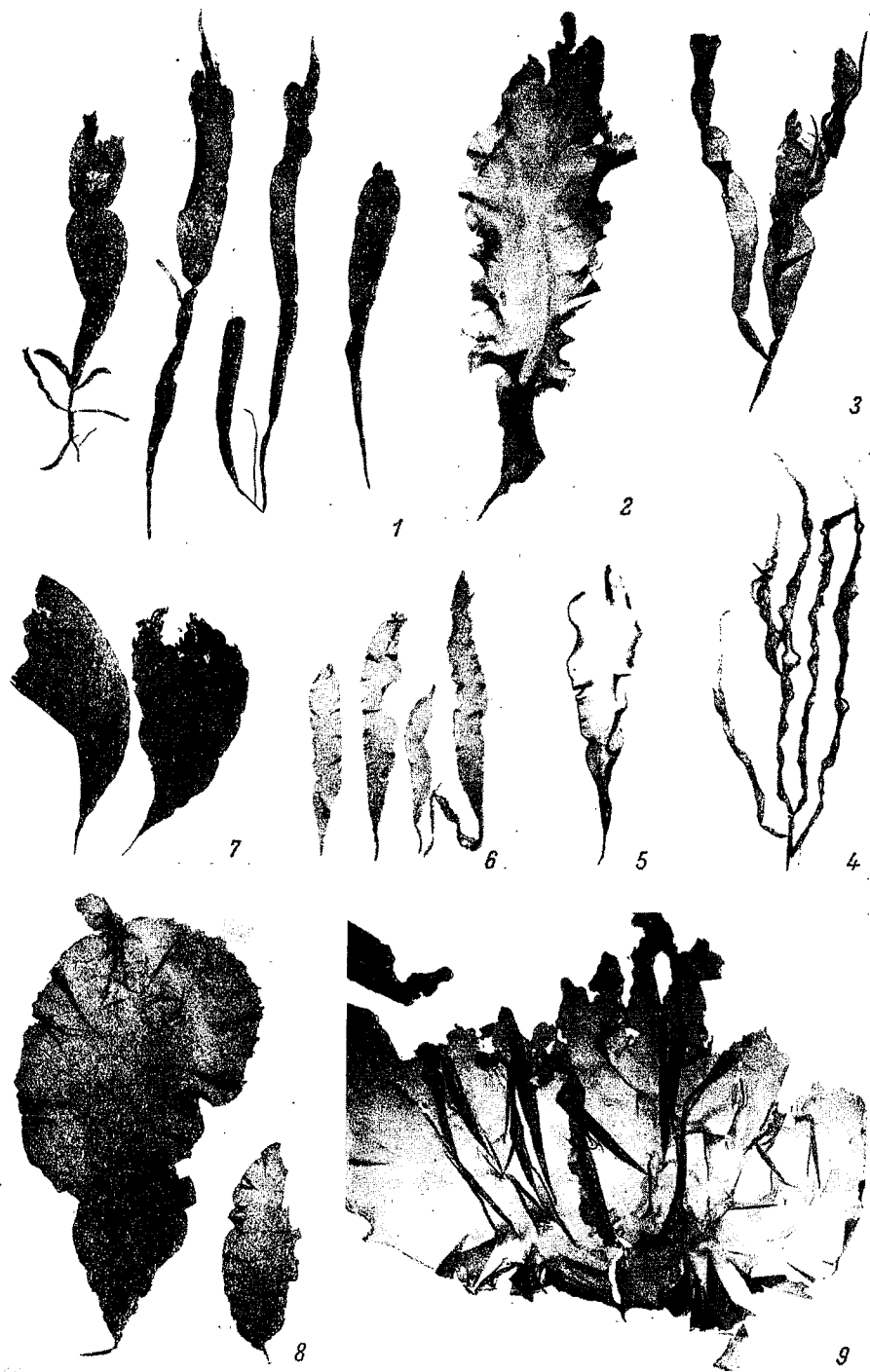


ТАБЛИЦА XXVIII

*Enteromorpha linza*. Внешний вид растений: 1, 7 — из Черного моря, 2—5 — из Японского моря (3, 4, 5 — растения из одной пробы), 6, 8, 9 — с о-ва Сахалин.

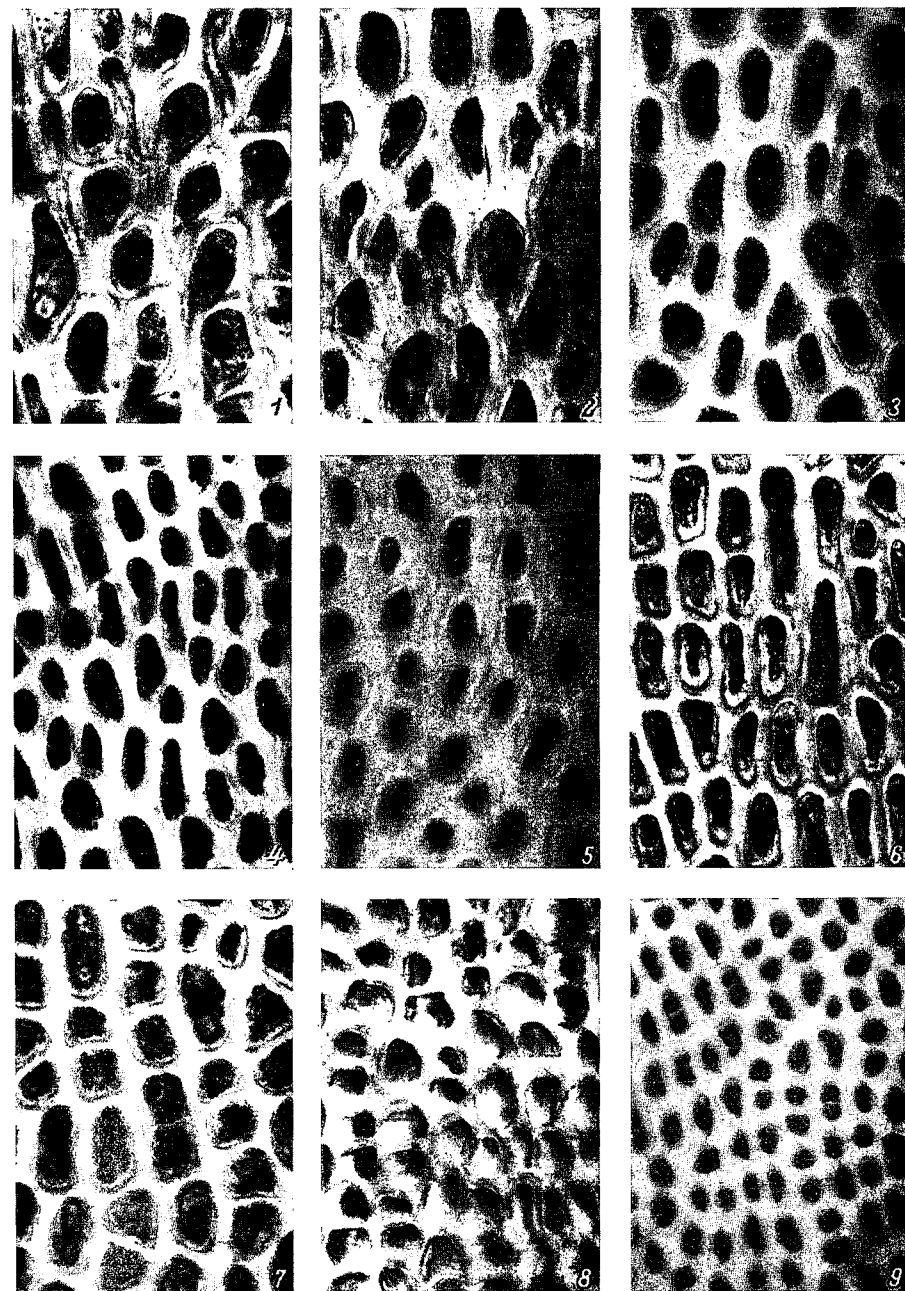


ТАБЛИЦА XXIX

*Enteromorpha linza*. Изменение в характере клеток с поверхности по мере продвижения от защищенных (и загрязненных) условий к открытым морским: 1—5 — в ризоидной части, 6—9 — непосредственно над ней.

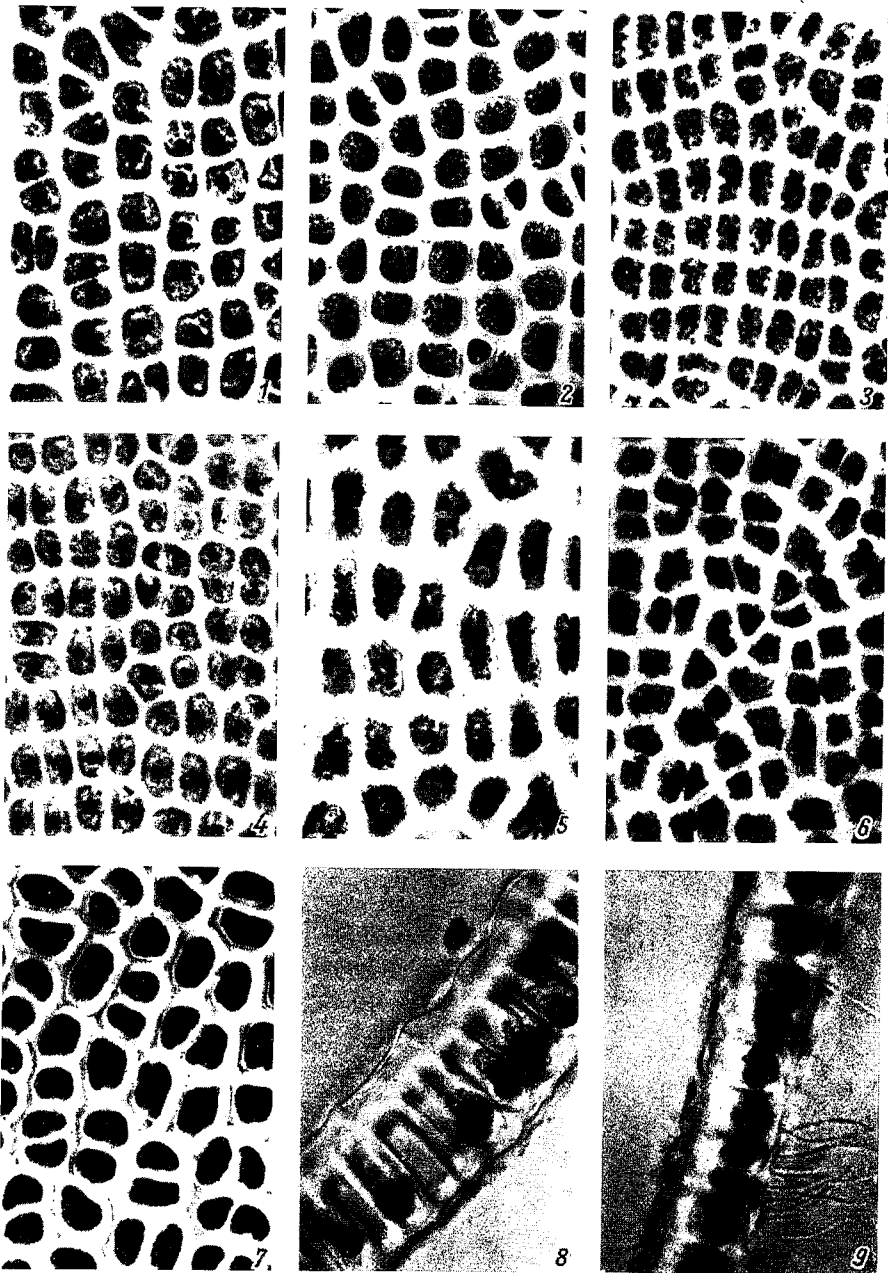


ТАБЛИЦА XXX

*Enteromorpha linza*. 1—7 — вид клеток с поверхности: 1—4 — в нижней части слоевища, 5—7 — в верхней части слоевища (7 — перед спорообразованием); 8—9 — поперечный срез: 8 — в нижней части слоевища, 9 — в верхней части слоевища.

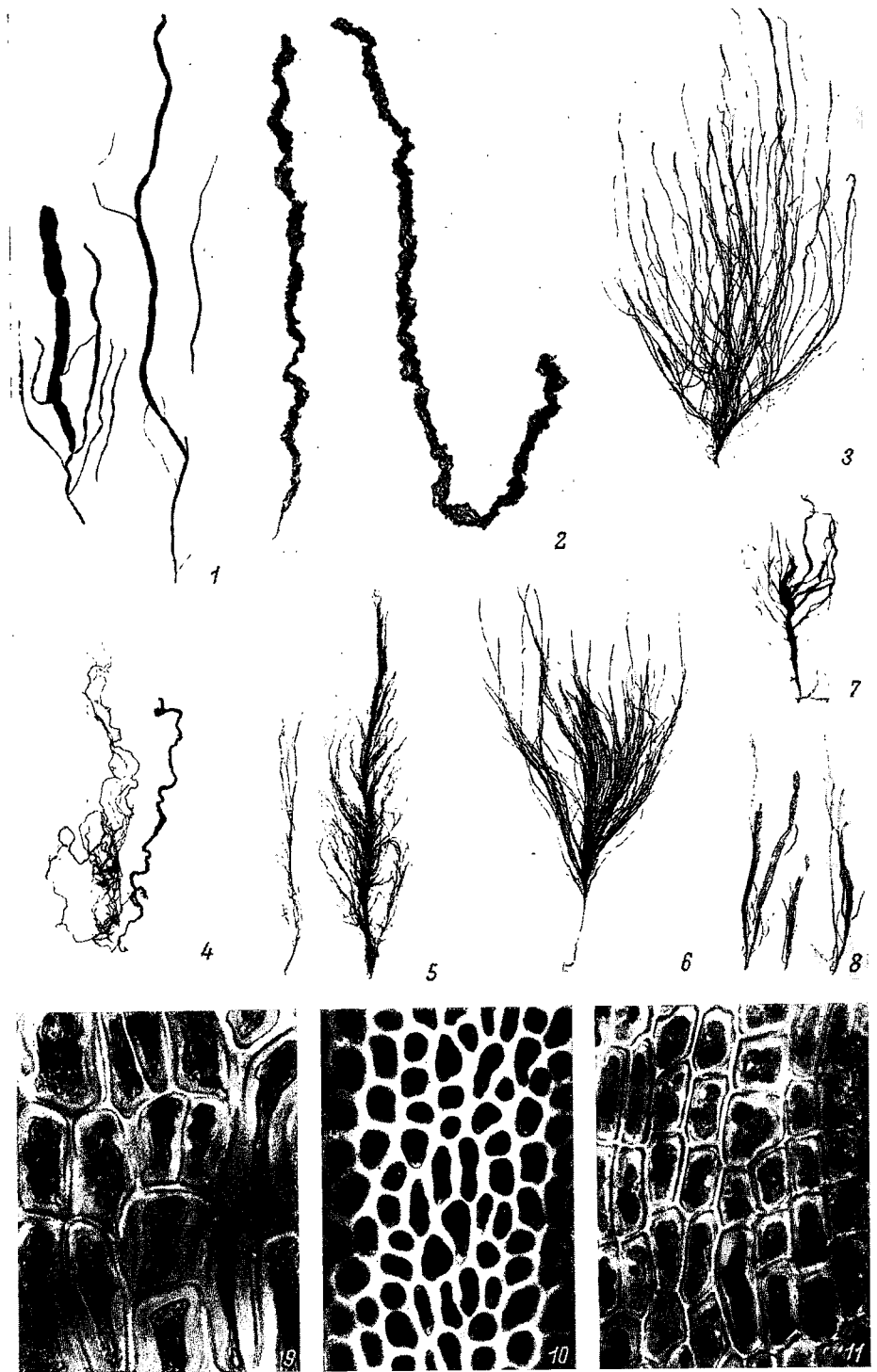


ТАБЛИЦА XXXI

*Enteromorpha prolifera* f. *prolifera*. 1—8 — внешний вид растений: 1, 2 — с Мурмана, 3, 6 — из Белого моря, 4, 5, 7, 8 — из Балтийского моря; 9—11 — вид клеток с поверхности в основании слоевища.

1/410 К. Л. Виноградова

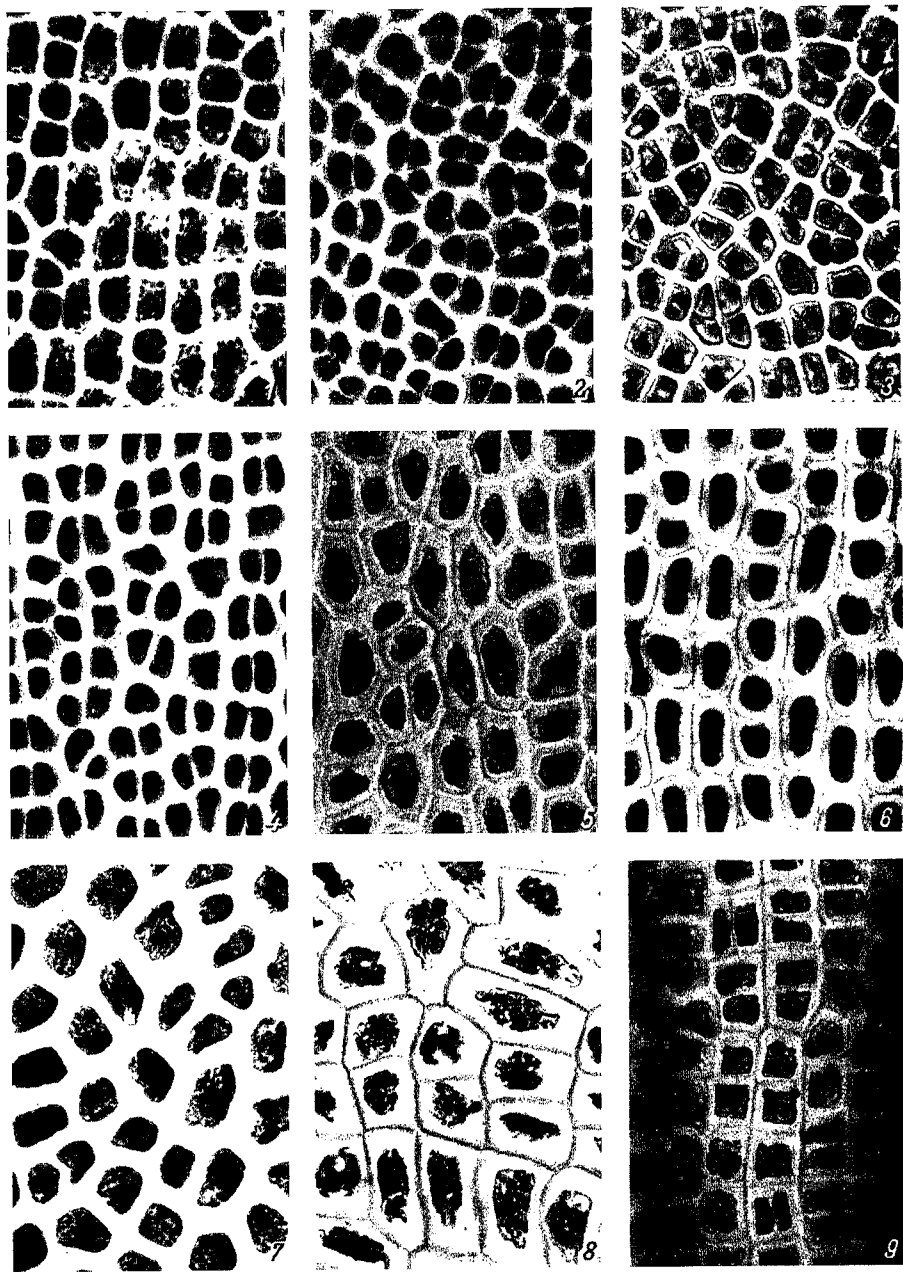


ТАБЛИЦА XXXII

*Enteromorpha prolifera* f. *prolifera*. Вид клеток с поверхности: 1, 2 — несколько выше ризоидной части, 3, 4 — в средней части основной оси, 5—8 — в верхней части основной оси (7 и 8 — клетки с разных поверхностей одного растения, изображенного на табл. XXXI, 2), 9 — в веточке.

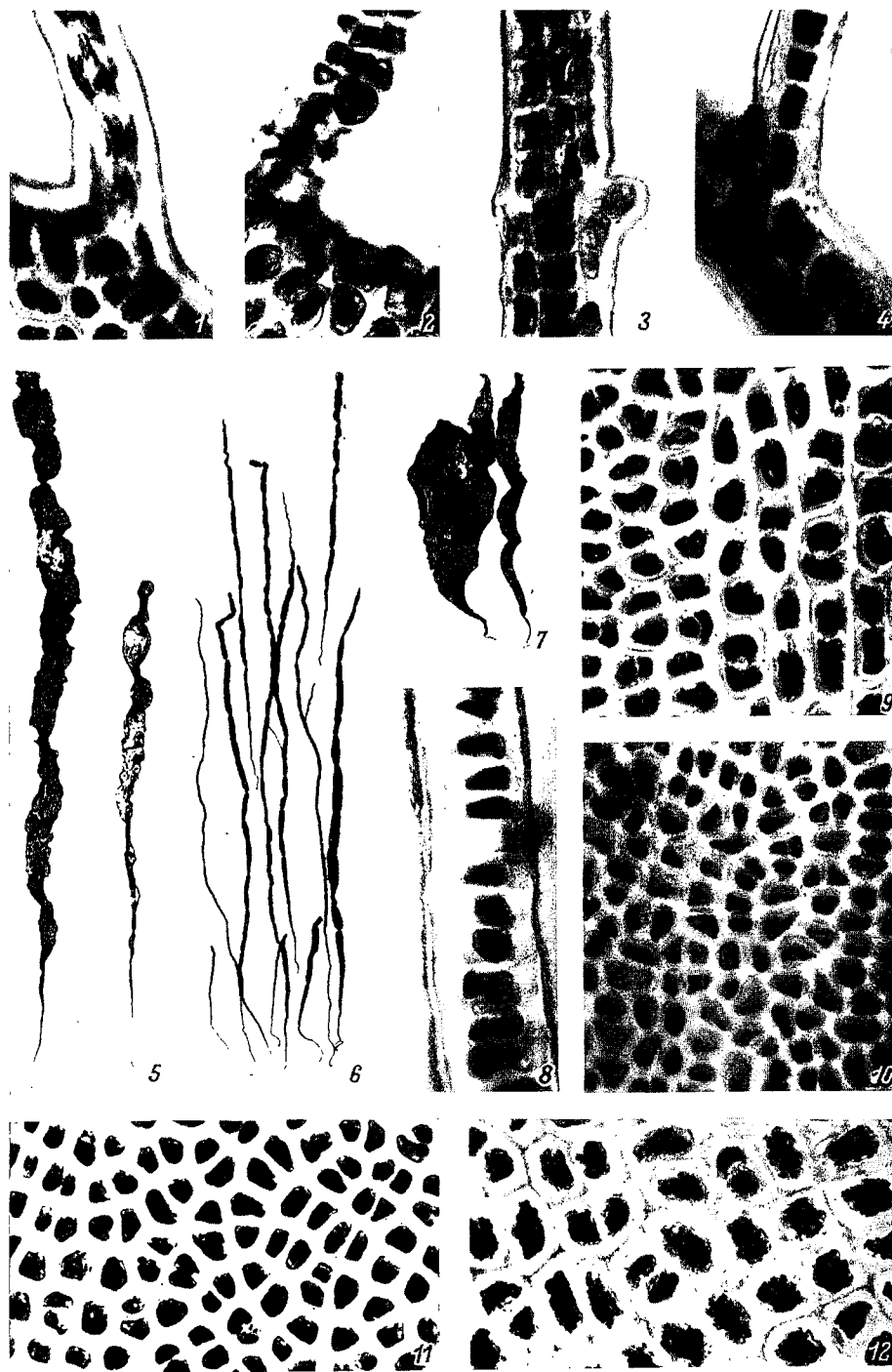


ТАБЛИЦА XXXIII

*Enteromorpha prolifera* f. *prolifera*. 1—4 — вид клеток с поверхности (3—4 — экземпляры с Новосибирских островов). *Enteromorpha prolifera* f. *simplex*. 5—7 — внешний вид растений: 5 — с Мурманска, 6, 7 — из Белого моря; 8 — поперечный срез слоевища; 9—12 — вид клеток с поверхности: 9—10 — в нижней части слоевища, 11 — в средней части слоевища, 12 — в верхней части слоевища.

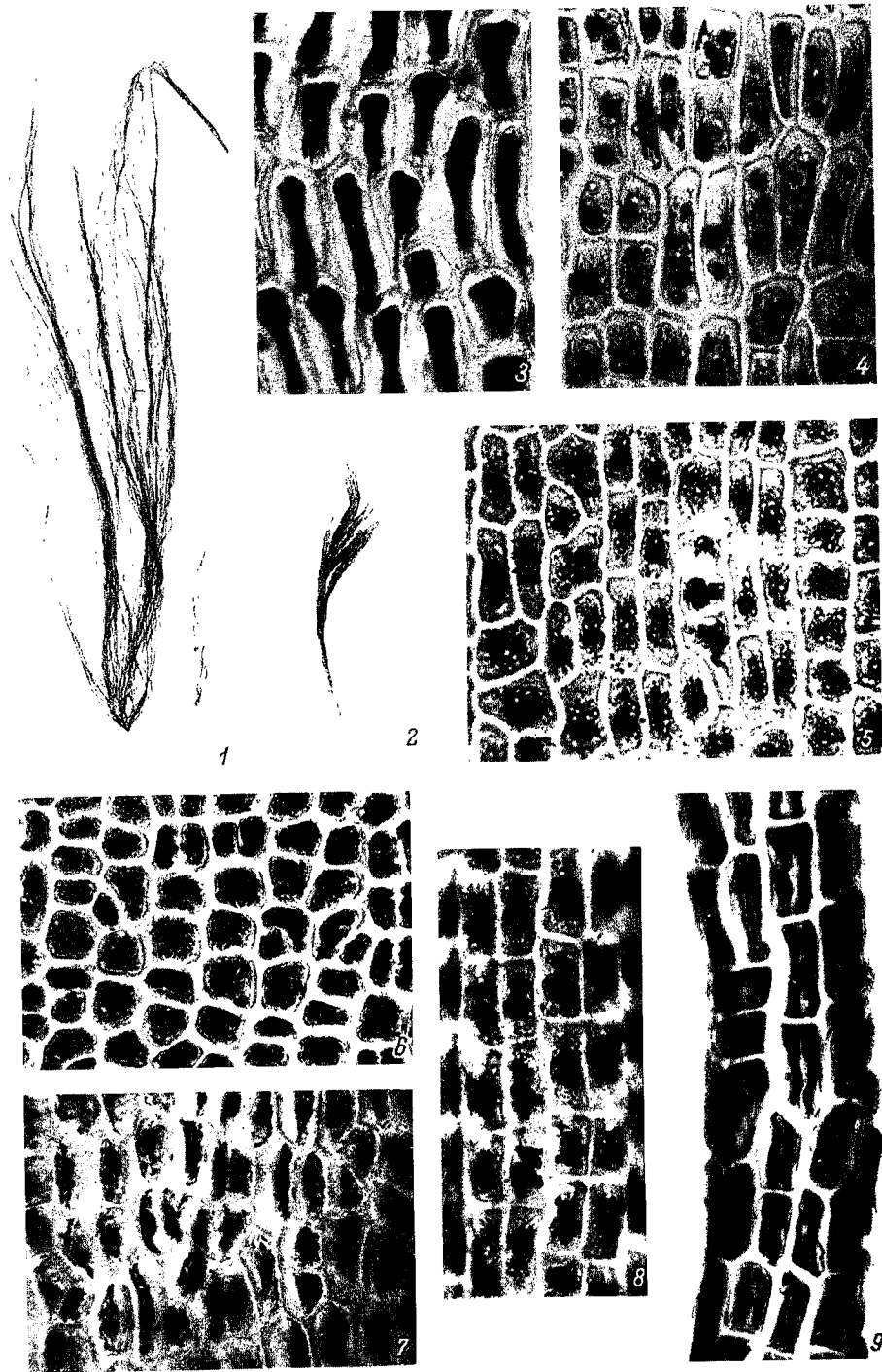


ТАБЛИЦА XXXIV

*Enteromorpha ahlneriana*. 1, 2 — внешний вид растений из Балтийского моря; 3—9 — вид клеток с поверхности: 3 — в ризоидной части, 4 — непосредственно над ней, 5 — в нижней части основной оси, 6, 7 — в верхней части основной оси, 8, 9 — в веточках.

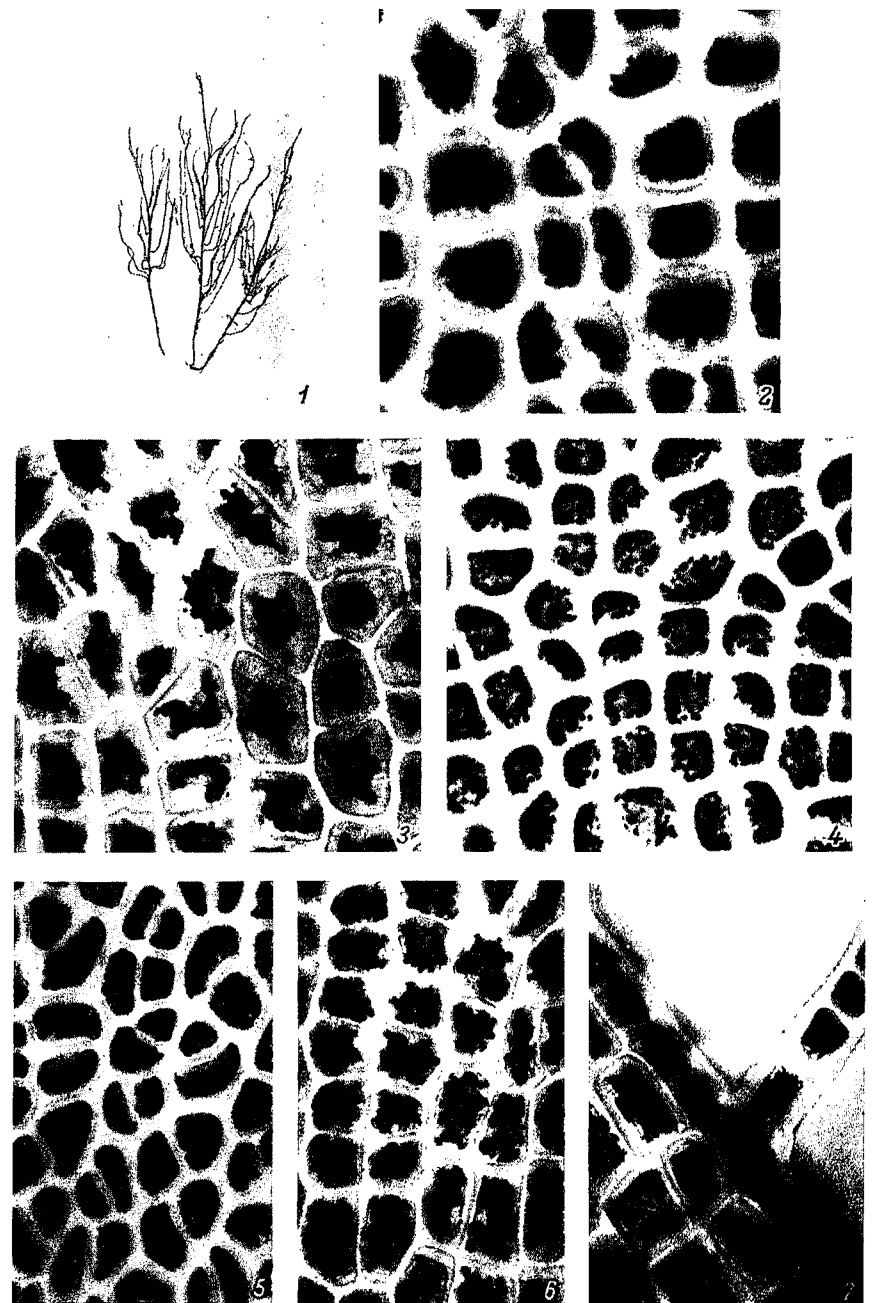


ТАБЛИЦА XXXV

*Enteromorpha clathrata* subsp. *clathrata*. 1 — внешний вид растений из Черного моря; 2—7 — вид клеток с поверхности: 2 — в ризоидной части, 3 — в средней части узкого растения, 4, 5 — в средней части более широкого растения, 6, 7 — в веточках.

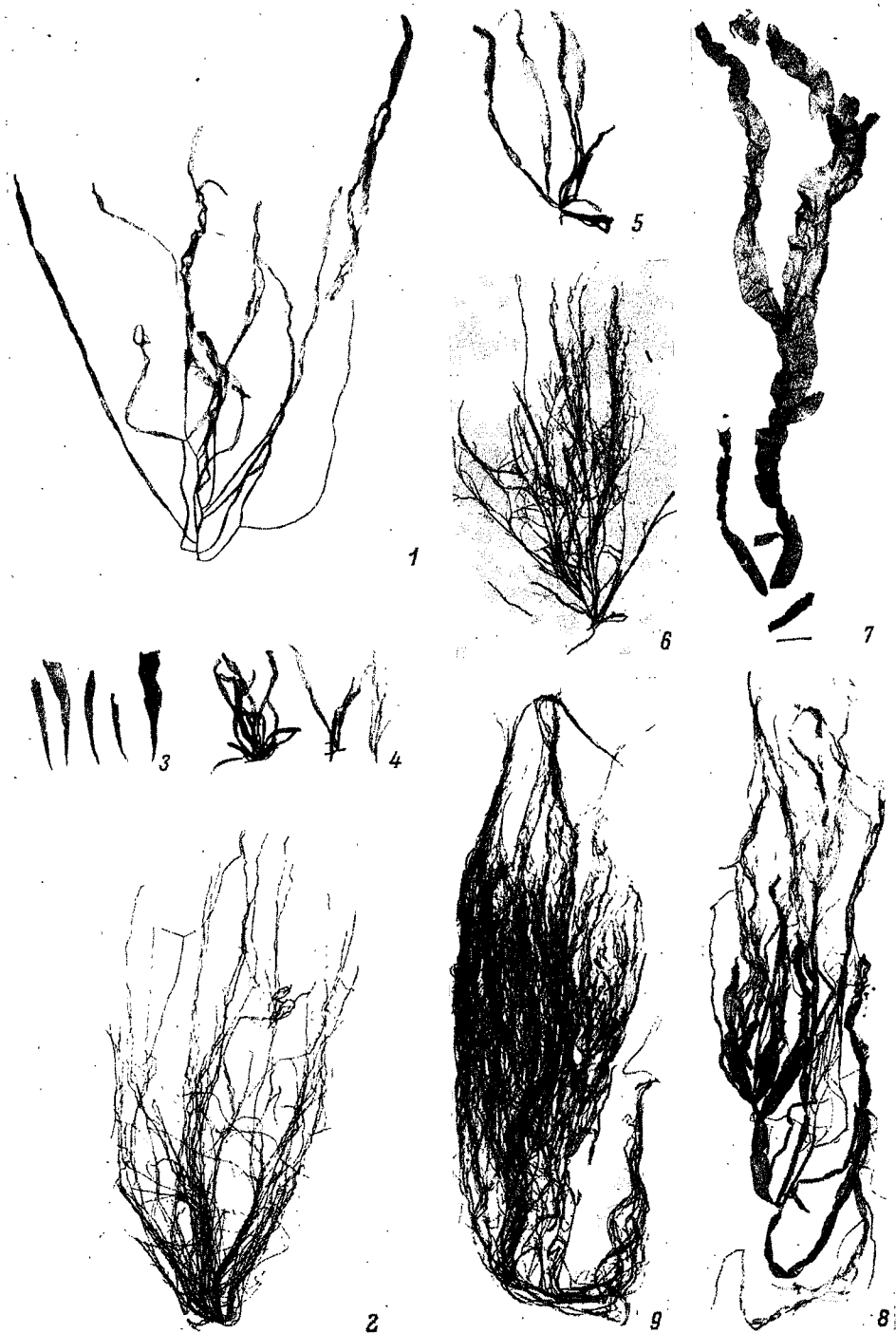


ТАБЛИЦА XXXVI

*Enteromorpha clathrata* subsp. *asiatica*. Внешний вид растений: 1, 2, 4—6 — из зал. Посьета (Японское море), 3 — с о-ва Сахалин, 7—9 — из бухты Патрокл (Японское море; все три образца из одного сбора).

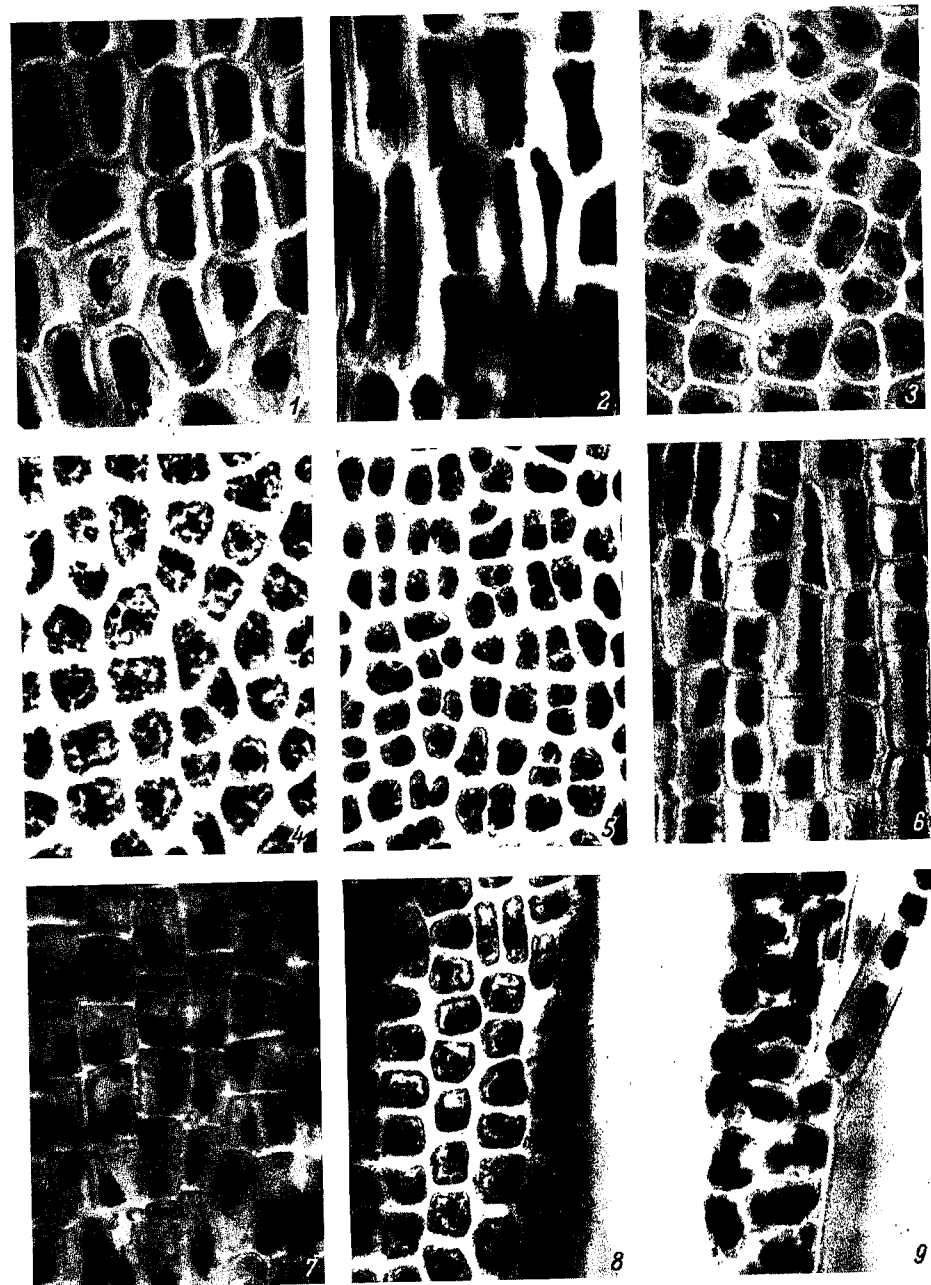


ТАБЛИЦА XXXVII

*Enteromorpha clathrata* subsp. *asiatica*. Вид клеток с поверхности: 1 — в основании широкого растения, 2 — в основании узкого растения (не до конца размокший гербарный образец), 3—5 — в средней части широких растений, 6, 7 — в средней части узких растений, 8, 9 — в веточках.

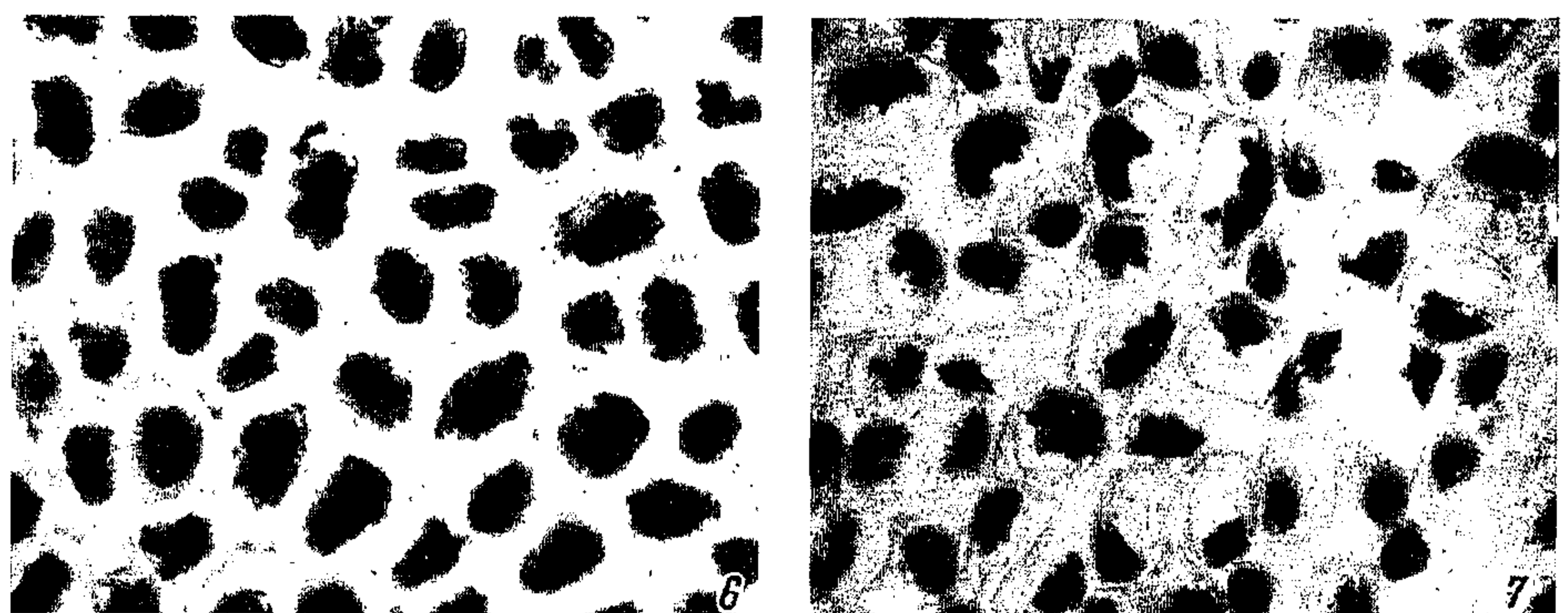
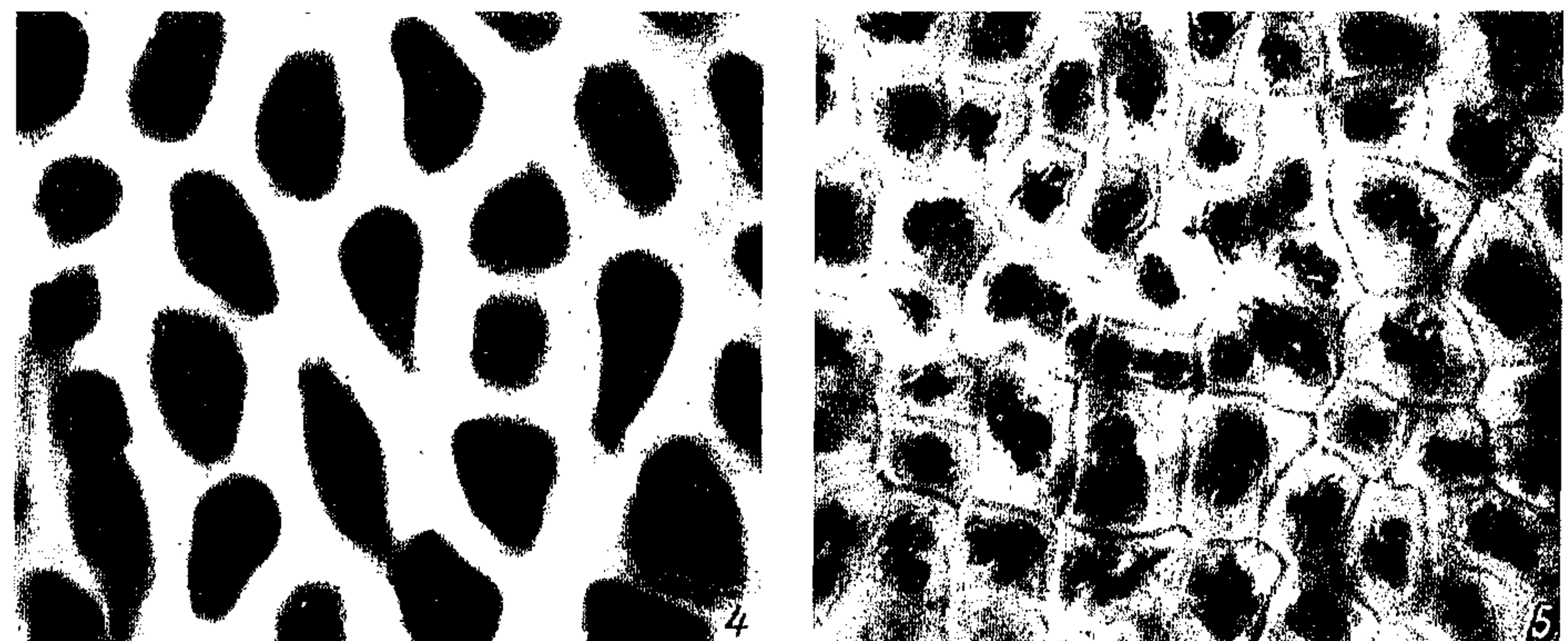
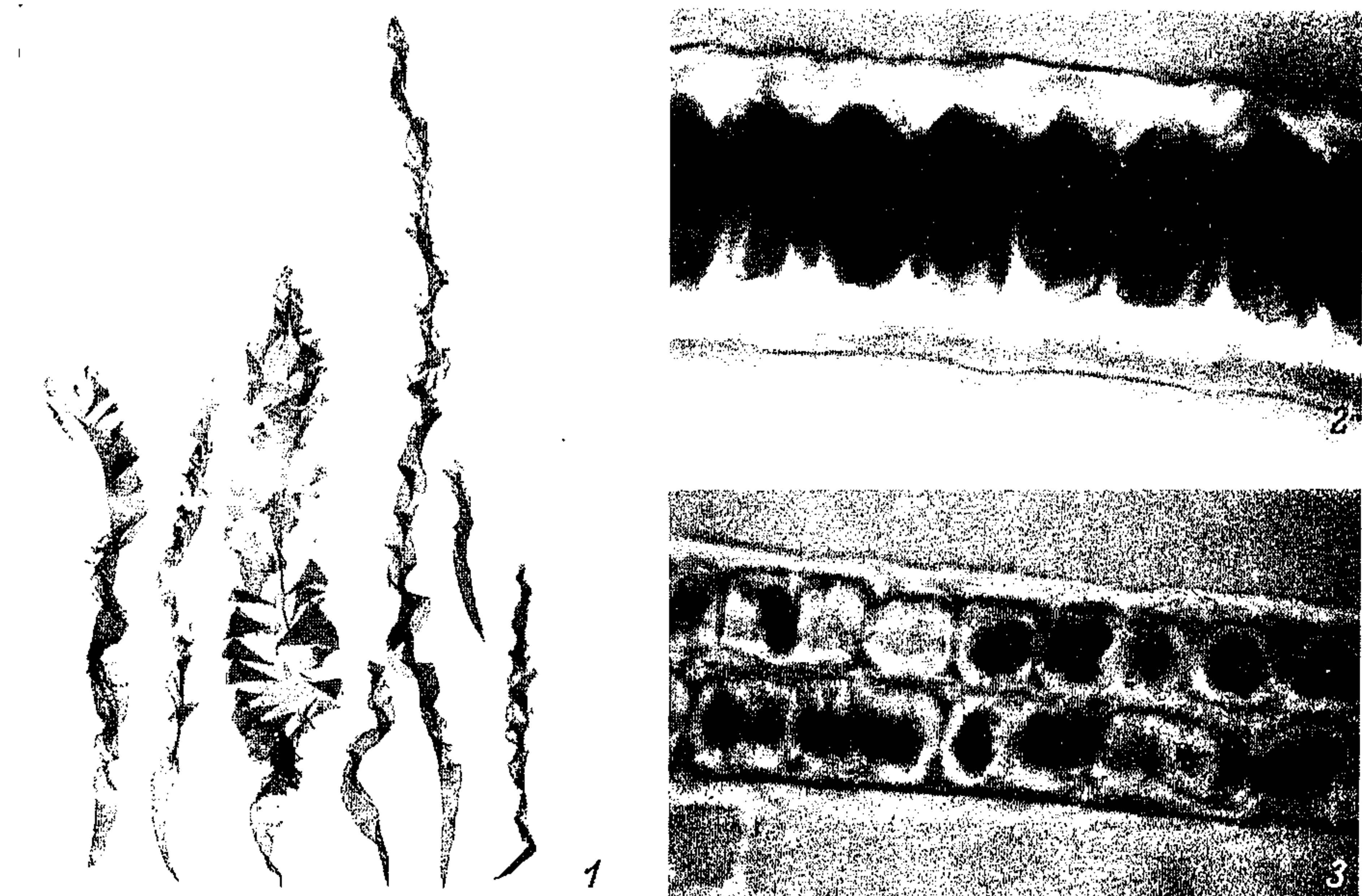


ТАБЛИЦА XXXVIII

*Enteromorpha perestenkoae*. 1 — внешний вид растений из зал. Посьета (Японское море); 2, 3 — поперечный срез слоевища: 2 — в нижней части, 3 — в верхней части; 4—7 — вид клеток с поверхности: 4 — в основании слоевища, 5 — в нижней части слоевища, 6, 7 — в верхней части слоевища.

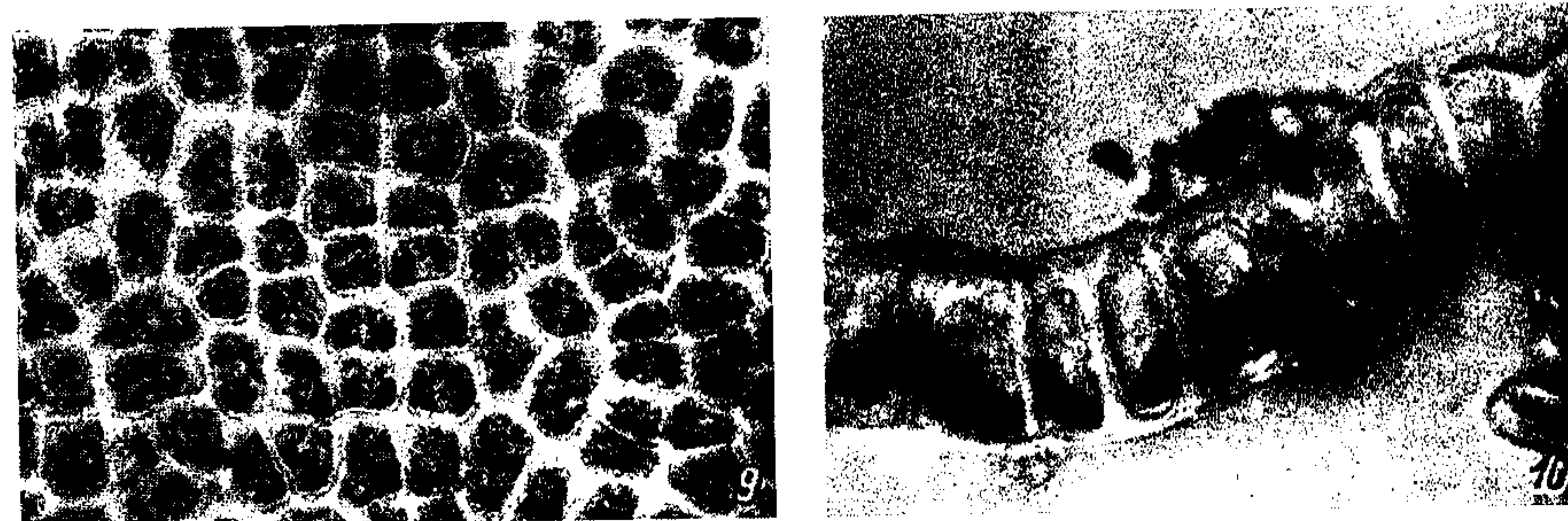
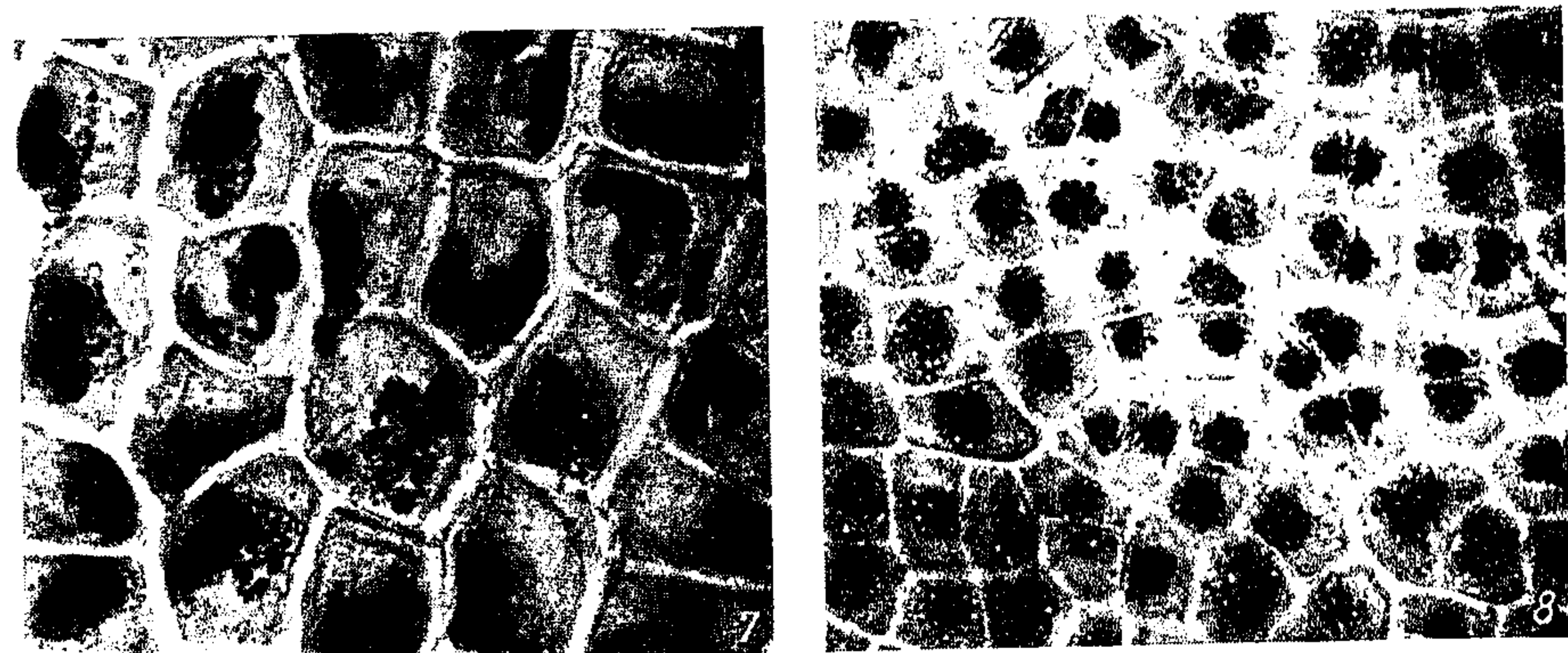
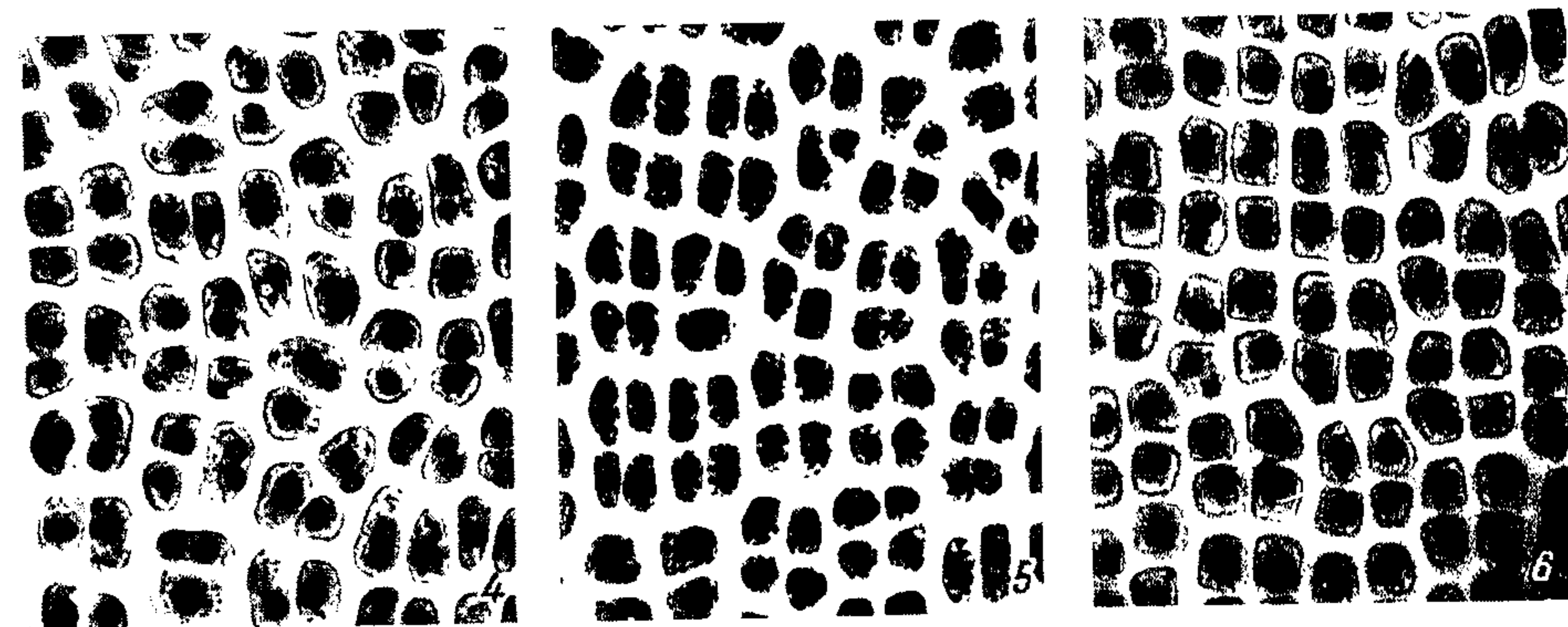


ТАБЛИЦА XXXIX

*Enteromorpha jugoslavica*. Вид клеток с поверхности: 1 — в ризоидной части, 2 — непосредственно над ней, 3—5 — в средних частях основной оси. 6 — в ветвях. *Enteromorpha maotica*. 7—9 — вид клеток с поверхности: 7 — в основании слоевища, 8, 9 — в средней и верхней частях слоевища; 10 — поперечный срез в нижней части слоевища.

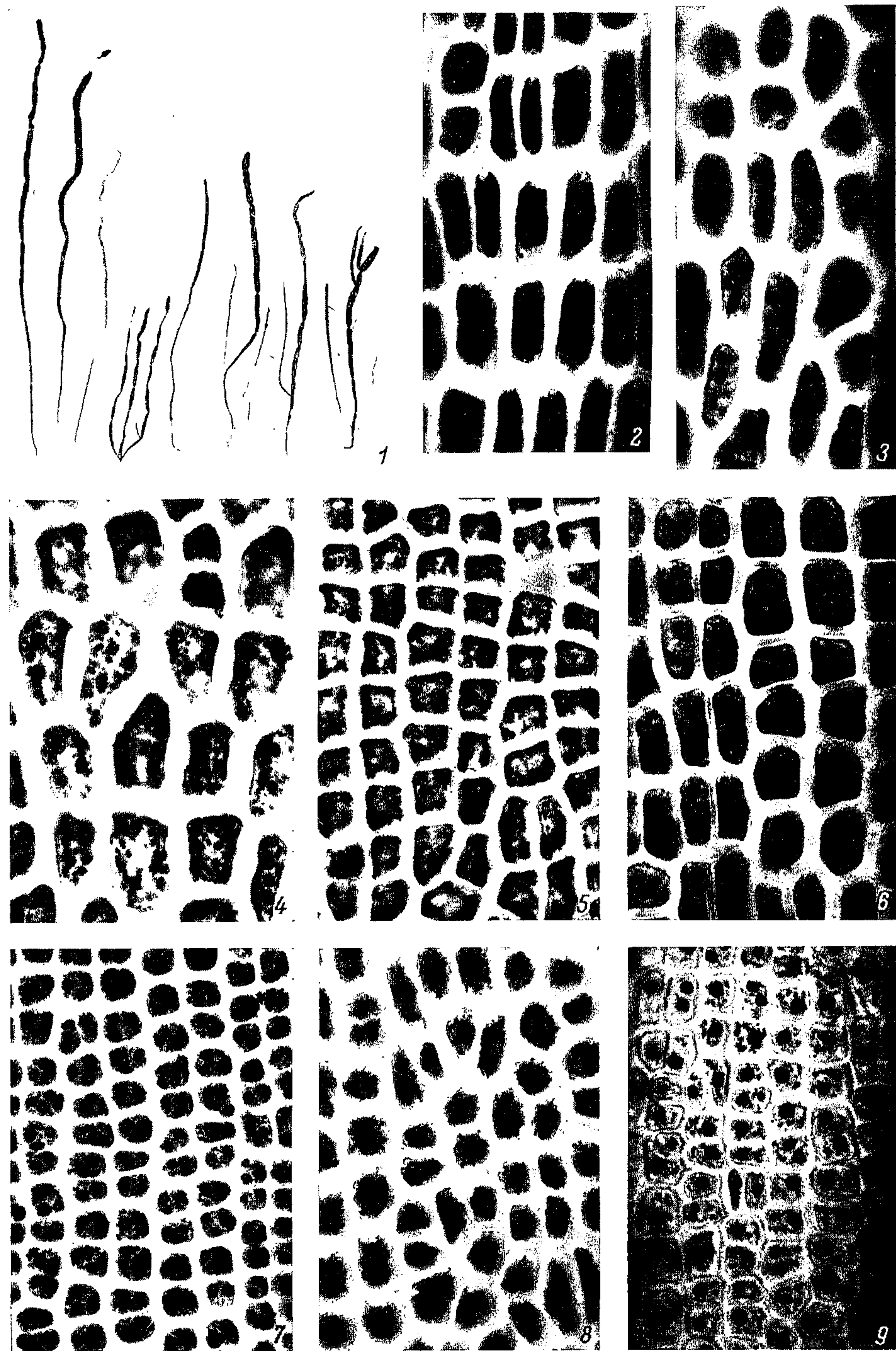


ТАБЛИЦА XL

*Enteromorpha flexuosa*. 1 — внешний вид растений из Черного моря; 2—9 — вид клеток с поверхности: 2—4 — в ризоидной части, 5, 6 — в нижней части слоевища, 7, 8 — в средней части слоевища, 9 — в веточке.

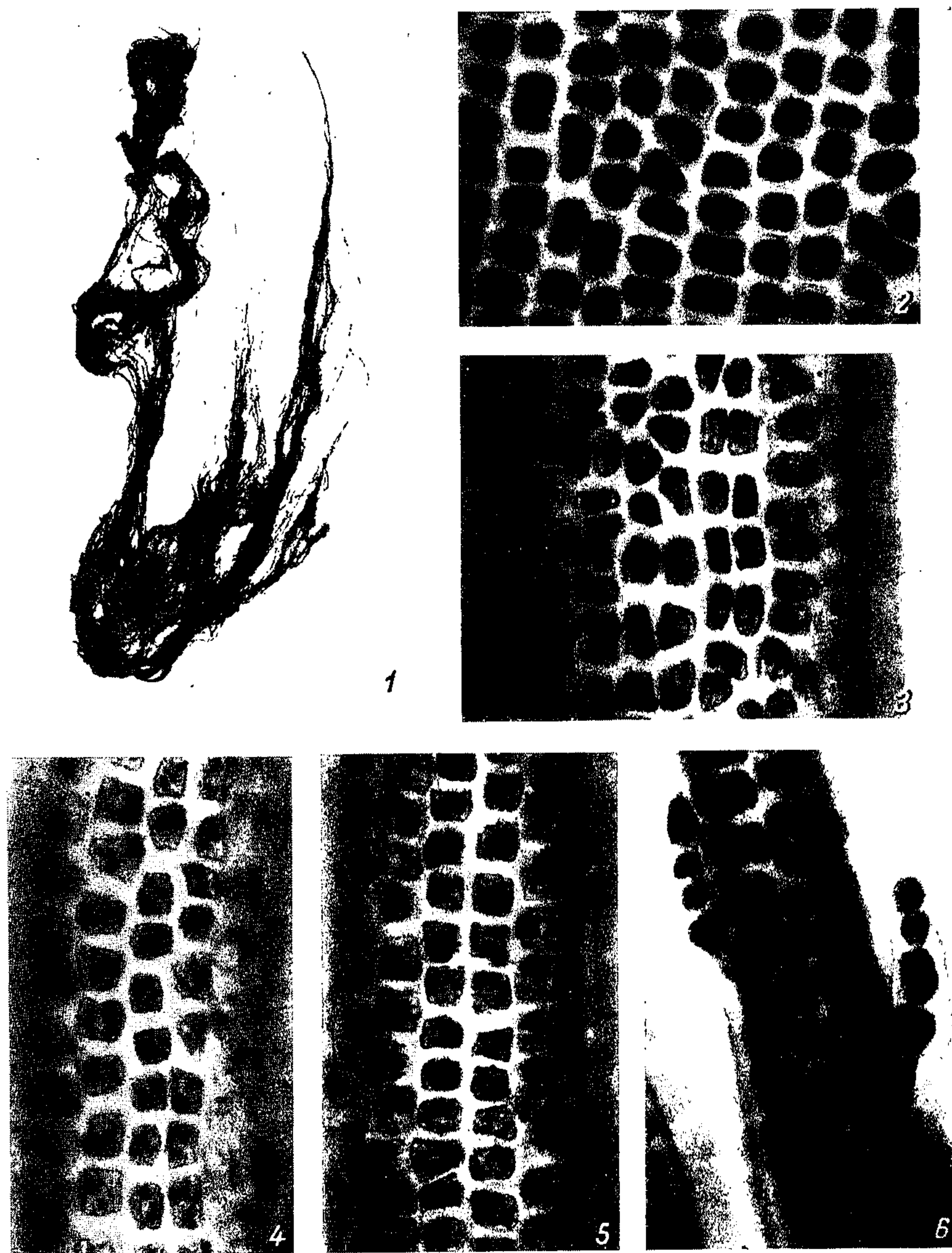


ТАБЛИЦА XLI

*Enteromorpha pilifera*. 1 — внешний вид растений; 2—6 — вид клеток с поверхности в широких и узких частях слоевища.

## ЛИТЕРАТУРА

- Барашков Г. К. 1963. Химия водорослей. М.
- Брейтфус Л. Л. 1903. Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. Отчет по ее деятельности за 1902 г. Часть I. СПб.
- Виноградова К. Л. 1961. Новые для Мурмана виды водорослей. Ботан. матер. Отд. споровых раст. Ботан. инст. АН СССР, 14.
- Виноградова К. Л. 1966. Представители рода *Enteromorpha* из Новороссийской бухты и окрестностей. Новости сист. низш. раст. М.—Л.
- Виноградова К. Л. 1967а. Род *Ulva* в морях Советского Союза. Новости сист. низш. раст. М.—Л.
- Виноградова К. Л. 1967б. К систематике мурманских представителей рода *Monostroma* (Ulvales). Новости сист. низш. раст. М.—Л.
- Виноградова К. Л. 1968. К систематическому положению *Enteromorpha groenlandica* (J. Ag.) Setch. et Gardn. Новости сист. низш. раст. М.—Л.
- Виноградова К. Л. 1969. К систематике порядка Ulvales (Chlorophyta). Ботан. журн., 54, 9.
- Возжинская В. Б. 1964. Макрофиты морских побережий Сахалина. Тр. Инст. океанол., 69.
- Волков Л. И. 1927. Материалы к познанию флоры Азовского моря (предварительное сообщение). Сб. в честь проф. Книповича Н. М. 1885—1925.
- Волков Л. И. 1940. Материалы к флоре Азовского моря. Тр. Ростовск. обл. биол. общ., 4.
- Воронихин Н. Н. 1908. Зеленые водоросли (Chlorophyceae) Черного моря. Тр. СПб об-ва естествоисп., 37, 3.
- Гоби Хр. 1878. Флора водорослей Белого моря и прилежащих к нему частей Северного Ледовитого океана. СПб.
- Гоби Хр. 1879. Отчет об альгологических изысканиях, произведенных летом 1877 г. в Финском заливе. Тр. СПб. об-ва естествоисп., 10.
- Дерюгин К. М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Исследования морей СССР, 7—8.
- Зинова А. Д. 1954. Материалы к флоре водорослей Белого моря. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. 2, 9.
- Зинова А. Д. 1957. Морские водоросли восточной части Советского сектора Арктики. Тр. Инст. океанол., 23.
- Зинова А. Д. 1959. Список морских водорослей Южного Сахалина и южных островов Курильской гряды. Исследования дальневосточных морей СССР, 6.
- Зинова А. Д. 1961. Водоросли Мезенского залива (Белое море). Ботан. матер. Отд. споровых раст. Ботан. инст. АН СССР, 14.
- Зинова А. Д. 1962. К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана. Комиссия по рыбохозяйств. иссл. западной части Тихого океана. Тез. конфер. по совместным иссл. фауны и флоры. Л.
- Зинова А. Д. 1967. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.—Л.
- Зинова А. Д. и Забержинская Э. Б. 1966. Новые и интересные водоросли Каспийского моря. Новости сист. низш. раст. М.—Л.
- Зинова Е. С. 1912. Водоросли Мурмана. Ч. 1. Введение. Зеленые и красные водоросли. Тр. СПб. об-ва естествоисп., 43, 3.
- Зинова Е. С. 1921. Предварительная заметка о водорослях Белого моря. Изв. Главн. ботан. сада СССР, 20.
- Зинова Е. С. 1925. Водоросли Карского моря. Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 55, 3.
- Зинова Е. С. 1927. Новые для Мурмана водоросли. Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 56, 3.
- Зинова Е. С. 1928а. Водоросли Белого моря. Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 58, 3.
- Зинова Е. С. 1928б. Зеленые водоросли Японского моря. Изв. Тихоокеанск. научно-промысл. ст., 2, 2.
- Зинова Е. С. 1929. Водоросли Новой Земли. Исследования морей СССР, 10.
- Зинова Е. С. 1930. Водоросли Охотского моря с побережий Большого Шантарского острова. Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 60, 3.
- Зинова Е. С. 1933. Водоросли Камчатки. Исследования морей СССР, 17.
- Зинова Е. С. 1935. Водоросли Черного моря окрестностей Новороссийской бухты и их использование. Тр. Севаст. биол. ст., 4.
- Зинова Е. С. 1940. Морские водоросли Командорских островов. Тр. Тихоокеанск. комитета, 5.
- Зинова Е. С. 1943. Заметка о статье Л. И. Волкова «Материалы к флоре Азовского моря». Сов. ботаника, 1.
- Зинова Е. С. 1952. Высшие водоросли Чукотского моря и Берингова пролива. Крайний Северо-Восток СССР, т. II. Фауна и флора Чукотского моря. М.
- Зинова Е. С. 1954а. Морские водоросли юго-восточной Камчатки. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. 2, 9.
- Зинова Е. С. 1954б. Водоросли Татарского пролива. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. 2, 9.
- Зинова Е. С. 1954в. Водоросли Охотского моря. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. 2, 9.
- Калугина А. А. 1958. Состав и распределение водорослей у берегов Соловецкого архипелага. Бот. журн., 43, 2.
- Калугина А. А. 1959. Новые водоросли для Белого моря. II. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. 2, 12.
- Калугина А. А. 1964. Донная растительность Черного моря у берегов Северного Кавказа. В кн.: Запасы морских растений и их использование. М.
- Кардакова Е. А. 1938. Водорослевая растительность Командорских островов. Изв. Тихоокеанск. научн.-исслед. инст. рыбн. хоз. и океаногр., 14.
- Кусакин О. Г. 1958. Литораль южных Курильских островов и ее фауна и флора. Канд. дисс. ЗИН АН СССР, Л.
- Мейер Е. И. 1961. О филогении зеленых водорослей (Chlorophycophyta). Ботан. журн., 46, 8.
- Морозова-Водяницкая Н. В. 1930. Материалы к санитарно-биологическому анализу морских вод. Работы Новоросс. биол. ст., 4.
- Морозова-Водяницкая Н. В. 1936. Опыт количественного учета донной растительности в Черном море. Тр. Севаст. биол. ст., 5.
- Погребняк И. И. 1952а. Фитобентос и кормовые ресурсы Шаболатского лимана. Матер. по гидробиологии и рыболовству лиманов северо-западного Причерноморья, Одесса.
- Погребняк И. И. 1952б. Фитобентос и кормовые ресурсы Тузловской группы лиманов Измаильской области. Матер. по гидробиологии и рыболовству лиманов северо-западного Причерноморья, Одесса.
- Постельс А. и Рупрехт Ф. 1840. Изображения и описания морских растений, собранных в Северном Тихом океане у берегов Российских владений в Азии и Америке. СПб.
- Прошкина-Лавренко А. И. 1938. Гидробиологическое районирование Сиваша на основании изучения его альгофлоры. Тр. Сивашск. конфер. АН УССР, Киев.
- Прошкина-Лавренко А. И. 1945. Новые роды и виды водорослей из соленых водоемов СССР. I. Ботан. матер. Отд. споровых раст. Ботан. инст. АН СССР, 5, 10—12.
- Седова Т. В. 1966. Пиреноид, его строение и функции. Ботан. журн., 51, 9.
- Agardh C. A. 1817. Synopsis algarum scandinaviae. Lundae.
- Agardh C. A. 1822. Species algarum. 1, 2. Lundae.
- Agardh C. A. 1828—1835. Icones algarum europaeorum. Leipzig.
- Agardh J. G. 1842. Algae maris Mediterranei et Adriatici. Parisiis.
- Agardh J. G. 1883. Till algerne systematic. VI. Lunds univ. Årsskr., 19.
- Ahlner K. 1877. Bidrag till kännedomen om de svenska formerna af algslägtet Enteromorpha. Stockholm.
- Andersson A. and Lund A. 1948. Enteromorpha intestinalis i sötvatten. Bot. notiser, 1.
- Andersson M. 1942. Einige ernährungsphysiologische Versuche mit Ulva und Enteromorpha. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh., 12.
- Andersson M. 1943. Zur Kenntnis der Stickstoffquellen von Ulva und Enteromorpha. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh., 13.
- Arasaki S. and Shihira I. 1959. Variability of morphological structure and mode of reproduction in Enteromorpha linza. Japan. J. Bot., 17, 1.

- A r d r é F. 1967. Une ulve à thalle remarquable des côtes du Portugal. Rev. algol., 8, 4.
- A r e s c h o u g J. E. 1846. Fucaceae et Ulvaceae. In: F r i e s E. Summa vegetabilium Scandinaviae. Upsaliae.
- A r e s c h o u g J. E. 1850. Phycearum, quae in maribus scandinaviae crescunt, enumeratio. Sectio posterior, Ulvaceas continens. Nova acta Regiae soc. scient. upsaliensis, 14.
- B a u d r i m o n t R. 1961. Influence de divers milieux de culture sur le développement de quelques Ulvacées. Le Botaniste, 44.
- B a u d r i m o n t R. 1964. A propos de la période de latence de germination des zoospores de quelques Ulvacées. Compt. rend. IV Congr. intern. Algues marines Biarritz sept. 1961.
- B l a c k m a n F. and T a n s l e y A. 1902. A revision of the classification of the green algae. New Phytologist, 1.
- B l i d i n g C. 1933. Über Sexualität und Entwicklung bei der Gattung Enteromorpha. Svensk bot. tidskr., 27.
- B l i d i n g C. 1935. Sexualität und Entwicklung bei einigen marinen Chlorophyceen. Svensk bot. tidskr., 29.
- B l i d i n g C. 1938. Studien über Entwicklung und Systematik in der Gattung Enteromorpha. I. Bot. notiser.
- B l i d i n g C. 1939. Studien über Entwicklung und Systematik in der Gattung Enteromorpha. II. Bot. notiser, 1.
- B l i d i n g C. 1944. Zur Systematik der schwedischen Enteromorphen. Bot. notiser, 3.
- B l i d i n g C. 1948. Über Enteromorpha intestinalis und compressa. Bot. notiser, 2.
- B l i d i n g C. 1955. Enteromorpha intermedia. A new species from the coasts of Sweden, England and Wales. Bot. notiser, 108, 2.
- B l i d i n g C. 1960. A preliminary report on some new Mediterranean green algae. Bot. notiser, 113, 2.
- B l i d i n g C. 1963. A critical survey of european taxa in Ulvales. Part. I. Capsosiphon, Percursaria, Blidingia, Enteromorpha. Opera bot., 8, 3.
- B l i d i n g C. 1968. A critical survey of european taxa in Ulvales. II. Ulva, Ulvaria, Monostroma, Kornmannia. Bot. notiser, 121, 4.
- B o r n e t E. et F l a h a u l t J. 1888. Note sur deux nouveaux genres d'algues perforantes. J. Bot. (Paris), 2, 10.
- B o r y de S a i n t V i n c e n t J. 1823. Conferva. In: Dictionnaire classique d'histoire naturelle, IV. Paris.
- B o r y de S a i n t V i n c e n t J. 1828. Percursaria. In: Dictionnaire classique d'histoire naturelle, 13. Paris.
- B o u r r e l l y P. 1966. Les algues d'eau douce, I. Les algues vertes. Paris.
- B r o w n L. B. 1915. Experiments with marine algae in fresh water. Puget Sound Mar. Sta. Publ., 1, 6.
- B u r r o w E. M. 1959. Growth form and environment in Enteromorpha. J. Linn. Soc. London (Bot.), 55, 366.
- C a r t e r N. 1926. An investigation into the cytology and biology of the Ulvaceae. Ann. Bot., 40, 159.
- C a u r o R. 1958. Sur la reproduction et le développement de quatre Ulvacées du Maroc. Le Botaniste, ser. 42, 1—6.
- C e l a n M. et B a v a r u A. 1967. L'Enteromorpha linza (L.) J. Ag. du littoral roumain de la mer Noire. Rev. Roum. biol. (bot.), 12, 1.
- C h a d e f a u d M. 1951. Sur les Prasiolales, leur position systématique, leurs vacuoles et leur appareil plastidial. Bull. Soc. bot. France, 98, 4-6.
- C h a d e f a u d M. 1957. Sur l'Enteromorpha chadefaudii J. Feldmann. Rev. gén. bot., 64.
- C h a p m a n V. J. 1950. Seaweeds and their uses. London.
- C h a p m a n V. J. 1952. New entities in the Chlorophyceae of New Zealand. Trans. Roy. Soc. Zew Zealand, 80, 1.
- C h a p m a n V. J. 1954. The classification of the Ulvales and Siphonocladales. VIII Congrès intern. bot., Paris, 1954, sect. 17.
- C h a p m a n V. J. 1956. The marine algae of New Zealand. J. Linn. Soc. London, 55, 360.
- C h a p m a n V. J. 1964. The Chlorophyta. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 2.
- C h i c h a r a M. 1967. Developmental morphology and systematics of Capsosiphon fulvescens as found in Izu, Japan. Bull. Natl. Sci. Mus. (Tokyo), 10, 2.
- C o l l i n s F. S. 1909. The green algae of North America. Tufts Coll. Stud., 2, 3.
- C o l l i n s F. S. 1913. The marine algae of Vancouver Island. Bull. Vict. Mem. Mus., 1.
- C o m p s B. 1960. A propos de phénomènes nucléaires de la reproduction chez Enteromorpha linza (L.). J. Ag. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 251, 19.
- C r o n s h a w J., M y e r s A. and P r e s t o n R. 1958. A chemical and physical investigation of the cell walls of some marine algae. Biochim. et biophys. acta, 27, 1.

- D a n g e a r d P. 1952. Le vacuome des algues et sa transmission par les zoospores. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 194.
- D a n g e a r d P. 1955. Sur deux exemples de multiplication végétative chez les Enteromorphes. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 241.
- D a n g e a r d P. 1957. Faculté de régénération et multiplication végétative chez les Enteromorphes. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 244, 20.
- D a n g e a r d P. 1958. Observations sur quelques Ulvacées du Maroc. Le Botaniste, 42, 1—6.
- D a n g e a r d P. 1959a. Observations sur une Enteromorphe des prés salés de la Gironde et sur la propriété de donner des proliférations. Centre Natl. Rech. Sc. Colloq. Int., 81.
- D a n g e a r d P. 1959b. Sur le développement de deux Enteromorphes du Maroc. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 249, 17.
- D a n g e a r d P. 1962. Étude sur quelques Entéromorphes. Le Botaniste, 45, 1—6.
- D a n g e a r d P. 1964. Observations écologiques et systématiques sur quelques Ulvacées de la côte basque française. Compt. rend. IV Congr. intern. Algues marines, Biarritz sept. 1961.
- D a n g e a r d P. 1965. Sur l'heterogamie chez les Ulva et sur l'évolution des chromatophores dans le zygote. Le Botaniste, 48, 1—6.
- D a n g e a r d P. et P a r r i a u d H. 1960. Sur une Entéromorphe nouvelle (E. hendayensis nov. sp.) à développement du type tubulosa. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 250, 18.
- D a n g e a r d P. et P a r r i a u d H. 1961. Sur la présence en France de l'Enteromorpha kylinii Bliding et sur les caractères de son développement. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 252, 20.
- D e l f E. M. 1912. The attaching discs of the Ulvaceae. Ann. Bot., 26, 102.
- D u b e M. A. 1967. On the life history of Monostroma fuscum (P. et R.) Wittrock. J. Phycol., 3.
- F a r l o w W. J. 1881. Marine alga of New England. Washington.
- F e l d m a n n J. 1954. Inventaire de la flore marine de Roscoff. Trav. stat. biol., Roscoff. Suppl. 6.
- F l o r a Danica. 1766—1877. Hafniae.
- F o s l i e M. 1890. Contribution to knowledge of the marine algae of Norway. I. East Finmarken. Tromsø Mus. Aarsh., 13.
- F o t t B. 1959. Algenkunde. Jena.
- F ö y n B. 1934. Lebenszyklus und Sexualität der Chlorophyceae Ulva lactuca L. Arch. Protistenkunde, 83.
- F ö y n B. 1955. Specific differences between Northern and Southern european populations of the green alga Ulva lactuca L. Pubbl. Staz. zool. Napoli, 27.
- F ö y n B. 1958. Über die Sexualität und den Generationwechsel von Ulva mutabilis (N. S.) Arch. Protistenkunde, 102, 3/4.
- F ö y n B. 1959. Geschlechtskontrollierte Vererbung bei der marinen Grünalge Ulva mutabilis. Arch. Protistenkunde, 104, 2.
- F ö y n B. 1960. Sex-linked inheritance in Ulva. Biol. Bull., 118, 3.
- F ö y n B. 1962. Diploid gametes in Ulva. Nature, 193, 4812.
- F r i t s c h F. 1956. The structure and reproduction of the algae. Vol. 1. Cambridge.
- G a y r a l P. 1960. Une Ulva nouvelle, Ulva elegans: description et observations biologiques. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 251, 5.
- G a y r a l P. 1961. Sur la reproduction de Monostroma obscurum (Kütz.). J. Ag. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 252, 11.
- G a y r a l P. 1962a. Sur l'existence de gamétophytes chez Ulva olivascens P. Dang. du détroit de Gibraltar. Description du développement de cette espèce. Le Botaniste, 45, 1—6.
- G a y r a l P. 1962b. Reproduction et développement de Monostroma obscurum (Kütz.). J. Ag. Bull. Soc. bot. France, 109, 3—5.
- G a y r a l P. 1964. Sur le demembrement de l'actuel genre Monostroma Thuret (Chlorophycées, Ulotrichales s. l.). Compt. rend. Acad. sci., Paris, 258, 7.
- G a y r a l P. 1965. Monostroma Thuret, Ulvaria Rupr. emend. Gayral, Ulvopsis Gayral (Chlorophycées, Ulotrichales): structure, reproduction, cycles, position systématique. Rev. gen. bot., 72.
- G a y r a l P. 1966. Les algues des côtes française (Manche et atlantique). Paris.
- G a y r a l P. 1967. Mise au point sur les Ulvacées (Chlorophycées), particulièrement sur les résultats de leur étude en laboratoire. Le Botaniste, 50.
- G a y r a l P., D a n g e a r d P. et C a u r o R. 1958. Observations sur le développement d'une Ulva et d'une Enteromorpha de la côte atlantique du Maroc. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 247, 4.
- G a y r a l P. et M a z a n c o u r t J., de. 1959. Une Ulvacée nouvelle recoltée en estuaire: Ulva dangeardii nov. sp. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 248, 9.
- G r e v i l l e R. 1830. Algae Britannicae. Edinburgh.
- H a m e l R. 1931. Chlorophycées des côtes françaises. Rev. algol., 6, 1.

- H a n k s R. W. 1966. Observations on «milky water» in Chesapeake Bay. Chesapeake Sci., 3.
- H a u c k F. 1885. Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs. Leipzig.
- H a x o F. and C l e n d e n n i n g K. 1953. Photosynthesis and phototaxis in *Ulva lactuca* gametes. Biol. Bull., 105, 1.
- H ä y r e n E. 1930. Einige Algenfunde an den Meeresküsten Estlands. Mem. Soc. Fauna Fl. Fenn., 6.
- H o e k C., van den. 1966. Taxonomic criteria in four chlorophycean genera. Nova Hedwigia, 10, 3+4.
- H o e k C., van den, and D o n z e M. 1966. A contribution to the knowledge of *Ulva rhacodes*. Nova Hedwigia, 10, 3+4.
- H ü l s b r u c h W. 1937. Der Thallusbau von *Enteromorpha percursa* Ag. (= *Diplonema percursum* Kjellman). Planta, 27.
- H y l m ö D. E. 1916. Studien über die marinen Grünalgen der Gegend von Malmö. Arkiv bot., 14, 15.
- J a c o b i G. 1959. Salinitätswirkung des Seewassers auf die Enzymaktivität von *Ulva lactuca*. Kieler Meeresforsch. 15, 2.
- J ó n s s o n H. 1904. (1911). The marine algae of East Greenland. Medd. Grønland, 30.
- J ó n s s o n S. 1963. Sur quelques variations du cycle de développement dans la famille des Acrosiphoniacées. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 256, 24.
- J ó n s s o n S. 1968. Sur le cycle ontogénique et chromosomique du *Monostroma grevillei* (Thur.) Wittr. de Roscoff. Compt. rend. Acad. sci., Paris, 267.
- K j e l l m a n F. R. 1877a. Om spetsbergens marina klorofyllförande Thalophyter. II. Bih. Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl., 4, 6.
- K j e l l m a n F. R. 1877b. Über die Algenvegetation des Murmanischen Meeres an der Westküste von Novaja Semlja und Wajgatsch. Nova acta Regiae soc. scient. upsaliensis, ser. III.
- K j e l l m a n F. R. 1883. The algae of the Arctic sea. Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl., 20, 5.
- K j e l l m a n F. R. 1897. Marina Chlorophyceer fran Japan. Bih. Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 23, 3, 11.
- K l e e n E. 1874. Om Nordlandens högre hafsalger. Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Forh., 9.
- K o r n m a n n P. 1956. Zur Morphologie und Entwicklung von *Percursaria percursa*. Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch., 5.
- K o r s m a n n P. 1962a. Zur Entwicklung von *Monostroma grevillei* und zur systematischen Stellung von *Gomontia polyrhiza*. Vortr. Gesamtgeb. Bot., N. F., 1.
- K o r n m a n n P. 1962b. Die Entwicklung von *Monostroma grevillei*. Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch., 8, 2.
- K o r n m a n n P. 1963. Die Ulotrichales, new geordnet auf der Grundlage entwicklungs-geschichtlicher Befunde. Phycologia, 3, 2.
- K o r n m a n n P. 1964. Über *Monostroma bullosum* (Roth) Thuret und *M. oxyspermum* (Kütz.) Doty. Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch., 11, 1.
- K o r n m a n n P. 1965. Ontogenie und Lebenszyklus der Ulotrichales in phylogenetischer Sicht. Phycologia, 4, 3.
- K o r n m a n n P. and S a h l i n g P.-H. 1962. Zur Taxonomie und Entwicklung der *Monostroma* arten von Helgoland. Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch., 8, 3.
- K u n i e d a H. 1934. On the life history of *Monostroma*. Proc. Imp. Acad. Tokyo, 10.
- K ü t z i n g F. T. 1843. Phycologia generalis. Leipzig.
- K ü t z i n g F. T. 1849. Species algarum. Lipsiae.
- K ü t z i n g F. T. 1845—1871. Tabulae phycologicae. Nordhausen.
- K y l i n A. 1943. The influence of trace elements on the growth of *Ulva lactuca*. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh., 13, 19.
- K y l i n H. 1931. Über Heterogamie bei *Enteromorpha intestinalis*. Ber. Deutsch. bot. Ges., 48, 10.
- K y l i n H. 1942. Über den Einfluss von Glucose, Ascorbinsäure und Heteroauxin auf die Keimlinge von *Ulva* und *Enteromorpha*. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh., 12, 12.
- K y l i n H. 1946. Über chemischen Aufbau der Zellwände bei *Ulva* und *Enteromorpha*. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh., 16, 12.
- K y l i n H. 1947a. Über die Fortpflanzungsverhältnisse in der Ordnung Ulvales. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh., 17, 17.
- K y l i n H. 1947b. Über die Lebensdauer der Zygoten von *Ulva lactuca*. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh., 17, 16.
- K y l i n H. 1949. Die Chlorophyceen der Schwedischen Westküste. Lunds univ. Årsskr. Avd. 2, 45, 4.
- L a k o w i t z K. 1929. Die Algenflora der gesamten Ostsee. Danzig.
- L a m o u r o u x J. 1813. Essai sur les genres de la famille des Thalassiphytes non articulées. Ann. Mus. Hist. Nat. (Paris), 20.
- L e v r i n g T. 1937. Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. Lunds univ. Årsskr. Avd. 2, 33, 8.
- L e v r i n g T. 1940. Studien über die Algenvegetation von Blekinge, Südschweden. Lund.
- L e v r i n g T. 1955. Some remarks on the structure of the gametes and the reproduction of *Ulva lactuca*. Bot. notiser, 108 1.
- L i n k H. 1820. Epistola de algis aquaticis in genera disposendis. In: Nees ab Esenbeck C. Horae physical berolinenses. Bonnae.
- L i n n a e u s C. 1753. Species plantarum. Holmiae.
- L u n d S. 1959. The marine algae of east Greenland. I. Medd. Grønland, 156, 1.
- L y n g b y e H. 1819. Tentamen Hydrophytologiae Danicae. Hafniae.
- M o e w u s F. 1938. Die Sexualität und der Generationswechsel der Ulvaceen und Untersuchungen über die Partenogenese der Gameten. Arch. Protistenkunde, 91.
- M o e w u s F. 1949. Zur Genetik und Physiologie der Kern und Zellteilung. III. Über die Erbllichkeit der Partenogenese bei *Enteromorpha compressa*. Biol. Zentralbl., 68, 5/6.
- M ü l l e r - S t ö l l W. R. 1952. Über Regeneration und Polarität bei *Enteromorpha*. Flora, 139, 1.
- (M i t a K.) M i t a K. 1960a. Химическое исследование зеленых морских водорослей. I. Сезонные изменения состава *Enteromorpha compressa* и *Ulva pertusa*. Bull. Japan. Soc. Scient. Fish., 26, 10.
- (M i t a K.) M i t a K. 1960b. Химическое исследование зеленых морских водорослей. II. Биохимическое исследование возможности сохранения некоторых веществ при фиксации *Enteromorpha compressa* и *Ulva pertusa*. Bull. Japan. Soc. Scient. Fish., 26, 10.
- N a g a i M. 1940. Marine algae of the Kurile Islands. I. J. Fac. Agric. Hokkaido Univ., 46, 1.
- N e w t o n L. 1931. A handbook of the British seaweeds. London.
- N i e n h u i s P. H. 1967. *Capsosiphon fulvescens* (C. Ag.) Setch. et Gardn. in Zuitwest-Nederland. Gorteria, 3, 10.
- N i i z e k i Sh. 1957. Cytological study of swarmer formation in *Enteromorpha linza*. Natur. Sci. Rep. Ochanomizu Univ., 8, 1.
- N o d a M. 1962. On the *Monostroma* growing on the coast of Sado Island in Japan Sea. J. Fac. Sci. Niigata Univ. Ser., II, 4, 2.
- N y l a n d e r W. et S a e l a n Th. 1859. Herbarium musei Fennici. Helsingfors.
- O l t m a n n s F. 1922. Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I. Jena.
- P a p e n f u s s G. 1951. Problems in the classification of the marine algae. Svensk bot. tidskr., 45, 1.
- P a p e n f u s s G. 1960. On the genera of the Ulvales and the status of the order. J. Linn. Soc. London (Bot.), 56, 367.
- P r i n t z H. 1927. Chlorophyceae nebst Conjugatae, Heterokontae und Charophyta. In: Engler u. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 3.
- P r o v a s o l i L. 1958. Effect of plant hormones on *Ulva*. Biol. Bull., 114, 3.
- R a m a n a t h a n K. 1939. The morphology, cytology and alternation of generations in *Enteromorpha compressa* (L.) Grev. var. *ligulata* (J. Ag.) Hauck. Ann. Bot., 3, 10.
- R a m a n a t h a n K. 1964. Ulotrichales. New Delhi.
- R e i n b o l d Th. 1893. Revision von Jürgens Algae aquaticaе. I. Die Algen des Meeres und des Brackwassers. Nuova Notarisa, ser. 4, 1.
- R o s e n v i n g e L. K. 1893. Grønlands Havalger. Medd. Grønland, 3.
- R o s e n v i n g e L. K. 1932. Note sur *Monostroma obscurum* (Kütz.) J. Ag. Rev. algol., 6, 3—4.
- R o t h A. G. 1800, 1806. Catalecta botanica. Lipsiae.
- R u p r e c h t F. J. 1850. Algae Ochotenses. St.-Petersburg.
- S c a g e l R. F. 1957. An annotated list of the marine algae of British Columbia and Northern Washington. Bull. Natl. Mus. Canada, 150.
- S c a g e l R. F. 1966. Marine algae of British Columbia and Northern Washington, part I: Chlorophyceae (green algae). Bull. Natl. Mus. Canada, 207, biol. ser., 74.
- S c h i l l e r J. 1907. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gattung *Ulva*. Sitzungsber. Akad. Wiss. (Wien), Abt. I.
- S c h i l l e r J. 1909. Über Algentransport und Migrationformationen in Meere. Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr., II.
- S e g i T. 1956. On the development of *Monostroma* in the sea. Rep. Fac. Fish. Pref. Univ. Mie, 2, 2.
- S e g i T. and G o t o W. 1956. On *Monostroma* and its culture. I. The species, configuration and life history of *Monostroma*. Bull. Japan. Soc. Phycol. (?), 4, 2.
- S e t c h e l l W. and G a r d n e r N. 1920. The marine algae of the Pacific coast of North America. Part II. Chlorophyceae. Univ. Calif. Publ. Bot., 8, 2.
- S h i h i r a I. 1958. The characteristics of the thallus of *Monostroma*. J. Japan. Bot. 33, 12.

- Silva P. C. 1952. A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method. Univ. Calif. Publ. Bot., 25, 4.
- Silva P. C. 1962. Classification of algae. In: Physiology and biochemistry of algae. N. Y.
- Sjostedt L. G. 1939, 1940. Enteromorphastudien. I. II. Svensk bot. tidskr., 33, 34.
- Skuja H. 1924. Mersraga-Ragaciema piekrastes algas. Acta horti bot. Univ. Latvian-  
sis, 10.
- Smith G. 1933. The freshwater algae of the United States. N. Y.
- Smith G. 1938. Cryptogamic botany, I. Algae and Fungi. N. Y.
- Sommerfelt S. C. 1826. Supplementum Florae Lapponicae. Kristiania.
- Sunesson S. 1942. Über wachstumsfördernde Wirkung von Algenextrakten auf Ulva und Enteromorpha. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh., 12, 16.
- Sunesson S. 1943. Weitere Untersuchungen über wachstumsfördernde Wirkung von Algenextrakten auf Ulva lactuca. Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh., 13, 20.
- Sunesson S. 1945. Note on a retarded germination of asexual swimmers in Enteromorpha linza. Bot. notiser, 4.
- Sunesson S. 1947. Notes on the life history of Monostroma. Svensk bot. tidskr., 41, 2.
- Tatewaki M. 1963. The life history of Monostroma fuscum var. splendens. Bot. Mag. (Tokyo), 76, 904.
- Tatewaki M. 1969. Culture studies on the life history of some species of the genus Monostroma. Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ., 6, 1.
- Taylor W. R. 1937, 1957. Marine algae of the northeastern coast of North America. Ann. Arbor.
- Thiaden A. and Zenthen E. 1967. Meiosis and sporulation induced in sporophytes of Ulva mutabilis («Slender») with synchronous mitosis. Planta, 72.
- Thuret G. 1854. Note sur la synonymie des Ulva lactuca et latissima L., suivie de quelques remarques sur la tribu des Ulvacées. Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg, 2.
- Thuret G. et Bornet E. 1878. Etudes phycologiques. Paris.
- Tilden J. 1894—1909. American algae (exsicc.). Centuries 1—7.
- Tocher R. D. and Craigie J. S. 1966. Enzymes of marine algae. II. Isolation and identification of 3-hydroxytyramine as the phenolase substrate in Monostroma fuscum. Canad. J. Bot., 44, 5.
- Tokida J. 1934. The marine algae from Robben Island, Saghalien. Bull. School Fish. Hokkaido Imp. Univ., 4.
- Tokida J. 1942. Phycological observations. V. Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc., 13, 2.
- Tokida J. 1954. The marine algae of Southern Saghalien. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 2, 1.
- Waern G. 1952. Rocky-shore algae in the Öregrund Archipelago. Uppsala.
- West G. 1904. A Treatise on the British freshwater algae. Cambridge.
- West G. 1916. Algae. I. Cambridge.
- Wille N. 1890. Conjugatae und Chlorophyceae. In: Engler und Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 1. Aufl., 1, 2.
- Wille N. 1909. Conjugatae und Chlorophyceae. In: Engler und Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Nachtrage zum Teil, 1, 2.
- Wittrock V. 1866. Försök till en Monographi öfver Algslägtet Monostroma. Stockholm.
- Wulfen X. 1803. Cryptogamia aquatica. Lipsiae.
- Yabu H. and Tokida J. 1960. Nuclear and cell divisions in zoospore formation of Ulva pertusa Kjellm. Bot. Mag. (Tokyo), 73, 863.
- Yamada Y. and Kanda T. 1941. On the culture experiment of Monostroma zostericola and Enteromorpha nana var. minima. Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ., 2, 2.
- Yamada Y. and Saito F. 1938. On some culture experiments with the swimmers of certain species belonging to the Ulvaceae. Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ., 2, 1.
- Yamada Y. and Tatewaki M. 1959. Life history of Monostroma. Proc. IX Int. Bot. Congr., 2.
- Yamada Y. and Tatewaki M. 1965. New findings on the life history of Monostroma zostericola Tilden. Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ., 5, 2.
- Yendo K. 1917. Notes on algae new to Japan. VII. Bot. Mag. (Tokyo), 31, 367.
- Yoshida K. 1964. On the development of the sporeling of Monostroma pulchrum. Bull. Jap. Soc. Phycol., 12.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ  
К СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ЧАСТИ

- ahlneriana Blid. (Enteromorpha) 100
- angicava auct. (Monostroma) 43, 44
- angicava Kjellm. (Monostroma) 40
- arctica (Wittr.) Rosenv. (Monostroma grevillei f.) 40
- arcticum Wittr. (Monostroma) 40
- areolatum S. et G. (Monostroma) 47
- asiatica Vinogr. (Enteromorpha clathrata subsp.) 104
- attenuata Ahln. (Enteromorpha intestinalis f.) 83
- attenuata auct. (Enteromorpha intestinalis f.) 90, 94
- aureola (Ag.) Kütz. (Enteromorpha) 59
- aureola Ag. (Ulva) 59
- aureolum (Ag.) Gobi (Capsosiphon) 59
- aureus Chapm. (Capsosiphon) 59
- balticum (Aresch.) Wittr. (Monostroma) 83
- Blidingia Kylin 49
- blyttii (Aresch.) Wittr. (Monostroma) 79
- blyttii (Aresch.) Blid. (Ulvaria obscura var.) 79
- blyttii Aresch. (Ulva) 79
- blyttii (Aresch.) Vinogr. (Ulvaria) 79
- blyttii auct. (Monostroma fuscum var.) 77
- bullosum (Roth) Thur. (Monostroma) 38
- caespitosa auct. (Enteromorpha compressa f.) 100
- capillacea auct. (Enteromorpha compressa f.) 94
- capillaris Kütz. (Enteromorpha intestinalis  $\alpha$ ) 111
- Capsosiphon Gobi 58
- Capsosiphonaceae Chapm. 58
- chadefaudii (J. Feldm.) Blid. (Blidingia) 53
- chadefaudii J. Feldm. (Enteromorpha) 53
- chadefaudii (J. Feldm.) Chadef. (Feldmannodora) 53
- clathrata Ag. (Ulva) 103
- clathrata auct. (Enteromorpha) 94, 100, 104
- clathrata (Enteromorpha clathrata subsp.) 103
- clathrata Roth (Conferva) 101, 103
- clathrata (Roth) Grev. (Enteromorpha) 101, 103
- compressa auct. (Enteromorpha) 87, 88, 90, 94, 104, 108
- cornucopiae auct. (Enteromorpha intestinalis f.) 86
- crassa Kjellm. (Ulva) 68
- crassidermum Tok. (Monostroma) 44
- crinita auct. (Enteromorpha) 94
- crinita auct. (Enteromorpha clathrata var.) 94
- crispa auct. (Enteromorpha intestinalis f.) 87
- crispata J. Ag. (Enteromorpha linza f.) 90
- crispata Kütz. (Phycoseris) 90
- crispatum auct. (Monostroma) 43
- crispatum Kjellm. (Monostroma) 79
- crispatus Lyngb. (Scytosiphon compressus  $\beta$ ) 94
- cylindracea auct. (Enteromorpha intestinalis f.) 88, 94, 104, 108
- cylindraceum Kjellm. (Monostroma) 40
- elliptica Volk. (Enteromorpha) 107
- elliptica Volk. (Enteromorpha intestinalis f.) 107
- Enteromorpha Link 80
- erecta auct. (Enteromorpha) 94, 100
- farlowii auct. (Monostroma undulatum f.) 57
- farlowii Foslie (Monostroma undulatum f.) 57
- farlowii (Foslie) Vinogr. (Protomonostroma undulatum f.) 57
- fascia auct. (Enteromorpha) 94
- fenestrata P. et R. (Ulva) 70
- flagelliformis auct. (Enteromorpha intestinalis var.) 87, 88
- flexuosa (Enteromorpha flexuosa subsp.) 108
- flexuosa Wulf. ex Roth (Conferva) 108
- flexuosa (Wulf. ex Roth) J. Ag. (Enteromorpha) 108
- flexuosa Wulf. (Ulva) 108
- fluviatilis auct. (Prasiola) 47
- fluvescens (Ag.) Printz (Enteromorpha) 59
- fulvescens (Ag.) S. et G. (Capsosiphon) 59
- fulvescens Ag. (Ulva) 59
- fulvescens auct. (Capsosiphon) 59
- fusca (P. et R.) Rupr. (Ulvaria) 77
- fusca P. et R. (Ulva) 77
- fuscum auct. (Monostroma) 77
- fuscum (P. et R.) Wittr. (Monostroma) 79

- Gayraliaceae Vinogr. 55  
*genuina* auct. (Enteromorpha intestinalis f.) 86, 94  
*glacialis* Kjellm. (Enteromorpha minima f.) 50  
*grevillei* auct. (Monostroma) 43  
*grevillei* (Monostroma grevillei subsp.) 39  
*grevillei* Thur. (Enteromorpha) 39, 40  
*grevillei* (Thur.) Gayral (Ulvoopsis) 40  
*grevillei* (Thur.) Wittr. (Monostroma) 39  
*groenlandica* (J. Ag.) S. et G. (Enteromorpha) 61  
*groenlandica* (J. Ag.) Vinogr. (Blidingia) 62  
*groenlandicum* auct. (Monostroma) 62  
*groenlandicum* J. Ag. (Monostroma) 60, 61  
*groenlandicus* (Capsosiphon groenlandicus f.) 61  
*groenlandicus* (J. Ag.) Vinogr. (Capsosiphon) 60
- intermedia* Blid. (Enteromorpha) 108  
*intestinalis* auct. (Enteromorpha) 86, 90, 94, 111  
*intestinalis* (Enteromorpha intestinalis f.) 83  
*intestinalis* (L.) Link (Enteromorpha) 80, 83  
*intestinalis* L. (Ulva) 83  
*intestiniformis* Rosenv. (Monostroma grevillei f.) 40
- japonicum Vinogr. (Monostroma grevillei subsp.) 43  
jugoslavica Blid. (Enteromorpha) 110
- Kornmannia Blid. 45
- lactuca* auct. (Ulva) 69, 70  
*lactuca* L. (Ulva) 65, 68  
*lanceolata* auct. (Enteromorpha linza f.) 87  
*lanceolata* J. Ag. (Enteromorpha linza f.) 90  
*lanceolata* Kütz. (Phycoseris) 90  
*latissimum* (Kütz.) Wittr. (Monostroma) 55  
*leptoderma* (Kjellm.) Blid. (Kornmannia) 45, 46  
*leptoderma* (Kornmannia leptoderma f.) 46  
*leptodermum* auct. (Monostroma) 47  
*leptodermum* Kjellm. (Monostroma) 45, 46  
*linza* auct. (Enteromorpha) 53, 87, 94  
*linza* Kütz. (Phycoseris) 90  
*linza* (L.) J. Ag. (Enteromorpha) 90  
*linza* L. (Ulva) 90
- maeotica Pr.-Lavr. (Enteromorpha) 107  
*maeotica* Pr.-Lavr. (Enteromorpha compressa var.) 107  
*magnicellularis* Vinogr. (Capsosiphon groenlandicus f.) 62  
*micrococca* auct. (Enteromorpha) 53  
*micrococca* (Kütz.) Gobi (Ulva) 53  
*micrococca* Kütz. sensu Ahlner (Enteromorpha) 50  
*minima* auct. (Blidingia) 51  
*minima* auct. (Enteromorpha) 53  
*minima* (Blidingia minima f.) 50  
*minima* Näg. ex Kütz. (Enteromorpha) 49, 50
- minima* (Näg. ex Kütz.) Kylin (Blidingia) 49, 50  
*minima* (Näg.) Sjostedt (Enteromorpha nana var.) 50  
Monostroma Thur. 38  
Monostromataceae Gayral 38, 55  
Monostromataceae Kunieda ex Suneson 38, 55  
*murmanica* Vinogr. (Enteromorpha intestinalis f.) 86  
*mytilicola* Vinogr. (Kornmannia leptoderma f.) 46
- nana* (Sommerf.) Sjostedt (Enteromorpha) 50  
*nana* Sommerf. (Ulva intestinalis var.) 50
- obscura* Kütz. (Ulva) 79  
*obscura* (Kütz.) Gayral (Ulvaria) 79  
*oxyspermum* auct. (Monostroma) 57
- percursa* (Ag.) Bory (Percursaria) 63  
*percursa* Ag. (Conferva) 64  
*percursa* (Ag.) J. Ag. (Enteromorpha) 64  
*percursa* (Ag.) Kjellm. (Diplonema) 64  
*percursa* Ag. (Ulva) 64  
Percursaria Bory 63  
*percursum* (Ag.) Aresch. (Tetranema) 64  
*perestenkoae* Vinogr. (Enteromorpha) 106  
*pertusa* Kjellm. (Ulva) 70  
*pilifera* (Kütz.) Blid. (Enteromorpha flexuosa subsp.) 111  
*pilifera* Kütz. (Enteromorpha) 111  
*planifolia* Kütz. (Phycoseris) 90  
*procera* auct. (Enteromorpha) 100  
*procera* auct. (Enteromorpha clathrata f.) 94  
*prolifera* (Ag.) Grev. (Enteromorpha compressa  $\beta$ ) 94  
*prolifera* Ag. (Ulva compressa  $\beta$ ) 94  
*prolifera* (Enteromorpha prolifera f.) 94  
*prolifera* (Enteromorpha prolifera subsp.) 94, 99  
*prolifera* (O. F. Müll.) J. Ag. (Enteromorpha) 93, 94  
*prolifera* O. F. Müll. (Ulva) 93  
Protomonostroma Vinogr. 55  
*pulchrum* Farlow (Monostroma) 57
- racemosa* auct. (Enteromorpha compressa f.) 94, 108  
*racemosa* auct. (Enteromorpha compressa var.) 104  
*ramifera* Blid. (Blidingia minima var.) 51  
*ramosa* Vinogr. (Enteromorpha intestinalis f.) 88  
*rigida* Ag. (Ulva) 69
- saccoideum* Kjellm. (Monostroma) 40  
*salina* Kütz. (Enteromorpha) 94  
*saprobia* Vinogr. (Enteromorpha intestinalis f.) 86  
*simplex* Vinogr. (Enteromorpha prolifera f.) 99  
*sordida* Aresch. (Ulva) 79  
*splendens* auct. (Monostroma fuscum var.) 77  
*splendens* Rupr. (Ulvaria) 74, 77  
*splendens* (Rupr.) Wittr. (Monostroma) 77
- subsalsa* (Kjellm.) Blid. (Blidingia marginata subsp.) 51  
*subsalsa* Kjellm. (Enteromorpha micrococca f.) 51  
*subsalsa* (Kjellm.) Scagel (Blidingia minima var.) 51  
*subsalsa* (Kjellm.) Sjostedt (Enteromorpha nana var.) 51  
*subsalsa* (Kjellm.) Vinogr. (Blidingia minima f.) 51
- thuretii* Föyn (Ulva) 69  
*tubulosa* auct. (Enteromorpha) 94  
*tubulosa* Kütz. (Enteromorpha) 108  
*typica* Foslie (Monostroma undulatum f.) 57  
*typica* Rosenv. (Monostroma grevillei f.) 40
- Ulva L. emend. Thur. 65  
Ulvaceae Lamour. 63
- Ulvaes Blackm. et Tansl. 34  
Ulvaria Rupr. 74  
*Ulvoopsis* Gayral 38  
*uncinata* auct. (Enteromorpha clathrata f.) 51  
*undulatum* (Monostroma undulatum f.) 57  
*undulatum* (Protomonostroma undulatum f.) 57  
*undulatum* Wittr. (Monostroma) 55, 57  
*undulatum* (Wittr.) Vinogr. (Protomonostroma) 55
- vahlia* J. Ag. (Monostroma) 40  
*vahlia* (J. Ag.) Rosenv. (Monostroma grevillei f.) 40
- zostericola* (Tild.) Blid. (Kornmannia) 47  
*zostericum* Tild. (Monostroma) 47

## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Введение . . . . .	3
Общая часть	
1. Организация слоевища . . . . .	8
2. Строение клетки . . . . .	13
3. Размножение . . . . .	15
4. Классификация . . . . .	20
5. Экология . . . . .	23
6. Географическое распространение . . . . .	27
7. Некоторые наблюдения над изменчивостью . . . . .	30
Систематическая часть	
Порядок Ulvales . . . . .	34
Таблица для определения родов, видов и внутривидовых таксонов . . . . .	35
Семейство Monostromataceae . . . . .	38
Род Monostroma . . . . .	38
Род Kornmannia . . . . .	45
Род Blidingia . . . . .	49
Семейство Gayraliaceae . . . . .	55
Род Protomonostroma . . . . .	55
Семейство Capsosiphonaceae . . . . .	58
Род Capsosiphon . . . . .	58
Семейство Ulvaceae . . . . .	63
Род Percursaria . . . . .	63
Род Ulva . . . . .	65
Род Ulvaria . . . . .	74
Род Enteromorpha . . . . .	80
Таблицы I—XLI . . . . .	113
Литература . . . . .	156
Алфавитный указатель латинских названий к систематической части . . . . .	163

**Кира Леонидовна Виноградова**

УЛЬВОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYTA)  
МОРЕЙ СССР

*Утверждено к печати  
Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Л. В. Шоренкова*  
Художник *И. П. Кремлев*  
Технический редактор *Н. Ф. Виноградова*  
Корректор *Э. Н. Липпа*

Сдано в набор 5/II 1974 г. Подписано к печати  
21/V 1974 г. Формат бумаги 70×108<sup>2</sup>/<sub>16</sub>. Бумага № 1.  
Печ. л. 10<sup>1</sup>/<sub>2</sub>=14.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.41.  
Изд. № 5464. Тип. зак. № 942. М-08397. Тираж 1150.  
Цена 1 р. 44 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»  
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства «Наука»  
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12