

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
Азово-Черноморский филиал («АзНИИРХ»)
ФГБУН «Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН»
ФГБОУВО «Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова»
ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»

Афанасьев Д.Ф., Сушкова Е.Г., Камнев А.Н.

Морские и солоноватоводные виды
водорослей семейства *Cladophoraceae*
и рода *Aegagropila*
Понто-Каспийского бассейна:
полевой определитель



Москва – Ростов-на-Дону, 2020

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии»
Азово-Черноморский филиал («АзНИИРХ»)
ФГБУН «Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН»
ФГБОУВО «Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова»
ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»

Афанасьев Д.Ф., Сушкова Е.Г., Камнев А.Н.

**Морские и солоноватоводные виды водорослей
семейства *Cladophoraceae* и рода *Aegagropila*
Понто-Каспийского бассейна:
полевой определитель**

Москва – Ростов-на-Дону, 2020

УДК 581.9(262.5+262.54+262.81)
ББК 28.591я73
М 40

Рассмотрено и рекомендовано к печати на заседании Ученого совета ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» № 1 от 18.02.2020 и на расширенном заседании Ученого совета Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») № 6 от 28.02.2020

Рецензенты:

доктор биологических наук, доцент **Празукин А.В.**

кандидат биологических наук **Михайлова Т.А.**

Афанасьев Д.Ф., Сушкова Е.Г., Камнев А.Н.

М 40 Морские и солоноватоводные виды водорослей семейства *Cladophoraceae* и рода *Aegagropila* Понто-Каспийского бассейна: полевой определитель. – М., Издательство «Перо», 2020. – 76 с.

ISBN 978-5-001508-11-3

В полевом определителе водорослей семейства *Cladophoraceae* и рода *Aegagropila*, встречающихся в южных морях европейской части России, приводятся ключ для определения и описания 31 вида.

Ключевые слова: моря европейской части России, макроводоросли, *Aegagropila*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Lychnete*, *Rhizoclonium*, определитель.

УДК 581.9(262.5+262.54+262.81)
ББК 28.591 я73

ISBN 978-5-001508-11-3

© Афанасьев Д.Ф., Сушкова Е.Г., Камнев А.Н., 2020
© АзНИИРХ, ИОРАН, МГУ, ФИЦ ИнБЮМ, 2020

DDC 581.9(262.5+262.54+262.81)
BBK 28.591
M 40

The publication of the manuscript was approved for the publication by the Scientific Council №1 of A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS 18.02.2020 and by the Scientific Council № 6 of the Azov-Black Sea branch of the FSBSI “VNIRO” (“AzNIIRKH”) 28.02.2020

Reviewers:

Dr. Sci. docent **Prazukin A.V.**

PhD (biology) **Mikhailova T.A.**

Afanasyev D.F., Sushkova E.G., Kamnev A.N.

M40 Marine and brackish species of *Cladophoraceae* and *Aegagropila*, found in the Ponto-Caspian basin: the field guide – M., Publishing house «Pero», 2020. – 76 pp.

ISBN 978-5-001508-11-3

The field guide contains descriptions of *Cladophoraceae* and *Aegagropila* species, found in the European seas of Russia. The keys of macroalgae are given.

Keywords: European seas of Russia, macroalgae, *Aegagropila*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Lychaete*, *Rhizoclonium*, field guide.

DDC 581.9(262.5+262.54+262.81)

ISBN 978-5-001508-11-3

Дорогие читатели! Вашему вниманию предлагается второе пособие, посвященное критическому разбору имеющихся списков видового состава, морфологии и идентификационных ключей особо сложных групп зеленых водорослей южных морей России. Выпуск серии пособий продиктован необходимостью предоставления научным работникам, аспирантам и студентам практического руководства по одной из важнейших начальных задач любого гидробиолога – таксономической идентификации организмов, с которыми им предстоит иметь дело.

Роль морских, солоноватоводных и пресноводных зеленых водорослей в организации прибрежных ценозов, продукции органического вещества и регуляции газового состава чрезвычайно велика. Кроме того, эти виды – прекрасные индикаторы состояния водной среды, по которым можно судить о содержании в воде биогенных элементов, тяжелых металлов. В то же время, ввиду ряда объективных причин, до сих пор нет однозначного ответа на вопрос, какие виды составляют основу флоры и растительности южных морей. Видовые списки разнятся, как и критерии отнесения особей к тому или иному виду. Настоящее пособие – попытка упорядочить имеющийся массив информации о водорослях сем. *Cladophoraceae* с учетом как классических представлений, так и современных данных по филогении, таксономии и морфологии водорослей.

Профессор, д.б.н. А.С. Яковлев

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящим изданием авторы продолжают серию публикаций, посвящённых, с одной стороны, критическому разбору устоявшихся в русскоязычной литературе представлений о разнообразии и морфологии сложных групп макроводорослей южных морей России, с другой – разработке ключей для определения непростых в идентификации групп морских и солоноватоводных водорослей юга нашей страны. Отметим, что многие из этих водорослей являются великолепными видами-мониторами состояния окружающей среды (в частности, видами, способными указывать на минеральное загрязнение).

Считаем своим долгом прежде, чем перейти к содержательной части, сказать несколько слов о названии и содержании настоящей монографической серии. Во-первых, «полевыми» определители могут быть названы весьма условно, так как посвящены группам видов, которые по большей части могут быть определены только с использованием микроскопической техники. Поэтому у определителей совсем не «полевой» формат. В то же время, достаточное количество иллюстраций и описание макроскопических признаков все же позволяет сформировать мнение о видовой принадлежности того или иного экземпляра в экспедиционных условиях до использования оптики (по крайней мере, авторы хотят на это надеяться). Во-вторых, считаем необходимым подчеркнуть, что издаваемые определители касаются лишь наиболее сложных и морфологически сходных групп видов, которые при определении легко могут быть спутаны друг с другом. При этом группы, которые достаточно легко определяются с помощью ранее изданных справочников и не вызывают трудностей, в настоящей серии не рассматриваются. В-третьих, мы несколько отходим от традиционно принятых для южных морей России ключей и предлагаем читателю, вероятно, не совсем привычные для него ключи. Надеемся, что это (вместе с его личным опытом) с одной стороны облегчит ему определение водорослей, а с другой – подвигнет на переосмысление устоявшихся представлений, что, во многом, и является одним из фундаментальных основ существования живой научной мысли.

Авторы

**Морские и солоноватоводные виды водорослей
семейства *CLADOPHORACEAE* и рода *Aegagropila*
Понто-Каспийского бассейна:
*ПОЛЕВОЙ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ***

Кладофоровые водоросли – сложная в определении группа зеленых водорослей. Высокая степень вариабельности признаков при значительном их перекрывании у разных видов весьма негативно сказывается на точности их определения. В настоящем пособии приводятся ключ и описание морских и солоноватоводных видов водорослей родов *Aegagropila*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Lychaete* и *Rhizoclonium* Понто-Каспийского бассейна. В определитель помимо видов собственно родов *Chaetomorpha*, *Rhizoclonium* и *Cladophora* включены виды рода *Lychaete*, ранее входившие в состав рода *Cladophora*, и род *Aegagropila*, поскольку его представители в некоторых случаях могут быть приняты за виды кладофор.

Род *Cladophora* – один из крупнейших и широко распространенных родов зеленых водорослей на Земле (Green..., 2007). Виды рода можно встретить как в пресных, так и в морских водоемах. Несмотря на широкое распространение и значение видов этого рода, таксономия кладофор до сих пор является предметом научных дискуссий. Из 1074 описанных по всему миру видов и внутривидовых таксонов кладофор в настоящее время признается только около 200 (Guiry, Guiry, 2019). При ревизии рода, 900 таксонов европейских кладофор были сведены к 37 (van den Hoek, 1963). Приведенные данные хорошо иллюстрируют насколько велико расхождение в понимании видов у разных исследователей. Действительно, точная идентификация внутри рода *Cladophora* очень сложна. Большинство видов рода *Cladophora* обладают широкой экологической валентностью и высокой степенью морфологической вариабельности (van den Hoek 1963, 1982; Ronnberg, Lax, 1980). Почти все существующие таксономические критерии в пределах рода кладофора, если рассматривать их количественную природу (например, диаметр апикальных клеток), представляются градиентом вариаций с перекрытием между видами (van den Hoek, 1982b).

Чтобы исключить влияние экологических факторов в таксономических исследованиях, ранее объединяли полевые изыскания со сбором живого материала, который впоследствии культивировался в лабораторных условиях. Этот метод позволяет минимизировать фенотипическую пластичность в условиях лаборатории. Так, например, при культивировании 13 морских видов, только 5 сохранили свои изначальные морфологические характеристики (van den Hoek, 1982). Культивирование использовалось для разделения *Cladophora vagabunda* и *Cladophora vadorum* и их морфологического описания (van den Hoek, 1982). В силу сложности проведения молекулярно-генетических исследований, такой подход, апробированный для европейских и северо-атлантических видов, приемлем к исследованиям кладофор в целом.

В настоящее время альтернативой существующим методам культивирования являются молекулярно-генетические и цитологические методы. Так, например, ДНК-ДНК гибридизация показала высокую степень расхождения между *Cladophora rupestris* и *Cladophora sericea*, между *Cladophora rupestris* и *Cladophora albida* и т.д. (Bot et al., 1989).

В настоящее время для Азовского моря и российского побережья Черного моря, вместе с лагунами и лиманами приводятся следующие виды семейства *Cladophoraceae*:

- *Chaetomorpha aerea*
- *Chaetomorpha gracilis*
- *Chaetomorpha ligustica*
- *Chaetomorpha linum*
- *Chaetomorpha zernovii*
- *Cladophora albida*
- *Cladophora coelothrix*
- *Cladophora dalmatica*
- *Cladophora fracta*
- *Cladophora globulina*
- *Cladophora glomerata*
- *Cladophora hutchinsiae*
- *Cladophora laetevirens*
- *Cladophora liniformis*
- *Cladophora sericea*

- *Cladophora siwaschensis*
- *Cladophora vadorum*
- *Cladophora vagabunda*
- *Lychaete echinus*
- *Rhizoclonium hieroglyphicum*
- *Rhizoclonium riparium*
- *Rhizoclonium tortuosum*

Для черноморского побережья других государств приводятся еще несколько видов семейства, а также *Aegagropila* (цит. по Minicheva et al., 2014; Guiry, Guiry, 2019):

- *Aegagropila linnaei* (Турция, Румыния)
- *Cladophora flexuosa* (Турция)
- *Cladophora hauckii* (Турция, нахождение сомнительно)
- *Cladophora lehmanniana* (Турция, Румыния)
- *Cladophora prolifera* (Турция)
- *Cladophora ruchingeri* (Румыния)
- *Cladophora rupestris* (Румыния)
- *Lychaete pellucida* (Турция)
- *Rhizoclonium fontanum* (Турция, Румыния)

На наш взгляд, нельзя исключать более широкого распространения этих видов (возможно, при низкой встречаемости), в том числе и вдоль северо-кавказского побережья Черного моря. Следует отметить неверное упоминание для Черного моря *Chaetomorpha vieillardii* (Kützinger) M.J.Wynne 2011 вместо *Chaetomorpha aerea* (= *Ch. crassa*) (Minicheva et al., 2014), возникшее как следствие технической ошибки. Этот тропический по преимуществу вид в Черном море не встречается, и поэтому в настоящем определителе не приводится и не обсуждается.

Для Каспийского моря указываются (Zhakova, 2006; Velikova, 2012):

- *Aegagropila linnaei* (как *Cladophora Aegagropila f. brownii*)
- *Chaetomorpha aerea*
- *Chaetomorpha linum*
- *Cladophora globulina* (как *Cladophora fracta var. lacustris*)
- *Cladophora glomerata* (как *Cladophora glomerata f. marina*, *Cladophora glomerata f. flavescens*, *Cladophora bakuana*, *Cladophora microcladia* и *Cladophora caspia*)

- *Cladophora laetevirens*
- *Cladophora rupestris*
- *Cladophora sericea* (в т.ч. как *Cladophora nitida* и *Cladophora gracilis*)
- *Cladophora vagabunda* (в т.ч. как *Cladophora fracta* f. *marina*)
- *Rhizoclonium fontanum*
- *Rhizoclonium hieroglyphicum*
- *Rhizoclonium riparium* (в т.ч. как *Rhizoclonium kochianum*)

Таким образом, семейство *Cladophoraceae* и род *Aegagropila* в морских и солоноватых водах Понто-Каспийского бассейна, согласно вышеперечисленным литературным источникам, представлены следующими видами:

1. *Aegagropila linnaei* Kützinger 1843
2. *Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kützinger 1849
3. *Chaetomorpha gracilis* Kützinger 1845
4. *Chaetomorpha ligustica* (Kützinger) Kützinger 1849
5. *Chaetomorpha linum* (O.F.Müller) Kützinger 1845
6. *Chaetomorpha zernovii* Woronichin 1925
7. *Cladophora albida* (Nees) Kützinger 1843
8. *Cladophora coelothrix* Kützinger 1843
9. *Cladophora dalmatica* Kützinger 1843
10. *Cladophora flexuosa* (O.F.Müller) Kützinger 1843
11. *Cladophora fracta* (O.F.Müller ex Vahl) Kützinger 1843
12. *Cladophora globulina* (Kützinger) Kützinger 1845
13. *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kützinger 1843
14. *Cladophora hauckii* Børgesen 1946 (нахождение сомнительно)
15. *Cladophora hutchinsiae* (Dillwyn) Kützinger 1845
16. *Cladophora laetevirens* (Dillwyn) Kützinger 1843
17. *Cladophora lehmanniana* (Lindenberg) Kützinger 1843
18. *Cladophora liniformis* Kützinger 1849
19. *Cladophora prolifera* (Roth) Kützinger 1843
20. *Cladophora ruchingeri* (C.Agardh) Kützinger 1845
21. *Cladophora rupestris* (Linnaeus) Kützinger 1843
22. *Cladophora sericea* (Hudson) Kützinger 1843
23. *Cladophora siwaschensis* C.J.Meyer 1922
24. *Cladophora vadorum* (Areschoug) Kützinger 1849

25. *Cladophora vagabunda* (Linnaeus) Hoek 1963
26. *Lychaete echinus* (Biasoletto) M.J.Wynne 2017
27. *Lychaete pellucida* (Hudson) M.J.Wynne 2017
28. *Rhizoclonium fontanum* Kützinger 1843
29. *Rhizoclonium hieroglyphicum* (C. Agardh) Kützinger 1845
30. *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey 1849
31. *Rhizoclonium tortuosum* (Dillwyn) Kützinger 1845

Однако находки и распространение многих из этих видов вызывают многочисленные вопросы и, безусловно, требуют уточнений. Так, например, *Cladophora rupestris* приводится для черноморского побережья Румынии (как натурализовавшийся средиземноморский вид) и для Каспийского моря. При этом, находки этого вида в северо-западной, северо-восточной частях Черного моря и в Азовском море отсутствуют. Аналогичная картина распространения складывается для *Aegagropila linnaei*, *Rhizoclonium fontanum* и т.д. Обращает на себя внимание почти полное совпадение ареалов и местообитаний *Cladophora liniformis* и *Cladophora siwaschensis*, что может служить косвенным подтверждением точки зрения Хука (van den Hoek, 1963), что эти виды конспецифичны.

В настоящем определителе авторы приводят описания всех упоминаемых для бассейна морских и солоноватоводных видов (за исключением видов *Chaetomorpha vieillardii*, упоминание которого вызвано технической ошибкой, и *Cladophora hauckii*, однократное нахождение которого нуждается в подтверждении) и включают их в ключ, представляя читателям в каждом конкретном случае самим решать, что стоит за такой встречаемостью видов: геологическая история, экологическая изоляция, ошибки в определении, ошибки при сведении видов в синонимы, отсутствие современных национальных определителей или что-то еще.

В основу настоящего ключа положен ключ, предложенный для определения видов вышеуказанных родов Британии и Ирландии (Brodie et al., 2007). Ключ изменен и дополнен. Распространение видов и их описание приводится как по собственным данным, так и по литературным источникам (Ноек, 1963; Зинова, 1967; Nizamuddin, Begum, 1973; Калугина-Гутник, 1975; Виноградова, 1979, 1988; Громов, 1998; Zhakova, 2006; Green..., 2007; Афанасьев, Корпакова, 2008; Milchakova, 2011; Velikova (ed.), 2012; Minicheva et al., 2014; Титлянов, Титлянова, 2012; Guiry, Guiry, 2019 и др.).

Ключ

- | | | |
|---|---|---------------------|
| 1 | Таллом состоит из ветвящихся нитей | 2 |
| – | Таллом состоит из неветвящихся нитей, но на талломе могут присутствовать редкие короткие боковые ризоиды | 25 |
| 2 | Слоевище в виде неприкрепленных шаров, сфер, или в виде прикрепленных кустиков. Нити густо разветвлены, боковые ветви (иногда несколько) часто отходят не от верхушечной части клетки. Клетки в нижней части таллома не одинаковы, ядра организованы в ряды | <i>A. linnaei</i> |
| – | Талломы разнообразны по форме, прикреплены или не прикреплены, редко или густо разветвлены, боковые ветви отходят от верхушки клетки, ядра не организованы в ряды | 3 |
| 3 | Таллом прикреплен, в виде прямых, жестких кустиков, с выраженной базальной ножкой, состоящей из 1–2 клеток, намного более длинных, чем апикальные клетки. Типично морские виды, встречающиеся при солености не менее 15–17 ‰ | 4 |
| – | Таллом прикреплен или не прикреплен, формирует кустики или «подушечки» без выраженной базальной ножки; виды встречаются при разной солености | 5 |
| 4 | Каждая клетка в нижней части таллома продуцирует ризоиды с кольцевыми сужениями, которые растут вдоль слоевища вниз по направлению к субстрату. Живые растения – темно-коричневато-зелёные | <i>C. prolifera</i> |
| – | Подобные растущие вниз ризоиды в нижней части таллома отсутствуют. Живые растения – светло-зеленые | <i>L. pellucida</i> |
| 5 | Слоевища в виде дерновинок, подушечек, полусфер или ковриков состоят из спутанных нитей. Прикрепление к субстрату несколькими точками или вовсе отсутствует | 6 |

- Талломы формируют прямые кустики одиночные или в скоплениях (иногда свободноплавающих), но каждое слоевище имеет не более чем одну точку для прикрепления к субстрату 10
- 6 Ризоиды развиваются по всему слоевищу 7
- Слоевища с ризоидами только в основании таллома, а чаще – вообще без ризоидального прикрепления, свободнолежащие на илу или песке, свободноплавающие в эстуариях, заливах или иных морских акваториях со спокойной гидродинамикой, часто формирующие «войлочные маты» 8
- 7 Длина апикальных клеток в 5–20 раз больше ширины; от одной клетки отходит не более 3 ветвей *C. coelothrix*
- Длина апикальных клеток в 7–9 раз больше ширины; от одной клетки отходит до 5 ветвей *L. echinus*
- 8 Слоевища, состоящие из достаточно густо разветвленных нитей; длина апикальных клеток в 10–13 раз больше ширины *C. siwaschensis*
- Слоевища, состоящие из неветвящихся или редко ветвящихся нитей; длина апикальных клеток не более чем в 4 раза больше ширины 9
- 9 Диаметр апикальных клеток 9–22 μm *C. globulina*
- Диаметр апикальных клеток 22–40 μm ; слоевища свободнолежащие на плоском илистом дне среди зарослей zostер или других макрофитов *C. liniformis*
- 10 Каждая клетка в нижней части таллома продуцирует ризоиды с кольцевыми сужениями, которые растут вдоль слоевища вниз по направлению к субстрату. Живые растения – тёмно-коричневато-зелёные *C. prolifera*
- Подобных, растущих вниз ризоидов в нижней части таллома нет 11
- 11 Слоевища представлены неветвящимися или редко ветвящимися нитями 12

- Слоевища представлены обильно или более-менее обильно ветвящимися нитями 13
- 12 Диаметр апикальных клеток 9–22 μm *C. globulina*
- Диаметр апикальных клеток 22–40 μm ; слоевища свободнолежащие на плоском илистом дне, среди зарослей zostер или других макрофитов *C. liniformis*
- 13 Слоевище темно-зеленое, жесткое, густо разветвленное, метлообразное, сплюснутое; углы отхождения ветвей обычно менее 20°; от одной клетки может отходить до 6 ветвей *C. rupestris*
- Слоевища от светло- до темно-зеленого в виде гибких пучков, углы отхождения ветвей часто больше 45°; от одной клетки отходит менее, чем 6 ветвей 14
- 14 Оси конечных ветвей соседствуют с ветвями различного возраста; молодые ветви перемежаются более старыми; доминирует интеркалярный рост; слабая акропетальная организация ветвей заметна только у молодых растений и у растений, произрастающих в условиях высокой волновой активности 15
- Система конечных веточек акропетально организована, конечные ветви собраны в пучочки, часто серповидно изогнута, с выраженным апикальным ростом. Интеркалярные деления наблюдаются намного ниже апекса и усиливаются по направлению к основанию слоевища; у особей, растущих в условиях спокойной гидродинамической обстановки, интеркалярный рост может быть доминантным, но оси никогда не чередуются с рядами ветвей различного возраста 20
- 15 Диаметр апикальных клеток 90–195 μm , растения жесткие *C. hutchinsiae*
- Апикальные клетки уже 16
- 16 Слоевище не очень обильно ветвится, между соседними ветвями может быть весьма значительное расстояние 17
- Слоевище обильно разветвлено, расстояние между соседними ветвями небольшое 18

- 17 Ветви талломов не скручены в пряди *C. vadorum*
– Талломы длинные (до 70 см), наподобие веревки, состоящие из нескольких скрученных в пряди ветвей *C. ruchingeri*
- 18 Апикальные клетки цилиндрические, с закругленным кончиком; диаметр апикальных клеток 10–16 μm у бледно-зелёных растений, растущих в условиях яркого освещения и 32–41 μm у темно-зеленых растений, произрастающих в затененных условиях *C. albida*
– Апикальные клетки заканчиваются заостренным кончиком; диаметр апикальных клеток около 15–25 μm у бледно-зелёных растений, произрастающих в условиях яркого освещения, и 50–70 μm у темно-зелёных растений, произрастающих в тени 19
- 19 Ветвление основных осей псевдодихотомическое. Угол ветвления, как правило, 45° или меньше *C. sericea*
– Ветвление дихотомическое, трихотомическое. Угол ветвления от 50 до 65° *C. flexuosa*
- 20 Диаметр апикальных клеток 90–160 μm *C. lehmanniana*
– Диаметр апикальных клеток обычно менее 90 μm 21
- 21 Диаметр апикальных клеток 35–45 μm у бледно-зелёных растений, произрастающих в условиях яркого освещения, и 80–110 μm у ярко-зелёных растений, произрастающих в условиях затенения *C. laetevirens*
– Диаметр апикальных клеток менее 30 μm у бледно-зелёных растений, произрастающих в условиях яркого освещения, и менее 90 μm у ярко-зелёных растений, произрастающих в затененных условиях 22
- 22 Диаметр апикальных клеток 20–25 μm у бледно-зелёных растений, произрастающих в условиях яркого освещения, и 55–90 μm у темно-зелёных растений, произрастающих в затененных условиях 23

- Диаметр апикальных клеток 14–20 μm у бледно-зелёных растений, произрастающих в условиях яркого освещения, и 30–55 μm у темно-зелёных растений, произрастающих в затененных условиях 24

- 23 Клетки основных стволов цилиндрические, 80–300 μm в диаметре, длина их в 1,5–15,0 раз больше ширины. В водах с соленостью не ниже 14–15 ‰ *C. vagabunda*

- Главные оси до 150 μm в диаметре. Клетки осей в длину в 3–30 раз превышают ширину. В водах с соленостью не выше 17‰ *C. glomerata*

- 24 Акропетальная организация весьма отчетлива у растений разного возраста и сохраняется даже у свободно плавающих растений. В водах с соленостью не ниже 15 ‰ *C. dalmatica*

- Акропетальная организация заметна только у молодых, прикрепленных растений, у свободноплавающих растений организация ветвления иррегулярная. В водах с невысокой соленостью *C. fracta*

- 25 На талломе присутствуют редкие короткие боковые ризоиды, в клетке обычно 2–4 ядра комплекс
R. riparium

- Боковые ризоиды полностью отсутствуют, в клетке более 10 ядер 26

- 26 Толщина нитей более 100 μm 27

- Толщина нитей менее 100 μm 28

- 27 Растения всегда прикрепленные, прямые, вертикально стоящие, с выраженными сужениями между клетками; клетки бочонкообразные, округлые или почти округлые, нити четковидные. Диаметр нитей увеличивается от основания к вершине, но все клетки нити более или менее одинаковой длины. Максимальный диаметр клеток – 500–750 μm *Ch. aerea*

- Растения прикрепленные или неприкрепленные. Клетки короткие, цилиндрические. Между клетками есть лишь небольшие перетяжки. Клетки одной нити могут быть разной длины, но диаметр клеток постоянен на протяжении всей нити. Максимальный диаметр клеток – 300–350 μm *Ch. linum*
- 28 Толщина нитей более 20 μm 29
- Толщина нитей менее 20 μm *Ch. zernovii*
- 29 Нити 25–60 μm толщиной, длина клеток в 1,5–7 раз больше ширины *Ch. gracilis*
- Нити (15) 40–80 μm толщиной, длина клеток в 1–2 (4) раза больше ширины *Ch. ligustica*

Описание видов

Aegagropila Kützing 1843

Род ранее относился к сем. *Cladophoraceae*, в настоящее время – к сем. *Pithophoraceae*.

Таллом от темного до светло-зелёного, образует рыхлые сферы, неприкрепленные плотные или полые шарики, или прикрепленные жесткие пучки, подушечки или коврики высотой до 3 см, состоящие из густо и неравномерно разветвленных однорядных нитей. Ветви отходят от клеток в субтерминальном положении, отделяются вертикальными или круто наклоненными перегородками. От старых клеток часто отходят вторые и третьи ветви в одном или разных положениях. Пиреноиды многочисленны.

Aegagropila linnaei Kützing 1843

Cladophora aegagropila (Linnaeus) Trevisan 1845

Cladophora sauteri (Nees) Trevisan 1845

Растения темно- или светлозеленые, образующие неприкрепленные шары, полые сферы до нескольких сантиметров в диаметре, или прикрепленные жесткие пучки, подушечки или плотные коврики до 3 см в высоту, состоящие из густо и нерегулярно ветвящихся нитей. Ветви отходят от клеток в субтерминальном положении, отделяются вертикальными или наклонными перегородками. От старых клеток часто отходят вторые и третьи ветви в одном или разных положениях. В нижних частях таллома доминируют интеркалярные деления, в апикальной части заметна слабо акропетальная организация. Старые клетки в базальных частях таллома обычно булабовидны, часто увеличенные, иррегулярно вздутые, с ветвями, отходящими в различных положениях. У неприкрепленных талломов апикальные клетки часто отсутствуют, вероятно, из-за истирания. У них же иногда наблюдается инверсия полярности роста ветвей в нижней части таллома, и тогда нижние ветви растут в направлении, противоположном направлению роста верхушечных ветвей. Из базальных частей клеток иногда произрастают ризоиды, которые могут обвиваться вокруг ветви или прикрепляться к другим нитям. Апикальные клетки 30–70 μm в диаметре, в 5–24 раза больше в длину, чем в ширину, клетки боковых ветвей

30–100 μm в диаметре, в 3–15 раза больше в длину, чем в ширину, клетки основных осей до 200 μm в диаметре, в 1,5–15 раза больше в длину, чем в ширину. Стенки клеток толстые и бороздчатые, толщиной до 20 μm у главных осей.

Размножение в основном фрагментацией нитей.

Пресноводный/морской вид. Встречается в сублиторали пресноводных озер и в прибрежных местообитаниях водоемов с невысокой соленостью, солоноватоводных лагунах, эстуариях. Растет при солености от 0 до 15‰, редко выше. В основном встречается в пресных водах. В защищенных местообитаниях и на мягком грунте формируются шаровидные неприкрепленные талломы, на твердом субстрате и в условиях интенсивного движения воды – прикрепленные дерновины, часто в затененных местообитаниях.

Встречается в течение всего года, шаровидные колонии многолетние.

Приводится для Черного (побережья Румынии и Турции) (Aysel et al., 2004; Boedeker et al., 2010) и Каспийского морей (Zhakova, 2006). Верифицированное нахождение *Aegagropila linnaei* известно только для побережья Румынии (Boedeker et al., 2010). Распространение нуждается в уточнении.



Рис. 1. Общий вид талломов *Aegagropila linnaei*

(https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Aegagropila_linnaei#/media/File:Aegagropila_linnaei,_Hokkaido,_Japan.jpg)
© bryan... (<https://www.flickr.com/photos/bryansjs/16534654868/>) *Aegagropila linnaei*, Hokkaido in Japan CC BY-SA 2.0)

***Chaetomorpha* Kützinger 1845, nom. cons.**

Нити однорядные, неразветвленные, прочные, прикрепленные с помощью удлинённых толстостенных базальных клеток, либо свободноплавающие, лишённые базальных клеток. Рост диффузный или генерализованный, с образованием цилиндрических или бочкообразных, реже овальных клеток диаметром от 15 до 1000 μm и более. Диаметр клеток, как правило, постоянен для вида. Длина клеток равна ширине или до десяти раз превышает ее. Хлоропласт парietальный, сетчатый, состоящий из множества сегментов, обычно покрывающих всю наружную поверхность протопласта, с многочисленными пиреноидами. Клетки многоядерные, количество ядер – от 10 до 1000 на клетку, число ядер соотносится с размером клетки. Бесполое размножение путем фрагментации нитей или четырехжгутиковыми зооспорами, продуцируемыми в больших количествах недифференцированными вегетативными клетками. Половое размножение с помощью двужгутиковых гамет (изогамия), некоторые гаметы способны партеногенетически прорасти в гаметофит. Жизненный цикл с изоморфной сменой генераций.

Chaetomorpha – космополитный род, виды которого встречаются в морских и солоноватых, редко в пресных водах. Род *Chaetomorpha* морфологически не очень хорошо отделяется от рода *Rhizoclonium*, хотя последний как правило имеет более мелкие клетки с меньшим количеством ядер и обычно образует ризоидальные ответвления.

Таксономия рода *Chaetomorpha* почти настолько же хаотична, как и таксономия рода *Cladophora* (Green..., 2007). Основные признаки для разграничения видов – диаметр клеток, соотношение длины и ширины клеток, форма и размер базальных клеток, наличие сужений между клетками, характер прикрепления талломов. Выраженная изменчивость морфологических признаков в зависимости от условий окружающей среды приводит к значительным сложностям в построении таксономических систем и является источником большого количества ошибок в идентификации видов. Систематический статус большого количества таксонов до настоящего времени неясен. Например, дискуссия о том, являются ли *Chaetomorpha aerea* и *C. linum* двумя разными видами или различными формами роста одного и того же вида, насчитывает более уже 100 лет (Green..., 2007).

Комплекс *Chaetomorpha aerea*/*Chaetomorpha linum*

Таллом обычно темно-зеленый у основания и светло-зеленый в дистальной части, состоит из неразветвленных нитей, свободноплавающих или прикрепленных к субстрату дисковидной подошвой, находящейся в основании удлинённой базальной клетки. У прикрепленных форм диаметр клеток либо одинаков по всей длине нити и тогда имеются лишь небольшие перетяжки на сочленениях клеток, либо диаметр клеток постепенно увеличивается по направлению к вершине и тогда есть отчетливые сужения между клетками. Рост интеркалярный. Клетки цилиндрические, слегка бочонкообразные или почти округлые. Диаметр клеток (80) 120–700 μm , длина клеток в (0,25) 0,5–2 раз больше ширины. Базальная клетка у прикрепленных растений 150–205 μm в диаметре, 300–1000 μm длиной. Клеточная стенка относительно тонкая, бороздчатая, прочная.

Неприкрепленные растения образуют спутанные массы, свободно лежащие на песчаном или илистом субстрате. Прикрепленные растения встречаются на твердом субстрате или в качестве эпифитов, в средней и нижней литорали, в сублиторали.

Как неприкрепленные, так и прикрепленные растения обильны весной и летом, но встречаются в течение всего года.

В морских и солоноватых водах.

Систематический статус таксонов комплекса, отношения их между собой и критерии их разделения неясны. Большинство исследователей признают существование двух видов, однако общепринятых морфологических критериев для их различения до сих пор нет.

Ниже приведены критерии разделения *Chaetomorpha aerea* и *Chaetomorpha linum*, предложенные П. Корнманном (1972).

***Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kützinger 1849**

Conferva crassa C.Agardh 1824

Chaetomorpha chlorotica (Montagne) Kützinger 1849

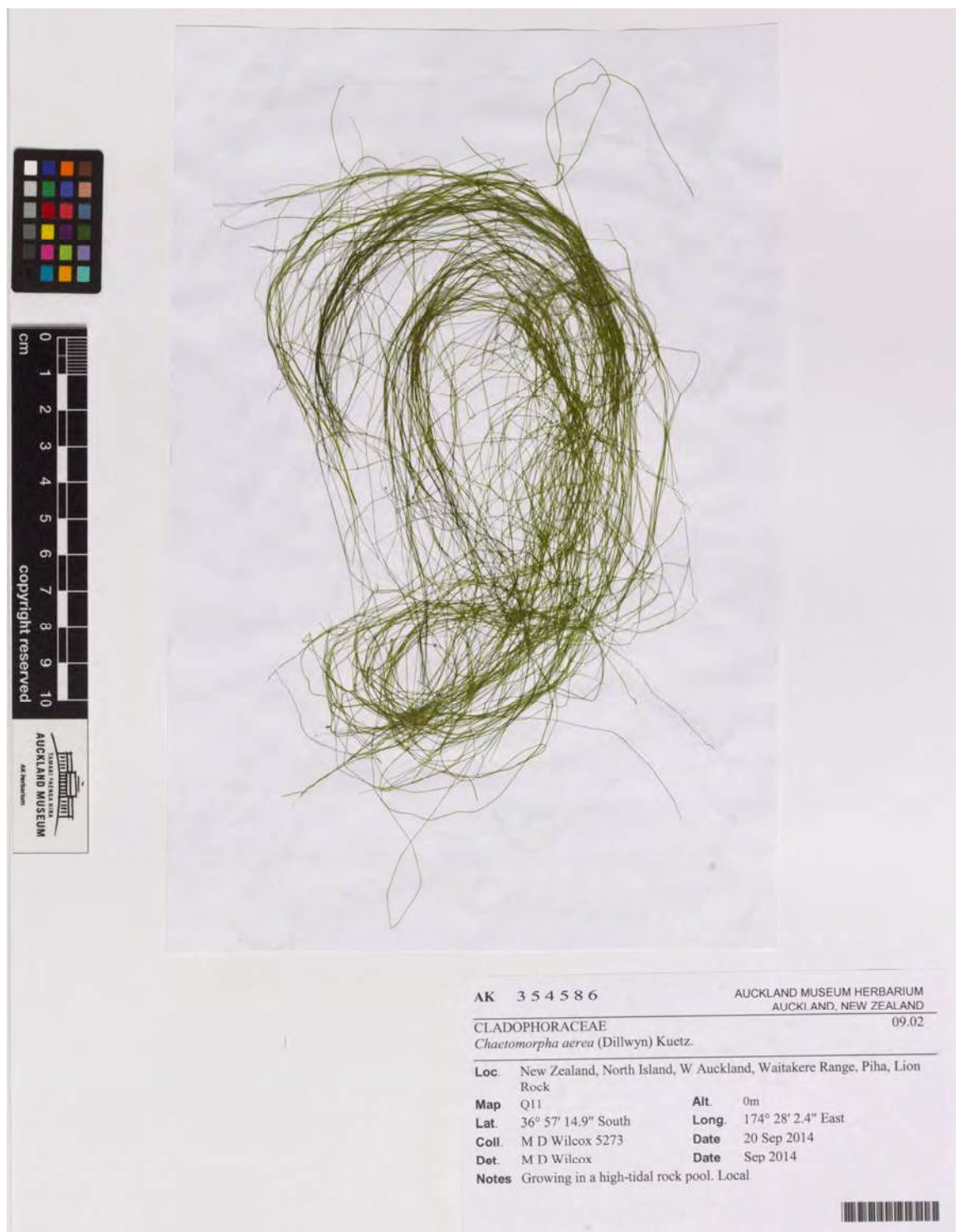
Chaetomorpha crassa (C.Agardh) Kützinger 1845

Растения всегда прикрепленные, прямые, вертикально стоящие, с выраженными сужениями между клетками; клетки бочонкообразные, округлые или

почти округлые, нити четковидные. Диаметр нитей увеличивается от основания к вершине. Все клетки нити более или менее одинаковой длины. Характерно только бесполое размножение двужгутиковыми зооспорами.

Согласно Г. Вале (1961) максимальный диаметр клеток – 500–750 μm .

Приводится для Черного, Азовского и Каспийского морей.



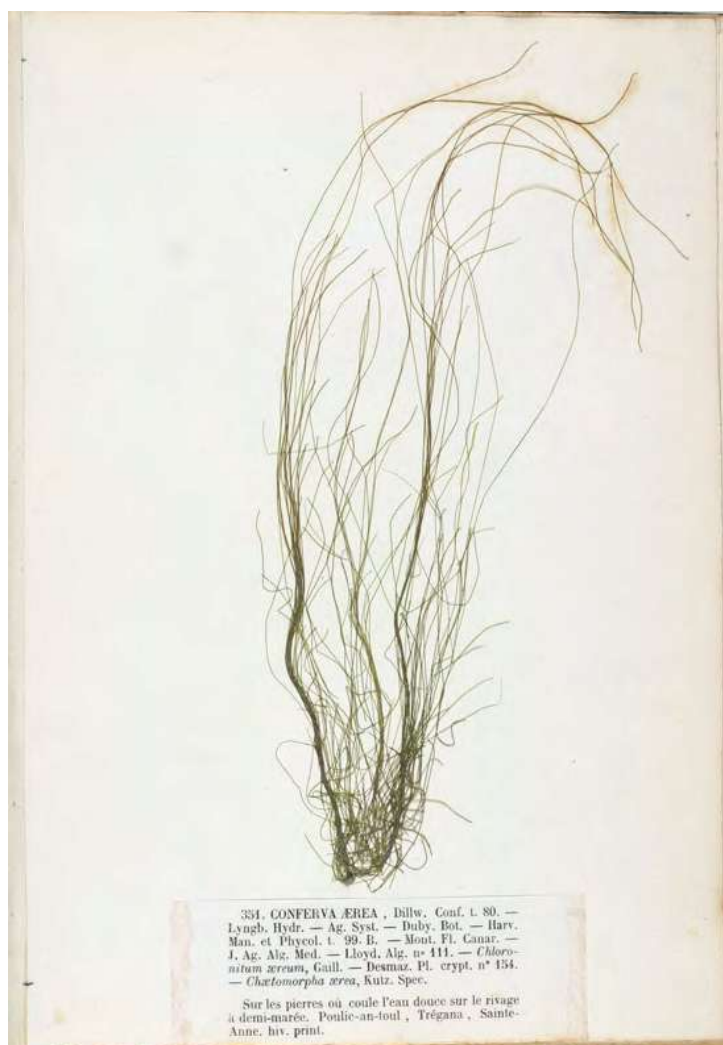


Рис. 2 а, б. Общий вид слоевища *Chaetomorpha aerea*

([https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Chaetomorpha_aerea#/media/File:Chaetomorpha_aerea \(Dillwyn\) Kuetz. \(AM A K354586\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Chaetomorpha_aerea#/media/File:Chaetomorpha_aerea_(Dillwyn)_Kuetz._(AM_A_K354586).jpg)) *Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kuetz. (AM AK354586) Auckland Museum CC BY 4.0), https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Crouan_brothers_herbarium#/media/File:Chaetomorpha_linum_Crouan.jpg) Пьер-Луи Кроуан (1798-1871) и Ипполит-Мари Кроуан (1802–1871) – Алжир де Фреер Кроуан, Университет Бургундии. Общественное достояние)

Chaetomorpha linum (O.F.Müller) Kützing 1845

Растения прикрепленные или неприкрепленные. Клетки короткие, цилиндрические. Между клетками есть небольшие перетяжки. Клетки одной нити могут быть разной длины, материнская клетка способна производить клетку большей длины выше себя и более короткую клетку ниже. Незакрепленные нити часто сильно скручены.

Согласно Г. Вале (1961) максимальный диаметр клеток – 300–350 μm .

Приводится для Черного, Азовского и Каспийского морей.



Рис. 3. Общий вид слоевища *Chaetomorpha linum*

(https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Chaetomorpha_linum#/media/File:Chaetomorpha_linum_2_Crouan.jpg.
Пьер-Луи Кроуан (1798–1871) и Ипполит-Мари Кроуан (1802–1871) – Алжир де Фреер Кроуан, Университет Бургундии. Общественное достояние)



Рис. 4. Спутанные массы *Chaetomorpha linum* и *Agarophyton vermiculophyllum* (литораль Северного моря) (фото Д.Ф. Афанасьева)

***Chaetomorpha gracilis* Kützing 1845**

Conferva gracilis Kützing 1843

Chaetomorpha gracilis var. *longiarticulata* Hauck 1884

Нити 25–60 μm , очень длинные, вялые, изогнутые, запутанные в войлок, бледно-зеленые. Клетки цилиндрические, несколько сдавленные в сочленениях, длина клеток в 1,5–7 раз больше ширины.

Встречается в Черном море, Керченском проливе, в морской и солоноватой воде.

***Chaetomorpha ligustica* (Kützing) Kützing 1849**

Conferva ligustica Kützing 1843

Chaetomorpha capillaris (Kützing) Børgesen 1925

Chaetomorpha mediterranea (Kützing) Kützing 1849

Таллом желтовато-зеленый или травянисто-зеленый, состоит из однорядных, неразветвленных, густо спутанных и изогнутых нитей. Прикрепляется только на ранних стадиях развития короткой базальной клеткой с дисковидной подошвой, позже становится неприкрепленной. Часто растет как эпифит, при этом базальная клетка проникает в водоросль-хозяина. Рост интеркалярный. Клетки имеют равный диаметр по всей длине нити, между клетками могут наблюдаться небольшие перетяжки. Клетки (15–) 40–80 μm в диаметре, длина их в 1–2 – (4) раза больше ширины. Клеточные стенки толщиной 3–4 μm .

Существует таксономическая путаница в отношении отнесения вида либо к роду *Chaetomorpha*, либо к роду *Rhizoclonium*. Однако, у *Chaetomorpha ligustica* никогда не наблюдается боковых ризоидов, она отличается от ризоклониумов завитыми нитями, более короткими клетками, более толстыми клеточными стенками, предпочитает другие местообитания и обычно образует спутанные массы на других водорослях. Согласно данным молекулярно-генетических исследований этот вид однозначно помещается в пределах рода *Chaetomorpha* (Green..., 2007).



Рис. 5. Общий вид слоевища *Chaetomorpha ligustica*

([https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Chaetomorpha_ligustica#/media/File:Chaetomorpha_ligustica_Kutzing_\(AM_AK344929\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Chaetomorpha_ligustica#/media/File:Chaetomorpha_ligustica_Kutzing_(AM_AK344929).jpg)) *Chaetomorpha ligustica* Kutzing (AM AK344929) Auckland Museum CC BY 4.0)

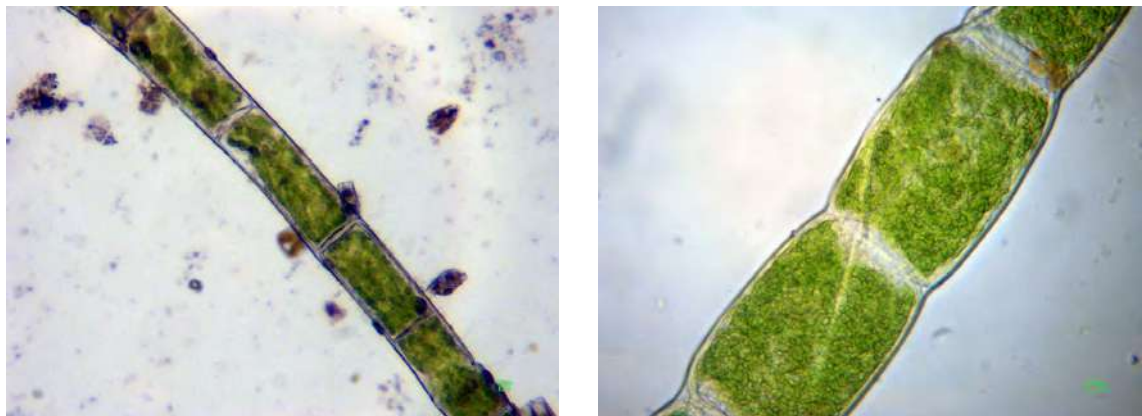


Рис. 6 (а, б). *Chaetomorpha ligustica* (Северное море) (фото Д.Ф. Афанасьева)

Chaetomorpha ligustica отличается от *C. linum* более тонкими нитями: самые тонкие нити *C. linum* составляют около 120 μm , в то время как нити *C. ligustica* редко достигают 80 μm в диаметре.



Рис. 7. Сравнительный размер нитей *Chaetomorpha linum* (снизу) и *Chaetomorpha ligustica* (сверху) (Северное море) (фото Д.Ф. Афанасьева)

Растет в сублиторали, на морских мелководьях, образует прикрепленные или свободноплавающие губчатые массы. Иногда формирует длинные переплетенные с другими водорослями нити значительной длины (до 35 см). Менее обычна в эстуариях и в солоноватых водах с соленостью менее 15 ‰.

Растения встречаются круглый год, но наиболее обильны летом, менее всего – зимой.

Приводится для Черного и Азовского морей.

***Chaetomorpha zernovii* Woronichin 1925**

Вид описан Н.Н. Воронихиным в публикации «Альгологические результаты экскурсий проф. С.А. Зернова в Черном море на пароходах «Меотида» в 1909–1910 гг. и «Гайдамак» в 1911 г.» (1925). Ниже приведен полный перевод с латинского всего (впрочем, очень короткого) описания:

«Нити до 5 мм длины, 10–18 μm ширины, клетки цилиндрические, длина их в 2–5 раз больше ширины. Хроматофор париетальный, пластинчатый, пиреноиды многочисленные. Черное море, на глубине 30–50 м, среди талломов *Cladophora fracta* Ktz. Сборы С. Зернова. VIII – 1909».

Из приложения к тексту статьи можно узнать, что вид обнаружен в сборах Зернова на 4 станциях, расположенных вдоль Керченского полуострова от м. Чауда до Керченского пролива на глубинах от 32 до 52 м на мидиевых и фазеолиновых илах, а также ракушечнике. Везде в тексте, кроме приведенного описания вида, *Cladophora fracta* указана как *Cladophora fracta f. marina*, которая, по мнению Хука (1963) является синонимом *Cladophora vagabunda*, а на ресурсе algaebase.org указана как синоним *Cladophora hauckii*. Краткость описания нового вида *Chaetomorpha zernovii* также не позволяет сделать однозначные выводы о систематической принадлежности изученных Н.Н. Воронихиным образцов. Судя по имеющемуся тексту, образцы подходят и под описание *Chaetomorpha gracilis* и под описание *Chaetomorpha ligustica*. Таким образом, таксономический статус вида неясен и требует дальнейших исследований.

***Cladophora* Kützting, 1843, nom. cons.**

Талломы из однорядных, прямостоячих или распростертых нитей, обильно или очень редко разветвленных, редко без каких-либо ветвей, прикреплены к субстрату первичными ризоидами, продуцируемыми базальной клеткой, или с помощью простого дискоидального основания, или неприкрепленные. Вторичных ризоидов не образует. Нити обычно уменьшаются в диаметре снизу вверх. Рост путем апикальных и / или интеркалярных клеточных делений, а также за счет увеличения клеток и образования ветвей. Преимущественно апикальный рост может приводить к формированию строго регулярной акропетальной организации, при которой молодые части растения расположены ближе к вершине ветвей и всего

таллома. Соотношение интеркалярного и апикального роста может сильно различаться между видами и внутри видов, а также в разных частях таллома. Клетки продуцируют одну боковую ветвь ниже поперечной перегородки или образуют псевдодихотомию, более старые клетки часто продуцируют вторичные боковые ветви, причем в некоторых таксонах может быть до шести боковых ветвей на одну клетку. Клетки цилиндрические, бочкообразные или булавовидные, содержат многочисленные угловатые или дисковидные хлоропласты, образующие пристеночную сеть, либо более или менее непрерывный плотный слой. Большинство хлоропластов с одним двояковыпуклым пиреноидом. Клеточные стенки могут быть тонкие или толстые, бороздчатые.

Основными систематическими признаками видов рода *Cladophora* являются: диаметр апикальных клеток, особенности роста слоевища в длину (апикальный или интеркалярный), форма конечных веточек, наличие или отсутствие ризоидов. Ниже представлено краткое описание морских и солоноватоводных видов рода *Cladophora* Понто-Каспийского бассейна по основным диагностическим критериям.

На основании морфологических и молекулярно-генетических характеристик принято разделять вышеуказанные виды кладофор на несколько комплексов:

– *Cladophora albida/sericea/flexuosa*. В комплекс входят североатлантические линии *Cladophora albida* (генетически отличающиеся от тихоокеанских линий), а также близкородственные виды, входящие в одну кладу с *C. albida* – *C. sericea*, *C. flexuosa*, *C. capensis* и *C. opaca* (последние два вида для Черного моря не приводятся) (Bakker et al., 1992, 1994, 1995; Breeman et al., 1988). Ввиду небольших генетических различий предполагается, что расхождение этих видов произошло недавно. Тем не менее, черноморские представители *C. albida* и *C. sericea* достаточно хорошо отличаются, что облегчает их определение;

– *Cladophora coelothrix/prolifera*;

– *Cladophora hutchinsiae/lehmanniana*;

– *Cladophora vagabunda*. В комплекс включают *Cladophora vagabunda*, *C. laetevirens* и *C. dalmatica*. В зависимости от интерпретации данных молекулярно-генетических исследований эти таксоны могут рассматриваться или как один вид с несколькими эволюционными линиями, или как комплекс близкородственных видов (Bakker et al., 1995; Breeman et al., 2002). Отмечается, что среди таксонов этого комплекса перекрывание морфологических признаков особенно существенно,

в связи с чем, есть значительная вероятность их неправильного определения (Bakker et al., 1995; Breeman et al., 2002; Green..., 2007);

– комплекс пресноводно-солонатоводных видов.

Следует отметить также неопределенное систематическое положение *Cladophora siwaschensis*, описание которой демонстрирует определенное сходство с описанием *Cladophora liniformis*, что дало основание считать, что *Cladophora siwaschensis* на самом деле представляет собой *Cladophora liniformis* (van den Hoek, 1963).

Таким образом, список таксонов морских и солонатоводных кладофор Понто-Каспийского бассейна может быть представлен следующим образом:

I) комплекс *Cladophora albida/sericea/flexuosa*:

1. *Cladophora albida*
2. *Cladophora sericea*
3. *Cladophora flexuosa*

II) комплекс *Cladophora coelothrix/prolifera*:

4. *Cladophora coelothrix*
5. *Cladophora prolifera*

III) комплекс *Cladophora hutchinsiae/lehmanniana*:

6. *Cladophora hutchinsiae*
7. *Cladophora lehmanniana*

IV) комплекс *Cladophora liniformis/siwaschensis* (?):

8. *Cladophora liniformis*
9. *Cladophora siwaschensis*

V) комплекс *Cladophora vagabunda*:

10. *Cladophora dalmatica*
11. *Cladophora laetevirens*
12. *Cladophora vagabunda*

VI) комплекс пресноводно-солонатоводных видов:

13. *Cladophora fracta*
14. *Cladophora globulina*
15. *Cladophora glomerata*

Виды, не входящие в комплексы с другими видами Понто-Каспийского бассейна:

16. *Cladophora ruchingeri*
17. *Cladophora rupestris*
18. *Cladophora vadorum*

Комплекс *Cladophora albida/sericea/flexuosa*

В комплекс входят североатлантические линии *Cladophora albida*, а также близкородственные виды – *C. sericea* и *C. flexuosa* (Bakker et al., 1992, 1994, 1995; Breeman et al., 1988). Виды имеют небольшие генетические различия, вероятно, расхождение этих таксонов в филогенезе произошло относительно недавно. При определении видовой принадлежности таксонов, входящих в этот комплекс, нужно руководствоваться различиями в структуре конечных веточек: у *C. sericea* они более узкие, заострённые, по сравнению с *C. albida*.

***Cladophora albida* (Nees) Kützing 1843**

Conferva albida Hudson (1778) *nom. illeg.*

Annulina albida Nees (1820)

Conferva glaucescens Griffiths ex Harvey (1841)

Cladophora glaucescens (Griffiths ex Harvey) Harvey (1849b)

Cladophora curvula Kützing (1849)

Cladophora gracillima Kützing (1849)

Произрастает в виде кустиков, мягких на ощупь, высотой от 5 до 50 см, состоящих из псевдодихотомически разветвленных главных осей, которые в свою очередь обильно покрыты ветвями различной длины. Прикрепление осуществляется за счет ризоидов в основании слоевища, которые развиваются из базальной части клеток. Встречаются как бледно, так и темно-зеленые растения. Рост осуществляется за счет интеркалярного клеточного деления, молодые клетки в верхней своей части обильно прорастают новыми боковыми веточками, более старые клетки образуют ветви второго и третьего порядка. Таким образом, имеет место чередование ветвей разного возраста, молодые ветви расположены между старыми. Клетки молодых веточек в своей апикальной части отделяются от нижележащих клеток косой перегородкой. Расположение клеточной перегородки в старых ветвях почти горизонтальное, что формирует псевдодихотомическое ветвление главных осей. Угол ветвления, как правило, составляет 20–50°. Апикальные клетки цилиндрические с закругленной вершиной диаметром 10–16 µm у бледно-зеленых растений, произрастающих в условиях яркого освещения, и 32–40 µm у темно-зеленых растений, растущих в тени. Длина апикальных клеток в 2–19 раз больше ширины. Клетки главных осей цилиндрические, диаметром 20–90 µm, их длина в

1,5–8,0 раз больше ширины. Толщина клеточной стенки у апикальных клеток 1 μm , у клеток основных осей и базальных клеток 5–10 μm . Клетки многоядерные, 15–30 ядер в апикальных клетках и более 150 в клетках главных осей.

При идентификации *C. albida* может быть легко спутана с *C. sericea* из-за сходных паттернов ветвления, размеров клеток и амплитуды экологических предпочтений. *C. albida* отличается от последней наличием у конечных клеток закругленных кончиков (у *C. sericea* – заостренные кончики).

Размножение двухжгутиковыми гаметами или четырехжгутиковыми зооспорами, которые образуются во вздутиях на кончиках ветвей. Зооспоры 10–16 μm x 5–8 μm , гаметы 8–11 μm x 2–5 μm .



Рис.8. Общий вид слоевища *Cladophora albida*

(https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Cladophora_albida#/media/File:Cladophora_albida_Crouan.jpg) Пьер-Луи Кроуан (1798–1871) и Ипполит-Мари Кроуан (1802–1871) – Алжир де Фреер Кроуан, Университет Бургундии. Общественное достояние)

Широко распространённый морской вид. *C. albida* имеет широкую экологическую валентность. Встречается вдоль литоральной зоны морских и солоноватых водоемов, в супралиторали, псевдолиторали и сублиторали в виде густых куртин в основании крупных бурых водорослей или как куртины, покрывающие преимущественно теневую сторону скал и камней. Растения, обитающие в хорошо освещенной зоне, как правило, светло зеленые с более мелкими клетками, растущие в тени – более темные, зеленые, с крупными клетками.

Приводится для всего Черного моря, встречается в Азовском море.

Cladophora flexuosa* (O.F.Müller) Kützing 1843Conferva flexuosa* O.F.Müller (1782)

Слоевище от бледно- или ярко-зеленого до оливкового, прикрепленное или свободноплавающее. Кустики до 20–30 см высотой, мягкие, повислые, спутанные в нижней части. Ветвление дихотомическое, трихотомическое, очередное, редко полихотомическое. Конечные веточки прямые, длинные, расположенные односторонне гребенчато, реже поочередно или супротивно под углом 50–65°. Клетки цилиндрические, в конечных веточках со слабыми перетяжками на сочленениях, апикальные клетки заострены. В основных ветвях и ветвях 1-го порядка 90–130 (160) μm шириной, отношение длины к ширине – 2–5 : 1 и 4–7 : 1 соответственно, в ветвях последующих порядков 40–80 μm шириной, в конечных веточках 20–40 (50) μm шириной, отношение длины к ширине 3–5 (8) : 1, самые длинные клетки до 600 μm в длину. Оболочка клеток тонкая. Согласно мнению некоторых авторов, впрочем, не подтверждаемым молекулярно-генетическими данными, *Cladophora flexuosa* идентична *Cladophora sericea* (Hoek, 1963).

На камнях, на литорали и в сублиторали на глубине 1–2 м и более, у открытых и полужащищенных участках.

Морской эвригалинный эвритермный вид.

Приводится для юго-западной части Черного моря (Aysel et al., 2005; Taskin et al., 2008).

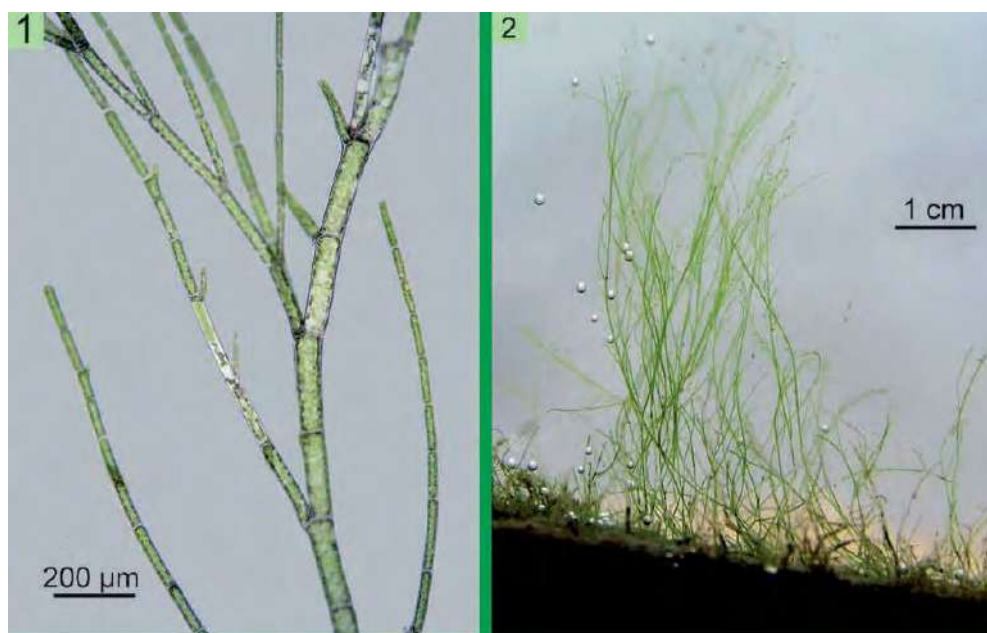


Рис. 9. *Cladophora flexuosa* (фото Э.А. и Т.В. Титляновых)

***Cladophora sericea* (Hudson) Kützinger 1843**

Conferva sericea Hudson (1762)

Conferva glaucescens Griffiths ex Harvey (1841)

Cladophora ovoidea Kützinger (1843)

Conferva glaucescens (Griffiths ex Harvey) Harvey (1849)

Слоевище светло- или темно-зеленое, часто блеклое, белесое, мягкое, тонкое. Образует густые дерновинки 5–25 см высотой, прикрепленные к субстрату с помощью ризоидов в основании таллома. Таллом кустистый или в виде массы спутанных нитей, в верхней части иногда разделяющийся на неотчетливые пряди и небольшие пучочки. Слоевище состоит из псевдодихотомически разветвленных основных осей, которые плотно усажены боковыми ветвями различной длины. Рост осуществляется за счет интеркалярного клеточного деления; серии молодых клеток продуцируют ветви от апикального полюса, и, таким образом, формируются ряды боковых веточек; старые клетки могут образовывать до 3 ветвей. Угол ветвления, как правило, 45° или меньше. Диаметр апикальных клеток 15–25 µm у бледно-зелёных растений, произрастающих в условиях яркого освещения, и 50–70 µm у темно-зелёных растений, произрастающих в тени, длина их в 3–16 раз больше ширины. Клетки основных ветвей цилиндрические 55–170 µm в диаметре, их длина в 1–15 раз больше ширины. Клеточные стенки 1–5 µm толщины в апикальных клетках и 7 µm у клеток основных ветвей. Клетки многоядерные с 1–30 ядрами в апикальных клетках и 150–250 ядрами в клетках основных ветвей.

Растения, растущие в условиях выраженной гидродинамики, остаются маленькими, до 5 см длиной, с согнутыми ветвями и слабовыраженной акропетальной организацией. В случае роста в более или менее защищенных от действия волн биотопах, растения могут достигать 25 см длины и более, и, как правило, имеют прямые ветви. У растений, находящихся под воздействием яркого освещения, клетки основных осей и ветвей светлее и уже, чем у растений, растущих в затененных условиях и имеющих более широкие тёмно-зелёные клетки.

Согласно мнению некоторых авторов, синонимами *Cladophora sericea* являются *Cladophora flexuosa* и *Cladophora crystallina*.

Cladophora sericea отличается от *C. albida* в основном апикальными клетками, которые у нее очевидно заострены. Кроме того, от каждой клетки конечных ветвей *Cladophora sericea* часто отходят короткие шипообразные веточки.

Размножение двужгутиковыми гаметами и четырехжгутиковыми зооспорами.

Представители этого вида растут на протяжении весны и лета, размножение происходит в летние месяцы. После размножения конечные веточки могут разлагаться, и таллом остаётся представленным лишь основными ветвями, которые зимуют и формируют новые молодые ветви следующей весной.

Морской вид. Обитает на камнях и скалах в литоральной и сублиторальной зонах, как у закрытых, так и открытых берегов; часто растёт в основании более крупных водорослей.

Приводится для Черного, Азовского и Каспийского морей.

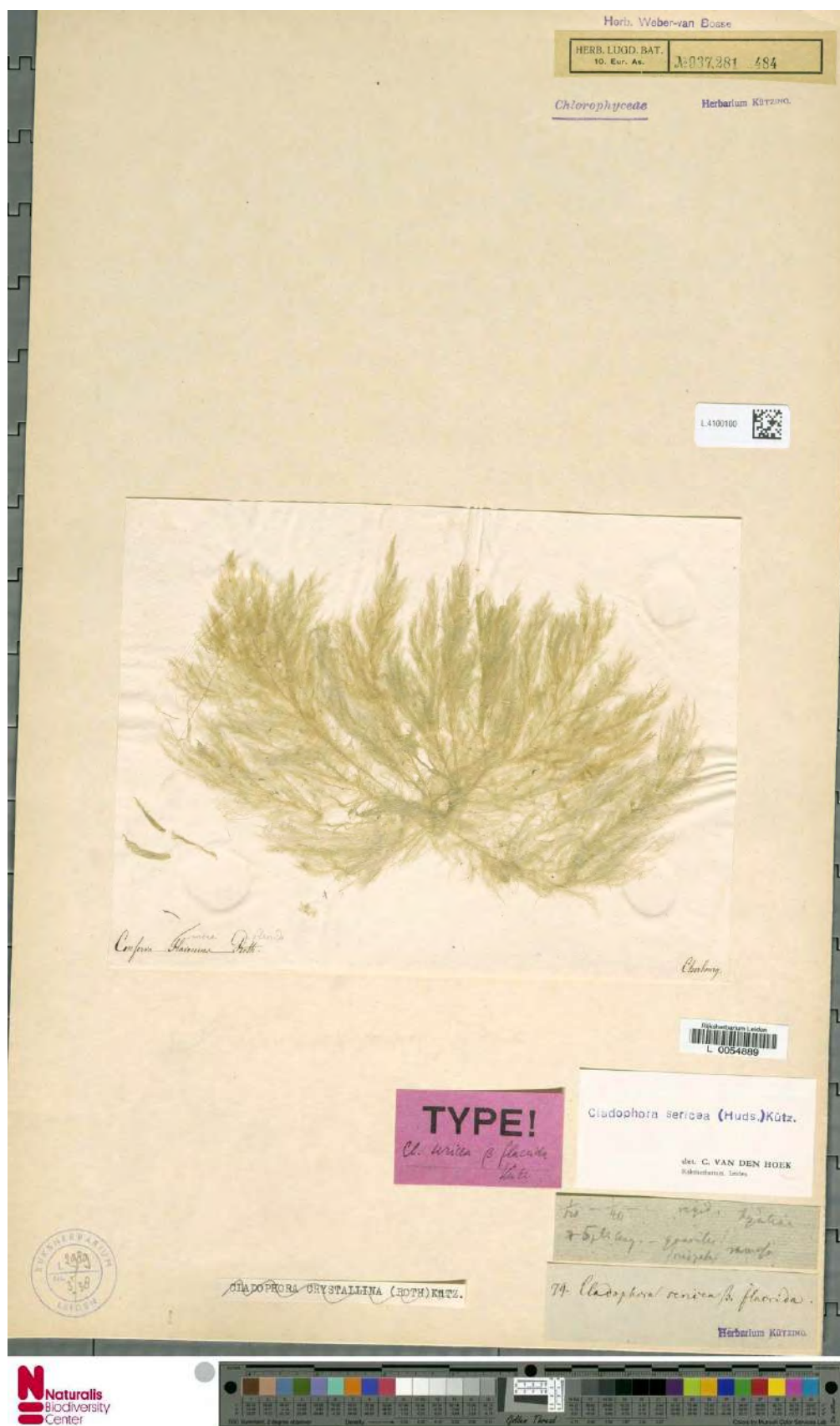


Рис. 10. Общий вид слоевища *Cladophora sericea*

([https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Cladophora_sericea#/media/File:Naturalis_Biodiversity_Center_-_L.4100100_-_Cladophora_sericea_\(Huds.\)_K%C3%BCtz_-_Chlorophyceae_-_Plant_type_specimen.jpeg](https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Cladophora_sericea#/media/File:Naturalis_Biodiversity_Center_-_L.4100100_-_Cladophora_sericea_(Huds.)_K%C3%BCtz_-_Chlorophyceae_-_Plant_type_specimen.jpeg)) (Huds.) Kütz. – Naturalis Biodiversity Center. CC0. Передача в общественное достояние)



Рис. 11 (а, б). Общий вид слоевища *Cladophora sericea* (Черное море) (фото Д.Ф. Афанасьева)



Рис. 12. Структура конечных веточек *Cladophora sericea* (фото Д.Ф. Афанасьева)



Рис. 13. Заостренные конечные веточки *Cladophora sericea* (фото Д.Ф. Афанасьева)

Комплекс *Cladophora coelothrix/prolifera*

В комплекс входят достаточно близкородственные, но морфологически хорошо различимые виды – *C. coelothrix* и *C. prolifera*.

Cladophora coelothrix Kützinger 1843

Aegagropila coelothrix (Kützinger) Kützinger (1845)

Cladophora Aegagropila coelothrix Kützinger (1849)

Образует скопления в виде темно зеленых дерновинок, подушечек, состоящих из густо переплетенных ветвящихся нитей. Слоевища неплотно прикреплены к субстрату ризоидами, развивающимися из нижнего полюса клеток. Ветвление беспорядочное. На всем протяжении слоевища развиваются ризоиды. Прикрепление к субстрату осуществляется с помощью ветвящихся или неветвящихся ризоидов, состоящих из одной или нескольких клеток и

развивающихся как из базальной, так и из апикальной частей клеток. Ризоиды могут давать начало новым побегам. Рост слоевища в длину за счет апикального и интеркалярного клеточного деления. Клетки в основании слоевища лишь немного длиннее и шире, чем в остальных частях. Ветви формируются в основном из апикальных частей клеток. Боковые ветви отделяются от основной оси поперечной перегородкой. Конечные нити и апикальные клетки часто изогнуты. Диаметр апикальных клеток 60–100 μm , длина их в 5–20 раз превышает ширину. Клетки основных ветвей 90–120 μm ширины, длина их в 4–15 раз больше ширины. Толщина клеточной стенки в апикальных клетках и конечных нитях 1–3 μm и до 8 μm в базальных клетках. Клетки многоядерные, в апикальных клетках 80–200 ядер, в клетках основных ветвей более 200 ядер.

Размножение в основном вегетативным делением.

Широко распространенный морской вид. В прикрепленном виде встречается преимущественно в затененных местообитаниях нижней литорали, псевдолиторали и сублиторали до глубины 2–3 м, на скалах или свободно лежит на илистом дне заливов и эстуариев.

Встречается в Черном и Азовском морях.

***Cladophora prolifera* (Roth) Kützinger 1843**

Conferva prolifera Roth (1797)

Слоевище тёмно-зелёное, чернеющее при высыхании, до 25 сантиметров длиной. Водоросли в виде грубых жёстких кустиков, состоящих из густо разветвленных конусообразных нитей. Каждая из старых клеток в нижней и средней частях таллома производит по одному ризоиду с кольцевыми сужениями в базальной части. Эти ризоиды растут вниз вдоль клеток, внизу спутываются и образуют заметную ножку, которая прикрепляется к субстрату. Рост осуществляется посредством деления апикальных клеток и их последующим увеличением. Каждая новая клетка продуцирует боковую ветвь, старые клетки могут формировать вторичные и, иногда, третичные ветви. Апикальные клетки цилиндрические, с закругленными кончиками, 90–200 μm в диаметре, их длина в 2–6 раз превышает ширину. Клетки основных осей и базальные клетки вытянутые, булабовидные, до 600 μm в диаметре, длина в 7–15 раз превышает ширину, в базальной части часто с кольцевыми сужениями. Ризоиды 40–100 μm в диаметре.

Клеточные стенки относительно толстые: до 30 μm толщиной у базальных клеток и 3–6 μm у апикальных клеток.

Морфология *Cladophora prolifera* достаточно постоянна и скорее всего не имеет существенных различий в разных экологических условиях.

Размножение двужгутиковыми зооспорами, формирующимися на кончиках ветвей.

Растения развиваются в нижней литорали, на затененной стороне валунов и скал и в сублиторали до глубины 20–30 и более метров, у защищенных или слегка подверженных волновому воздействию берегов. Растения встречаются в течение всего года, но наибольшее число находок относится к летнему периоду.

Тепловодный морской вид. В Черном море приводится только для побережья Турции (Aysel et al., 2004, 2005; Taskin et al., 2008).

Комплекс *Cladophora hutchinsiae/lehmanniana*

Комплекс представлен двумя близкородственными видами: *Cladophora hutchinsiae* и *Cladophora lehmanniana*.

***Cladophora hutchinsiae* (Dillwyn) Kützinger 1845**

Conferva hutchinsiae Dillwyn (1809)

Chloronitum hutchinsiae (Dillwyn) Gaillon (1928)

Conferva distans C.Agardh (1824)

Conferva rectangularis A.W.Griffiths (1833)

Cladophora rectangularis (A.W.Griffiths) Harvey (1846)

Cladophora hormocladia Kützinger (1849)

Cladophora brachyclona var. *laxa* Schiffer (1938)

Слоевище от светло- до темно зеленого, грубое, жесткое, до 10–15 (40) см в высоту. Растения прикреплены с помощью ризоидальной пластинки, старые растения могут быть неприкрепленными и формировать свободнолежащие массы. *Cladophora hutchinsiae* – морфологически весьма переменный вид. Таллом состоит из псевдодихотомически разветвленных главных осей, покрытых ветвями различной длины. Рост осуществляется за счет интеркалярных делений, молодые ветви чередуются с более старыми. В то же время, молодые растения могут иметь

достаточно выраженную акропетальную организацию конечных ветвей. Из одной клетки образуется одна ветвь, однако старые клетки способны иногда давать начало вторичным и даже третичным ветвям. Главные ветви цилиндрические, скудно разветвленные. Ветви первого порядка удлиненные, бичевидные. Апикальные клетки цилиндрические или слегка конические с тупыми верхушками, 90–195 μm в диаметре, длина их в 1–7 раз превышает ширину, клетки основных осей почти цилиндрические, (120) 240–400 μm в диаметре, длина в 1–4 раза превышает ширину. Стенки клеток относительно тонкие: 3–8 μm у апикальных клеток и до 40 μm у клеток основных осей.

Размножение зооспорами. После спороношения и разрушения конечных веточек, растения представлены псевдодихотомически разветвленными основными ветвями.

Морской вид, почти не встречается в солоноватых водах. Произрастает как в зоне литорали, так и в сублиторали до глубины 20 м, у открытых и закрытых берегов, в условиях как спокойной, так и выраженной гидродинамики. В заливах может образовывать свободноплавающие скопления.

Встречается в Черном море (побережья Турции, России и Украины).

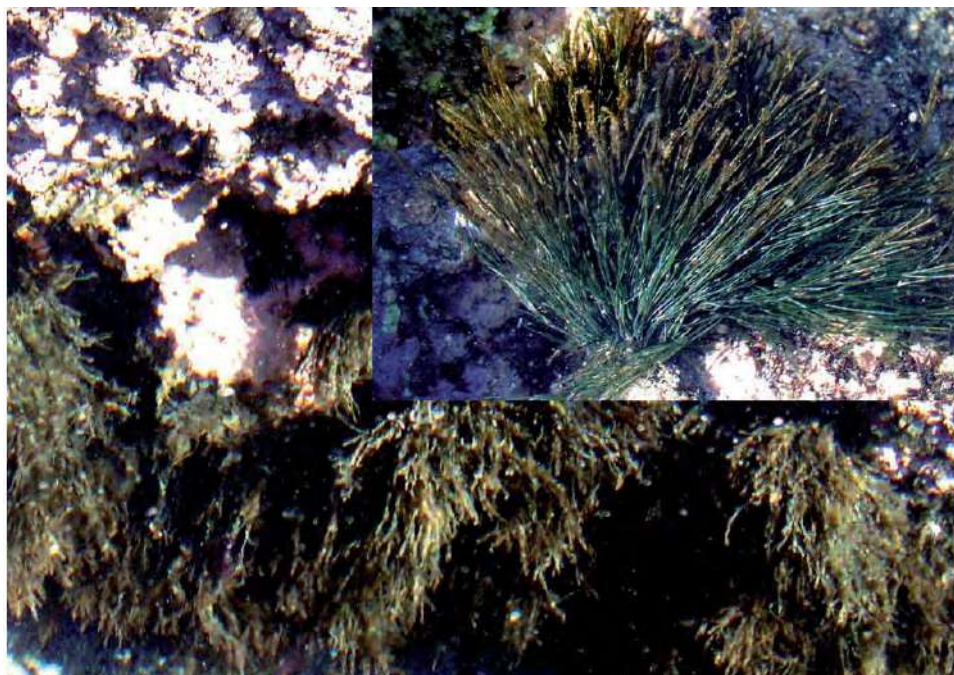


Рис. 14. *Cladophora hutchinsiae* (фото Э.А. и Т.В. Титляновых)

***Cladophora lehmanniana* (Lindenberg) Kützinger 1843**

Conferva lehmanniana Lindenberg 1840

Таллом зелёный или тёмно-зелёный в виде плотных жестких кустиков до 4 см высотой, состоящий из псевдодихотомически разветвленных главных осей, которые оканчиваются акропетальной организованной, часто серповидно изогнутой системой ветвей. Прикрепляется к субстрату ризоидами, которые развиваются из базальных клеток. Рост в основном обеспечивается делением апикальных клеток конечных ветвей, от апикального полюса каждой клетки отходит новая ветвь. Интеркалярные деления встречаются в средней и нижней частях таллома. Старые клетки иногда производят вторичные или третичные ветви. Апикальные клетки цилиндрические или слегка булабовидные с закругленным кончиком, диаметром 90–160 μm , длина их в 2–6 раз больше ширины. Клетки основных осей цилиндрические диаметром 140–330 μm , длина их в 2–10 раз больше ширины. Клеточные стенки относительно толстые: толщиной 10–15 μm у апикальных клеток и до 50 (75) μm у клеток основных осей.

Cladophora lehmanniana несколько напоминает другие виды кладофор с акропетальной организацией таллома (*Cladophora vagabunda*, *Cladophora dalmatica*, *Cladophora laetevirens*), но отличается от них более жесткой текстурой и более грубым ветвлением.

Известно только размножение четырехжгутиковыми зооспорами 13–18 μm в диаметре.

Морской эвригалинный тепловодный вид. Встречается в литоральных ваннах и на мелководье в сублиторали.

Достаточно редкий вид. В Чёрном море приводится для побережий Турции (Aysel et al., 2004, 2005; Taskin et al., 2008) и Румынии (Celan, 1958). Распространение нуждается в уточнении.

Комплекс *Cladophora liniformis/siwaschensis* (?)

Согласно мнениям некоторых авторов, *Cladophora liniformis* может быть конспецифична *Cladophora siwaschensis* (van den Hoek, 1963).

***Cladophora liniformis* Kützinger 1849**

Слоевище светло- или темно зеленое, образованное свободноплавающими нитями около 9 см в длину. Таллом состоит из неветвящихся или скудно ветвящихся нитей без регулярной организации. Ризоиды иногда образуются в нижней части, но без прикрепления к субстрату. Главные оси могут быть как с боковыми ветвями, так и без них; боковые ветви чаще разные по длине. Из одной клетки образуется только одна ветвь. Апикальные клетки 22–40 μm в диаметре, длина их в 5–20 раз превышает ширину, клетки конечных веточек 22–50 μm в диаметре, длина их в 4,5–17,0 раз превышает ширину, клетки основных осей 90 μm в диаметре, длина в 2,5–9,0 раз превышает ширину.

Cladophora liniformis может быть сходна со скудно разветвленными кустиками *Cladophora vagabunda*. В слабосоленых водах может быть похожа на *C. globulina* и *C. glomerata*.

Размножение только вегетативное, частями таллома, а также акинетами.

Морской вид, проникает в солоноватые водоемы, образует лежащие на илу или песке скопления, либо свободно плавает в эстуариях или лагунах. Часто образует спутанные массы вместе с видами таких родов как *Ulva* и *Zostera*. Встречается, вероятно, в течение всего года.

Встречается в северной части Черного моря (побережья России, Украины и Румынии) и в Азовском море.

***Cladophora siwaschensis* C. Meyer 1922**

Слоевище беспорядочно разветвленное с большим количеством как длинных, так и коротких ветвей. Конечные веточки, обильно усаженные более короткими нитями, обычно серповидно изогнуты. Прикреплено к грунту только на начальном этапе развития, обычно встречается свободно лежащим на грунте, либо плавающим в виде шариков от 0,1 до 2 см в диаметре, бледно зеленоватое или желтоватое. У шарообразных слоевищ ветви сильно перепутаны. Базальные перегородки у новых ветвей могут отсутствовать, особенно в местах, где ветви отходят под прямым углом. Клетки цилиндрические или неопределенных очертаний, особенно в базальной части. Апикальные клетки цилиндрические, с

тупой вершиной 15–24 μm шириной, длина их в 10–13 раз превышает ширину; клетки основных ветвей 39–59 μm шириной, длина в 3–8 раз больше ширины.

Морской вид. Обитает в местах как с миксомезогалинной, так и с повышенной соленостью от 15 (возможно и меньше) до 80 ‰. Встречается в мелководных биотопах как у открытых, так и закрытых берегов, в эстуариях, лагунах.

Встречается в северной части Черного моря (побережья России, Украины и Румынии) и в Азовском море. Вероятно, эндемик.



Рис. 15. Общий вид талломов *Cladophora siwaschensis* (м. Тузла, Черное море)
(фото Д.Ф. Афанасьева)

Комплекс *Cladophora vagabunda*

В зависимости от способа интерпретации данных молекулярно-генетических исследований, *Cladophora vagabunda* вместе с *Cladophora dalmatica* и *Cladophora laetevirens* может рассматриваться либо как единый вид, либо как комплекс близких криптических видов с однотипной архитектоникой таллома, но различным диаметром клеток, традиционно приписываемых разным таксонам.

Ввиду сложности разделения видов комплекса *Cladophora vagabunda*, в сомнительных случаях достаточно указать принадлежность к комплексу и воздержаться от дальнейшей идентификации.



Рис. 16. Характерная архитектура таллома представителей комплекса *Cladophora vagabunda* (Черное море) (фото Д.Ф. Афанасьева)

***Cladophora dalmatica* Kützing 1943**

Растет в виде губчатых пучков до 10 см (иногда 20–50 см) в высоту, от бледно зеленого до травянистого цвета, состоящих из ди- и трихотомически ветвящихся главных осей, вся система ветвей часто серповидно изогнута, в то время как верхушки более или менее прямые, или слегка загнутые. Встречаются как прикрепленные (с помощью ризоидального диска), так и неприкрепленные формы. Рост осуществляется в основном за счет апикального деления клеток, но в нижних частях иногда можно наблюдать интеркалярный рост. Молодые клетки образуют одну ветвь из верхней части клетки, отделяющуюся косой перегородкой, в то время как старые клетки образуют 4–5 ветвей со слегка горизонтальной перегородкой, что создает псевдодихотомию. Апикальные клетки цилиндрические с закругленным кончиком, диаметром 13–75 μm , длина их в 3–13 раз больше ширины. Клетки основных осей 60–150 μm , длина клеток в 2–20 раз превышает ширину. Клеточная стенка относительно тонкая – до 5 μm у основных нитей.

При определении *Cladophora dalmatica* легко может быть спутана с другими видами, характеризующимися акропетальной организацией таллома (*Cladophora laetevirens*, *Cladophora vagabunda*), отличается от них в основном меньшими размерами клеток. Также может быть спутана с *Cladophora glomerata*, от которой отличается более узкими клетками.

Размножение двужгутиковыми гаметами и четырехжгутиковыми зооспорами.

Широко распространённый морской вид. Встречается в теплых и умеренных водах. В заметных количествах присутствует в фитоценозах только весной и летом.

Произрастает как в защищенных, так и в открытых местах. Образует густые заросли вблизи уреза воды или выше него, либо плавающие массы в закрытых заливах и лагунах солоноватых или соленых водоемов.

Обычный вид в Черном море.

***Cladophora laetevirens* (Dillwyn) Kützing 1843**

Conferva trixocoma (Kützing) P.Crouan & H.Crouan (1867)

Cladophora utriculosa Kützing var. *laetevirens* (1885)

Cladophora fracta Harvey (1849)

Cladophora utriculosa Kützting var. *fracta* (Harvey) De Toni (1889)

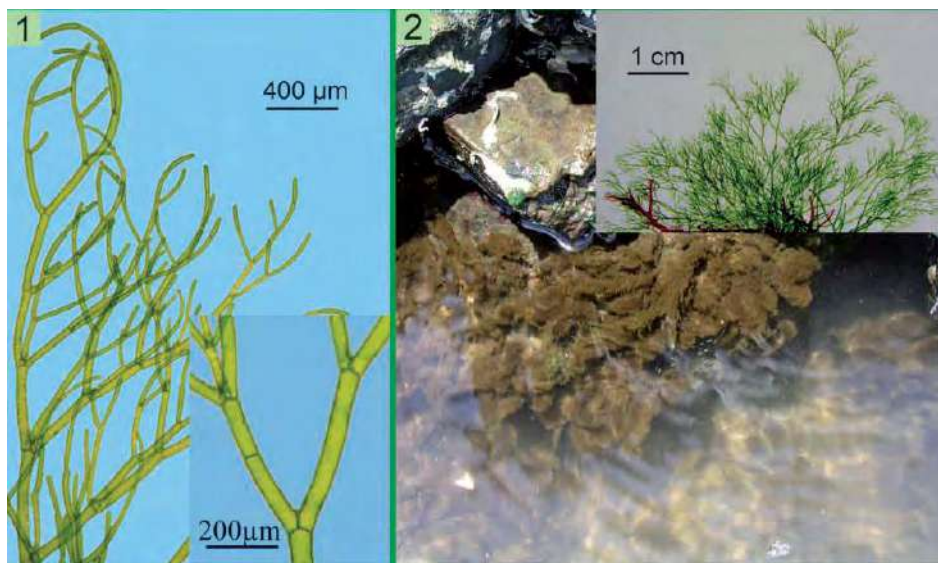
Образует губчатые или кустистые пучки длиной от 1 до 20–30 см, от светло- до темно зеленого цвета. Прикрепляется к грунту при помощи ризоидов в основании слоевища. Таллом образован псевдодихотомически разветвленными главными осями, которые оканчиваются гребенчатыми и слегка загнутыми пучками ветвей с псевдотрихотомическим и односторонним (иногда очередным) ветвлением, с углом ветвления 25–45°. Ветвление неравномерное, в апикальной части клетки образуют одну ветвь, тогда как клетки в нижней части слоевища формируют мутовки из 3–4 (5) ветвей. Апикальные клетки цилиндрические с туповатыми вершинами, либо булабовидные, 34–110 μm ширины, длина их в 2,5–10,0 раз больше ширины. Клетки главных ветвей 100–260 μm шириной, длина их в 2–10 раз больше ширины. Базальная клетка 75–80 μm в диаметре, 2–8 диаметров длиной, заканчивающаяся разветвленными ризоидами. Клеточные стенки у апикальных клеток тонкие, порядка 1 μm , у основных ветвей – до 10 μm толщины.

Размножение при помощи четырехжгутиковых зооспор и двухжгутиковых гамет.

Широко распространённый морской вид. Встречается в теплых и умеренных водах.

Представители этого вида обнаруживаются на камнях в зоне литорали и верхней сублиторали, в затененных местообитаниях как защищенных, так и открытых берегов. Встречаются в эстуариях.

Достаточно часто встречается в Черном море, в Керченском проливе, Таманском заливе и в Каспийском море.



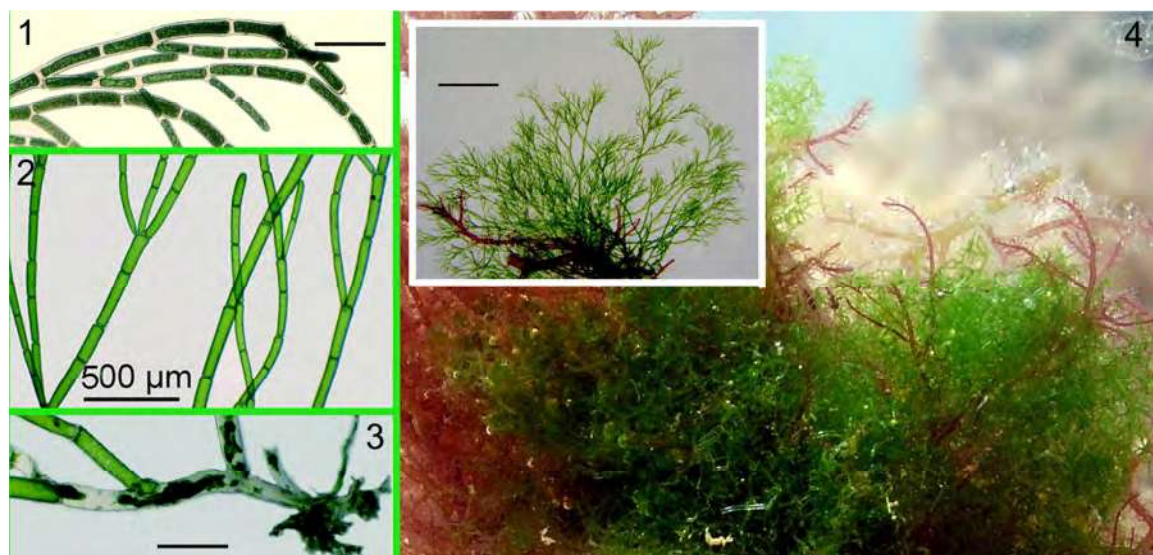


Рис. 17 (а, б, в). *Cladophora laetevirens* (а, б – фото Э.А. и Т.В. Титляновых, в – фото А.Н. Камнева)

***Cladophora vagabunda* (Linnaeus) van der Hoek 1963**

Слоевище от бледно-зеленого до светло-зеленого цвета, нитчатое, кустистое, в виде сферических масс, пучков или губчатых кустиков от 3 до 30 (50) см высотой,

прикрепленное или свободноплавающее. Прикрепляется с помощью ризоидальной пластинки, которая возникает из нижнего отдела базальных клеток. Таллом состоит из псевдодихотомически разветвленных главных осей, которые оканчиваются системой акропетально организованных, часто серповидно изогнутых боковых веточек, иными словами, густо разветвленных пучков. Конечные веточки расположены односторонне, под углом 50–90 (140°) в главных осях и под углом 25–55° в верхней части слоевища. Рост конечных веточек в основном апикальный, в срединной части таллома – интеркалярный. Клетки образуют 4–5 веточек. Молодые ветви, образованные из апикальной части клетки, отделяются косыми перегородками, которые со временем занимают горизонтальное положение, формируя мутовки. Апикальные клетки цилиндрические, слегка сужающиеся или булабовидные (при формировании зооспор или акинет), диаметром 17–85 μm , длина их в 1,5–25,0 раз превышает ширину. Клетки основных стволов цилиндрические, 80–300 μm в диаметре, длина их в 1,5–15,0 раз больше ширины. Клеточная стенка 4–5 μm толщины в апикальных клетках и 7–9 μm – в клетках главных осей.

У неприкрепленных, свободноплавающих растений углы отхождения боковых ветвей больше, чем у прикрепленных растений. У растений, произрастающих в условиях яркого освещения, клетки конечных ветвей бледнее и уже, тогда как у растений из затененных местообитаний они темно-зеленого цвета и обычно имеют более широкие клетки.

Размножение посредством двужгутиковых изогамет и четырехжгутиковых зооспор, а также акинетами. Зооспоры наблюдаются в конце лета.

Вероятно, растения представлены в биотопах круглый год, максимально интенсивный рост наблюдается весной и летом. Зимой растения представлены «голыми» кустиками, состоящими только из главных осей, которые прорастают новыми ветвями с наступлением весны.

Широко распространённый морской вид теплых и умеренно-теплых вод, который встречается на скалах, камнях, в верхней части сублиторали, в псевдолиторали, супралиторали и на литорали, у достаточно защищенных берегов. Талломы иногда прикрепляются даже к гальке, раковинам или растут как эпифиты. Формируют плавающие массы на поверхности мелководных эстуариев и лагун; могут лежать в виде грязных подушек на поверхности солоноводных мелководий.

Способен проникать из морских водоемов в солоноватоводные, как правило, с соленостью не ниже 15 ‰.

Приводится для Черного, Азовского и Каспийского морей.



Рис. 18. *Cladophora vagabunda* (фото Э.А. и Т.В. Титляновых)

Комплекс пресноводно-солоноватоводных видов

В комплекс входят близкородственные виды (возможно даже представляющие собой один полиморфный вид), из которых в Понто-Каспийском бассейне встречаются *Cladophora glomerata*, *Cladophora globulina* и *Cladophora fracta* (Škaloud et al., 2018).

Все вышеуказанные виды морфологически весьма переменчивы, встречаются обычно в пресных водах, но могут проникать в воды с соленостью почти до 20 ‰, где они, как правило, встречаются в защищенных, часто достаточно эвтрофированных местообитаниях. Эти виды иногда трудно отличить от некоторых морских видов, проникающих в солоноватые воды, таких как, например, *Cladophora vagabunda*. Для миксомезогалинных вод Черного, Азовского и Каспийского морей эта проблема может быть весьма актуальной.

***Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kützinger 1843**

Conferva glomerata Linnaeus (1753)

Conferva rigida Hudson (1762)

Таллом от светло- до темного зелёного (у форм, произрастающих в условиях яркого освещения и затененных местообитаниях, соответственно) состоит из плотно или достаточно редко разветвленных (иногда вовсе не разветвленных) нитей, прикрепленных к субстрату, или свободноплавающих. Слоевища прикреплены в условиях интенсивной гидродинамики, в стоячих водах часто формируют не прикрепленные свободноплавающие массы.

Слоевище варьирует от отчётливо акропетально организованного с преобладанием апикального роста до нерегулярно организованного с более-менее выраженным интеркалярным ростом. У прикреплённых слоевищ ветвление часто концентрируется в нижней части растения. Клетки цилиндрические, диаметр апикальных клеток (20) 24–58 (90) μm варьирует в условиях разного освещения, главные оси до 150 μm в диаметре. Клетки в длину в 3–30 раз превышают ширину.

Размножение двужгутиковыми зооспорами, акинетами и фрагментацией.

Широкораспространенный пресноводный и солоноватоводный вид умеренной зоны. Проникает в морские воды соленостью до 17 ‰, по большей части в лагунах или эстуариях.

Возможные ошибки в определении этого вида связаны с тем, что этот вид вероятно наиболее вариабельный из всех видов кладофор. Особей этого вида, в зависимости от интенсивности ветвления и его паттернов, можно спутать с представителями *Cladophora vagabunda*, *Cladophora dalmatica*, *Cladophora liniformis*, *Cladophora fracta* и *Cladophora globulina*.

Приводится для Черного, Азовского и Каспийского морей.

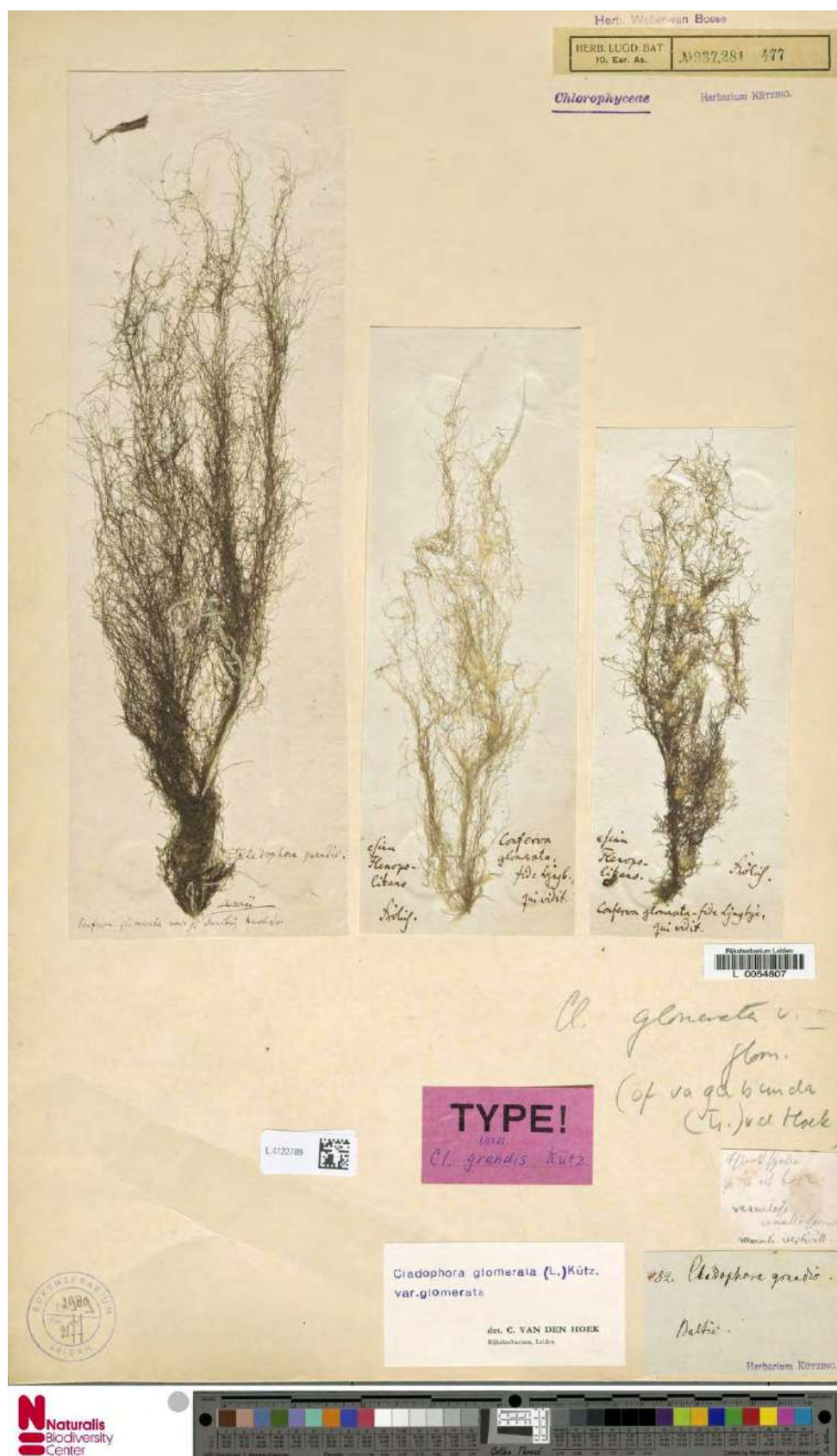


Рис. 19. Гербарные образцы *Cladophora glomerata*

([https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Cladophora_glomerata#/media/File:Naturalis_Biodiversity_Center_-_L.4122789_-_Cladophora_glomerata_\(L.\)_K%C3%BCtz._var._glomerata_\(L.\)_K%C3%BCtz._-_Chlorophyceae_-_Plant_type_specimen.jpeg](https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Cladophora_glomerata#/media/File:Naturalis_Biodiversity_Center_-_L.4122789_-_Cladophora_glomerata_(L.)_K%C3%BCtz._var._glomerata_(L.)_K%C3%BCtz._-_Chlorophyceae_-_Plant_type_specimen.jpeg)) (Huds.) Kütz. – Naturalis Biodiversity Center. CC0. Передача в общественное достояние)



Рис. 20. Общий вид слоевищ *Cladophora glomerata* (Балтийское море)

(https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Cladophora_glomerata#/media/File:Floating_tuft_of_Cladophora_glomerata.jpg) W.carter – Own work. CC0. Передача в общественное достояние)



Рис. 21. Слоевища *Cladophora glomerata* (слабоминерализованные лиманы Азовского моря)
(фото Д.Ф. Афанасьева)



Рис. 22. Структура конечных веточек *Cladophora glomerata* (фото Д.Ф. Афанасьева)

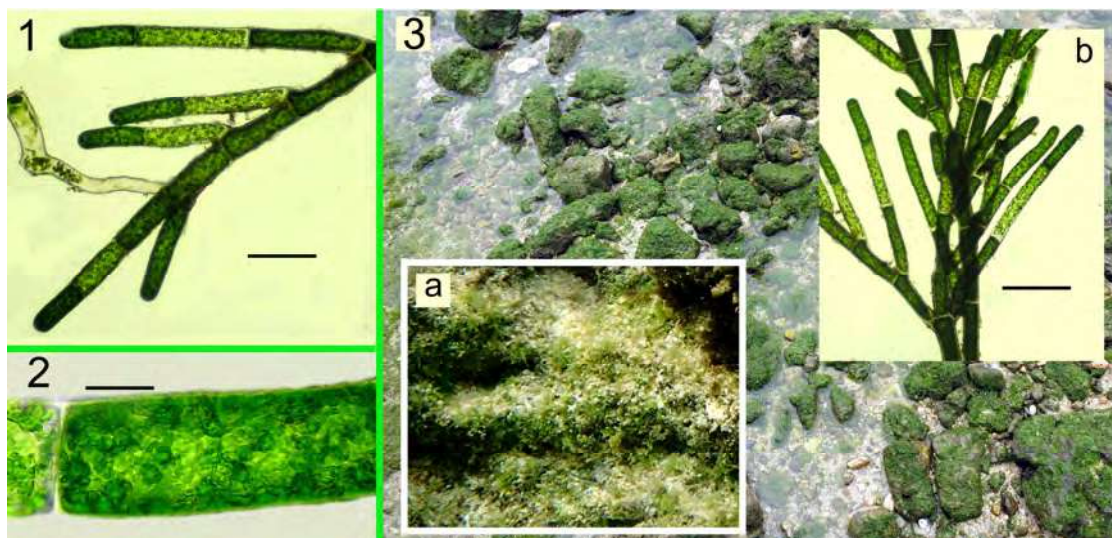


Рис. 23. *Cladophora glomerata* (фото Э.А. и Т.В. Титляновых)

***Cladophora globulina* (Kützinger) Kützinger 1845**

Conferva globulina Kützinger (1833)

Cladophora fracta var. *globulina* (Kützinger) Rabenhorst (1868)

Таллом представлен длинными тонкими неветвящимися или редко ветвящимися нитями, обычно не прикреплен, иногда прикреплен с помощью ризоидов. Молодые растения более густо разветвлены, старые – чаще не разветвлены. Рост осуществляется интеркалярным делением клеток. Веточки широко расставлены. Отхождение ветвей латеральное или субапикальное, редко псевдодихотомическое. Апикальные клетки цилиндрические или конические, часто со слегка набухшими кончиками, 9–22 μm в диаметре, длина в 3–7 раз превышает толщину. Клетки основных осей 16–27 (38) μm в диаметре, длина в 3–11 раз больше ширины. Вегетативное размножение фрагментацией и акинетами, формирующимися во вздутых толстостенных клетках.

При определении может быть спутан с редко разветвленными талломами *Cladophora glomerata*. Иногда может слегка напоминать *Cladophora vagabunda* и *Cladophora liniformis*.

Пресноводный и солоноватоводный вид. Обычно встречается в пресных водах, очень редко в водах с почти полной морской соленостью. Слоевища свободноплавающие на поверхности воды или лежащие на дне, часто образует маты с другими водорослями.

Приводится для Черного (Green..., 2007) и Каспийского морей (Zhakova, 2006).

***Cladophora fracta* (O.F.Müller ex Vahl) Kützinger 1843**

Conferva fracta O.F.Müller ex Vahl (1787)

Rothella fracta (Müller ex Vahl) Gallion (1833)

Талломы прикрепленные или свободноплавающие. Молодые растения демонстрируют слабо- или хорошо различимую акропетальную организацию, связанную с доминированием апикального роста. С возрастом интеркалярный рост становится преобладающим и ветвление меняется на более нерегулярное. Неприкрепленные свободноплавающие растения, формирующие спутанные маты, намного более характерны для этого вида, чем прикрепленные, и всегда демонстрируют нерегулярное ветвление и интеркалярный рост. Некоторые клетки

способны к вторичному и третичному ветвлению. Апикальные клетки цилиндрические или слегка конические, 10–28 (32) μm в диаметре, в 3,5–25,0 раз длина превышает ширину. Клетки конечных ветвей 17–38 μm в диаметре, их длина в 3–17 раз превышает ширину. Основные оси до 85 μm в диаметре с клетками, длина которых в 1,5–14,0 раз превышает ширину.

Cladophora fracta в солоноватых водах может напоминать *Cladophora glomerata* и *Cladophora vagabunda*. При четко выраженной акропетальной организации также напоминает *Cladophora dalmatica*.

Размножение фрагментацией, акинетами и двужгутиковыми зооспорами.

Пресноводный и солоноватоводный вид. Обычно встречается в пресных водах, но проникает и в воды с невысокой соленостью. Приурочен к эвтрофным местообитаниям. Наиболее обилен весной.

Приводится для Черного, Азовского и Каспийского морей.

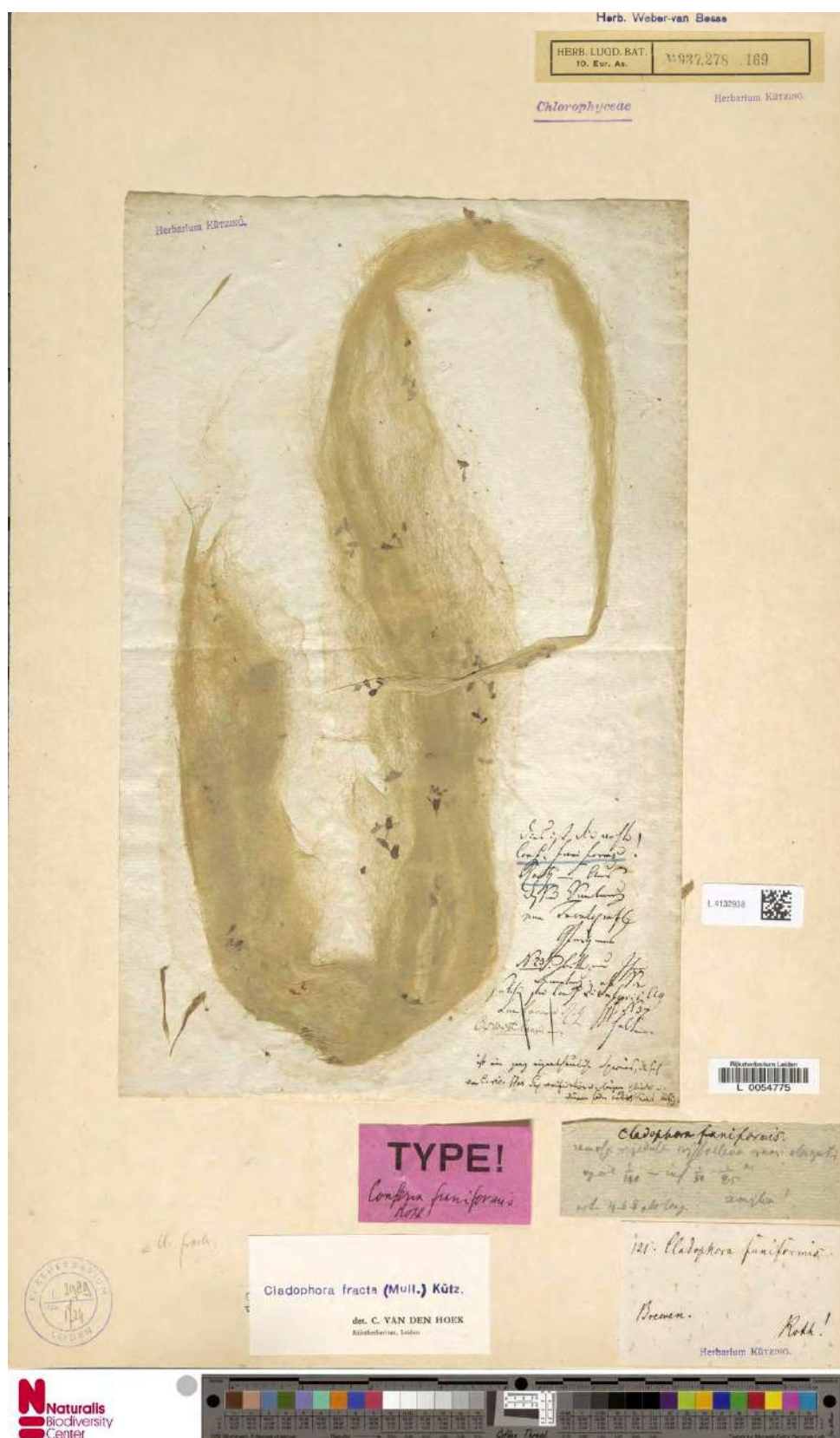


Рис. 24. Гербарные образцы *Cladophora fracta*

([https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Cladophora_fracta#/media/File:Naturalis_Biodiversity_Center_-_L.4132938_-_Cladophora_fracta_\(O.F.M%C3%BCll._ex_Vahl\)_K%C3%BCtz._-Chlorophyceae_-_Plant_type_specimen.jpeg](https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Cladophora_fracta#/media/File:Naturalis_Biodiversity_Center_-_L.4132938_-_Cladophora_fracta_(O.F.M%C3%BCll._ex_Vahl)_K%C3%BCtz._-Chlorophyceae_-_Plant_type_specimen.jpeg)) (O.F.Müll. ex Vahl) Kütz. – Naturalis Biodiversity Center CC0. Передача в общественное достояние)

Виды, не входящие в комплексы с другими видами Понто-Каспийского бассейна

***Cladophora hauckii* Børgesen 1946**

Cladophora fracta f. *hauckii* (Børgesen) Slootweg

Cladophora fracta f. *marina* Hauck (1884)

Вид, подтвержденное распространение которого ограничивается Индийским океаном. Нахождение вида в морях Понто-Каспийского бассейна сомнительно. Находки этого вида в Средиземном море также требуют подтверждения (Guiry, Guiry, 2019). Приводится под названием *Cladophora hauckii* только в одной работе по турецкому побережью Черного моря (Taskin et al., 2008). Ван ден Хук (1963) указывает ее в качестве синонима *Cladophora vagabunda*. Название *Cladophora fracta* f. *marina*, указанное в AlgaeBase.org, как синоним *Cladophora hauckii*, упоминается для Каспийского моря с пояснением, что это синоним *Cladophora vagabunda* (Zhakova, 2006). Распространение нуждается в уточнении.

***Cladophora ruchingeri* (C.Agardh) Kützinger 1845**

Conferva ruchingeri C.Agardh (1824)

Cladophora nitida var. *ruchingeri* (C.Agardh) Ardissonne (1886)

Cladophora sericea f. *ruchingeri* (C.Agardh) Hamel (1929)

Талломы достаточно длинные (до 70 см), скорее малоразветвленные, переплетающиеся и образующие скрученные пряди. Рост осуществляется в основном за счет интеркалярных делений. Слоевище с несколькими длинными ветвями, которые имеют ту же толщину, что и главная ось, заканчивающиеся более интенсивно разветвленными верхушками. Ветвление псевдодихотомическое, на основных осях произрастают ветви различной длины. Конечные ветви короткие и относительно жесткие, с клеточными стенками около 4–6 μm , одна клетка продуцирует не более чем одну ветвь. Апикальные клетки диаметром 38–55 μm , длина в 3–6 раз превышает ширину. Клетки основных осей диаметром до 160 μm , длина в 2–7 раз превышает ширину.

Cladophora ruchingeri – недостаточно изученный вид. На ранних стадиях развития особи этого вида трудно отличимы от многих других морских видов

клатофор, особенно от *C. sericea*. Однако, длинные редко ветвящиеся, скручивающиеся в пряди талломы зрелых экземпляров достаточно уверенно позволяют идентифицировать этот вид.

Размножение четырехжгутиковыми зооспорами.

Морской эвригалинный тепловодный вид, имеет широкую экологическую валентность, характеризуется высокой скоростью роста, как и многие другие виды клатофор.

В Черном море указывается для его юго-западной части (Gallardo et al., 1993), у побережья Румынии (Celan, 1958; Caraus, 2002).

***Cladophora rupestris* (Linnaeus) Kützinger 1843**

Conferva rupestris Linnaeus (1753)

Conferva nuda Harvey (1836)

Cladophora nuda (Harvey) Harvey (1849)

Талломы тёмно-зелёные, часто с синеватым оттенком, жесткие, плотные, высотой до 15 см (редко до 20 см) состоят из густо разветвленных, сжатых ветвей, часто напоминают метелку. Прикрепляются к субстрату базальной пластинкой, подошва четко выражена. Рост осуществляется в основном интеркалярным делением клеток. Как правило, каждая новая клетка продуцирует ветвь из своей апикальной части, образуя оси, в которых старые ветви находятся между более молодыми. Старые клетки основных осей часто продуцируют 3–4, иногда 5 ветвей. Основные ветви делятся псевдодихотомически, трихотомически или полихотомически. В средней части слоевища преобладает полихотомия. Ветви отходят от основных осей под углом 30–45°, иногда более. Апикальные клетки цилиндрические или слегка конусообразные, с тупыми кончиками, диаметром 40–80 µm, длина в 2–6 раз превышает ширину. Клетки основных осей цилиндрические, диаметром 90–220 µm, длина в 2–7 раз превышает ширину. Клеточные стенки толстые и слоистые: (2) 4–12 µm в толщину в апикальных клетках и до 15–50 µm в толщину у клеток основных осей.

Cladophora rupestris относится к одному из немногих видов клатофор, которые достаточно легко определяются. Характерны следующие признаки: жесткое грубое слоевище, представленное хорошо оформленными кустиками с выраженной

подошвой, темно-зеленый цвет растений, хорошо выраженная полихотомия (особенно в средней части таллома) и заметно утолщенные клеточные стенки.

Размножение четырехжгутиковыми зооспорами и двухжгутиковыми изогаметами, формирующимся в конечных веточках.

Cladophora rupestris встречается в псевдолиторали, в средней и нижней литорали, на поверхности камней или в литоральных ваннах, часто покрывая значительные площади скал, или в сублиторали, во втором ярусе, под другими крупными водорослями. Растения, растущие в местах подверженных интенсивному волновому воздействию, как правило, менее 8 см в длину, тогда как талломы из защищенных биотопов могут достигать длины 20 см и при этом быть менее жесткими, более бледными, с менее четкой формой кустиков и менее выраженной полихотомией.

Распространена в умеренных и умеренно-холодных водах. В Черном море приводится для побережья Румынии (Celan, 1958; Caraus, 2002). Указывается для Каспийского моря (Zhakova, 2006). Распространение нуждается в уточнении.



Рис. 25. Общий вид слоевища *Cladophora rupestris* (Северное море)

(https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Cladophora_rupestris#/media/File:Cladophora_rupestris_Helgoland.jpg)
Cladophora rupestris (L.) Kütz., herbarium sheet. Collected 1985-09-10, Heligoland (Germany) Gabriele Kothe-Heinrich – Own work. CC BY-SA 3.0)



Рис. 26. Гербарные образцы *Cladophora rupestris*

(https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Cladophora_rupestris#/media/File:Cladophora_rupestris.jpg) Anonymous (author) – Scan from the original work. Общественное достояние)

***Cladophora vadorum* (Aresch) Kützing (1849)**

Формирует не слишком обильно ветвящиеся кустики 2–50 см высотой. Слоевища прикрепленных растений и растений, растущих в более или менее

подвижной воде, состоят из густо расположенных псевдодихотомически и латерально ветвящихся окончаний главных осей с доминированием в этой системе ветвления апикального роста и более-менее отчетливой акропетальной организацией. Слоевища, произрастающие в местообитаниях со слабой гидродинамикой, характеризуются доминированием интеркалярного роста и неясной акропетальной организацией. Вторичные веточки могут образовываться на некотором расстоянии от верхушки путем отделения косой перегородкой. В результате интенсивного спороношения в конечных веточках может наблюдаться разрушение таллома и слоевище может продолжить свой рост благодаря интеркалярному делению основных ветвей. Позиция клеточной перегородки в более старых клетках может быть слегка горизонтальной, что формирует псевдодихотомию. С увеличением расстояния от верхушки, клетки становятся способными давать вторичные, третичные, а иногда даже веточки четвертого порядка. В мутовке, как правило, 2–3 веточки. Вегетативные апикальные клетки обычно очень вытянутые и отчетливо сужены. Клетки с акинетами в состоянии спороношения цилиндрические или бочкообразные. Диаметр апикальных клеток 27–65 μm , длина в 2,5–24,0 раза превышает ширину. Клетки основных осей 120–200 μm , соотношение длины к ширине – 2:11.

C. vadorum имеет некоторое сходство с *C. sericea* и морфологическими формами *C. vagabunda*, растущими в спокойной гидродинамической обстановке. Отличается от *C. sericea* более длинными цилиндрическими апикальными клетками и более редким разветвлением с большими промежутками между ветвями. От *C. vagabunda* отличается отсутствием отчетливых акропетальных пучков молодых веточек и более редким ветвлением.

Морской вид. Обитает на камнях, скалах, раковинах, близь уреза воды. Образует плавающие куртинки на поверхности стоячих водоемов.

Встречается в Черном (однако не приводится для побережий Турции и Грузии) и Азовском морях.



Рис. 27. Общий вид слоевища *Cladophora vadorum* (Черное море) (фото Д.Ф. Афанасьева)

***Lychaete* J.Agardh 1846**

Acrocladus Nägeli, 1847

Род *Lychaete* в составе 19 видов был выделен в качестве отдельного рода из состава рода *Cladophora* на основании молекулярно-генетических исследований (Boedeker et al., 2016; Wynne, 2017). Эта группа видов относится к кладе «Longi-articulatae» (Boedeker et al., 2016), соответствующей секции «Longi-articulateae» (Hamel, 1924), признаваемой ван ден Хоком (van den Hoek, 1963, 1982; van den Hoek, Chihara, 2000) и ранее рассматривавшейся как часть рода *Cladophora*.

***Lychaete echinus* (Biaosoletto) M.J.Wynne 2017**

Conferva echinus Biaosoletto (1841)

Aegagropila echinus (Biaosoletto) Kützing (1845)

Cladophora echinus (Biaosoletto) Kützing (1849)

Acrocladus echinus (Biaosoletto) Boedeker (2016)

Слоевище, обильно разветвленное, небольшое, до 5 см высоты, формирует дерновинки или полусферы, прикрепленные к грунту либо к другим водорослям, иногда свободнолежащие на грунте. Ветвление беспорядочное, ветви отходят односторонне, супротивно или формируют мутовки из нескольких (до 5 ветвей).

Ризоиды развиваются по всей длине слоевища. Клетки в средней части таллома образуют ризоиды из своей нижней части, а клетки ближе к основанию – из верхней. Клетки в верхней части слоевища цилиндрические, сильно вытянутые, более старые – булавовидные. Рост слоевища в длину за счет апикального и интеркалярного клеточного деления. Апикальные клетки 100–195 μm диаметром, длина их в 3,5–9,0 раз превышает ширину; клетки основных ветвей диаметром 210–300 μm , их длина в 2,5–7,0 раз превышает ширину. Оболочки клеток толстые.

Морской вид. Встречается на скалах, водорослях, песчаном грунте, в соленых и солоноватых водоемах.

Встречается в Черном (побережья Турции, России и Украины) и Азовском морях.

***Lychaete pellucida* (Hudson) M.J.Wynne 2017**

Conferva pellucida Hudson (1762)

Cladophora pellucida (Hudson) Kützing (1843)

Acrocladus pellucidus (Hudson) Boedeker (2016)

Таллом зелёный или тёмно-зелёный, часто полупрозрачный, просвечивающий, жесткий, с пучками ветвей на грубых основных осях, обычно до 4–8 см (иногда до 30 см) длины. Характерно псевдодихотомическое ветвление основных осей и акропетальная организация системы ветвления. Талломы прикреплены к субстрату с помощью ризоидов, отходящих от нижних частей части длинных базальных клеток. Рост обеспечивается делением апикальных клеток и их последующим удлинением. Каждая новая клетка формирует одну ветвь в апикальной части, старые клетки могут продуцировать до 3 (иногда 4) ветвей. Клетки по направлению к основанию слоевища становятся все длиннее и длиннее. Апикальные клетки цилиндрические с закругленным кончиком, диаметром 55–255 μm , их длина до 30 раз превышает ширину. Базальные клетки почти цилиндрические или булавовидные диаметром 250–600 μm , их длина может до 60 раз превышать ширину. Клеточные стенки относительно толстые: до 10–15 μm у апикальных ветвей и до 40–60 μm у базальных клеток.

Lychaete pellucida один из очень немногих легко опознаваемых видов кладофоровых водорослей.

Размножение четырехжгутиковыми зооспорами или двужгутиковыми гаметами, образующимися в конечных ветвях.

Морской вид. *Lychaete pellucida* – тенелюбивая водоросль, встречающаяся в нижней литорали и сублиторали, в тени нависающих скал и валунов, у полуоткрытых берегов в течение всего года.

В Черном море приводится для побережья Турции (Aysel et al., 2004, 2005; Taskin et al., 2008).



Рис. 28. Гербарный образец *Lychaete pellucida*

(https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Lychaete_pellucida#/media/File:Lychaete_pellucida_Crouan.jpg) Пьер-Луи Кроуан (1798-1871) и Ипполит-Мари Кроуан (1802-1871) – Алжир де Фреер Кроуан, Университет Бургундии. Общественное достояние)

***Rhizoclonium* Kützinger 1843**

Lola A. & G. Hamel (1924)

Таллом состоит из однорядных, неразветвленных нитей, часто с короткими боковыми ризоидальными выростами. Нити прямые или изогнутые. Клетки цилиндрические, их диаметр варьирует в пределах от 3,5 до 35 μm , иногда до 60 μm , нити без перетяжек на сочленениях. Клеточная стенка тонкая, 1–2 (4) μm .

Клетки многоядерные, обычно с 2–4 ядрами в осевом расположении. Хлоропласт сетчатый, пристеночный, с несколькими пиреноидами (пиреноиды не наблюдались у *R. curvatum*).

Виды рода распространены по всему миру, в пресных, солоноватых и морских водах, в сублиторали, на литорали, на иле, песке, обычны на солончаках.

Комплекс *Rhizoclonium riparium*

Согласно молекулярно-филогенетическим исследованиям род *Rhizoclonium* является полифилетическим. Молекулярные данные указывают на то, что все европейские популяции *R. riparium* и морфологически близкие к нему таксоны (*R. hieroglyphicum*, *R. tortuosum* (?)), по-видимому, представляют собой комплекс криптических видов или большой полиморфный вид с полиплоидными популяциями, требующий дальнейших таксономических изысканий и, возможно, переописания таксонов. Для видов рода характерна чрезвычайно выраженная морфологическая изменчивость в зависимости от условий окружающей среды. Обычно для того, чтобы разграничить виды используют такие признаки, как диаметр нити, отношение длины клеток к ширине, наличие и количество ризоидов, а также характер местообитания (морские или пресноводные). Однако, согласно молекулярно-генетическим и экспериментальным данным, ни членение видов с использованием традиционных морфологических критериев, ни разграничение между пресноводными и морскими таксонами не являются валидными. Так, в культуре показана способность *R. riparium* развиваться при солености от 0,1 до 34‰ (Green..., 2007).

Для Понто-Каспийского бассейна приводятся 4 таксона, которые в настоящее время в целом признаются как самостоятельные виды (Guiry, Guiry, 2019):

- *Rhizoclonium riparium* (= *R. implexum*, *R. kochianum*)
- *Rhizoclonium tortuosum*
- *Rhizoclonium hieroglyphicum*
- *Rhizoclonium fontanum*

Во избежание ошибочных идентификаций и до проведения детальных таксономических исследований, все эти таксоны описаны ниже как единый комплекс.

Rhizoclonium hieroglyphicum (C. Agardh) Kützing 1845

Rhizoclonium tortuosum (Dillwyn) Kützing 1845

Rhizoclonium fontanum Kützing 1843

Rhizoclonium riparium (Roth) Harvey 1849

Conferva riparia Roth 1806

Tiresias riparia (Roth) Areschoug 1851

Conferva implexa Dillwyn 1809

Conferva hieroglyphica C. Agardh 1827

Rhizoclonium implexum (Dillwyn) Kützing 1845

Rhizoclonium interruptum Kützing 1845

Rhizoclonium kochianum Kützing 1845

Rhizoclonium affine Kützing 1849

Rhizoclonium biforme Kützing 1849

Rhizoclonium kochianum Kützing 1849

Rhizoclonium lacustre Kützing 1849

Rhizoclonium kernerii Stockmayer 1890

Lola implexa (Dillwyn) G. Hamel 1931

Талломы от бледно-желтовато-зеленых до ярко- или темно-зеленых, поникающие, с мягкой текстурой. Иногда встречаются в виде отдельных нитей, но чаще в виде плавающих скоплений, плотных матов на субстрате или спутанные с другими водорослями. Состоят из неразветвленных, прямых или изогнутых, спутанных или распростертых нитей. Нити часто имеют боковые ризоиды, которые лишены перегородок и развиваются от базальных частей клеток. Клетки цилиндрические с очень разным диаметром, как правило в диапазоне 8–35 μm , иногда до 45 (60) μm , отношение длины клетки к ширине – 1–11, нити обычно без сужений на сочленениях. Клеточная стенка тонкая, клетки многоядерные, обычно с 2–4 ядрами, хлоропласт сетчатый, парietальный, с двояковыпуклыми линзовидными пиреноидами, часто с крахмалом.

А.Д. Зинова (1967) приводит следующие критерии для разделения видов рода:

– *Rhizoclonium tortuosum* – нити 30–48 μm толщиной, длина клеток в 2 раза меньше или до 2 (3) раз больше ширины, в морях;

– *Rhizoclonium riparium* (= *R. implexum*, *R. kochianum*) – нити 10–33 μm толщиной, длина клеток в 2 раза меньше или до 8,5 раз больше ширины, в морях;

– *Rhizoclonium hieroglyphicum* – нити 18–33 μm толщиной, длина клеток в 2 раза меньше или до 4,5 раз больше ширины, в опресненных водах;

Rhizoclonium fontanum описывается как реофильный типично пресноводный олиготрофный олигосапробный вид с клетками диаметром 12–27 μm и длиной клеток в 2–4 раза больше их толщины (Свириденко, Свириденко, 2010).

Размножение вегетативное (путем фрагментации нитей или акинетами), половое и бесполое. Последнее – посредством двужгутиковых зооспор. В природе наблюдается преимущественно вегетативное размножение путем фрагментации нитей. Спорообразования чаще встречается при росте на твердых субстратах, реже в культуре и на мягких субстратах. Четырехжгутиковые споры 12,5–18 μm в диаметре, двужгутиковые – 9–13 μm .

Виды комплекса вегетируют в пресных, солоноватых и морских водах. Растения встречаются круглый год, наиболее обильны весной, летом и осенью, реже зимой.

Распространены по всему миру, от Арктики до Новой Зеландии, Атлантики, Тихого океана, Индийского океана, приводятся для всех побережий Европы, от Исландии и Скандинавии до Франции, для Средиземного, Балтийского морей. Обычны в Черном, Азовском, Каспийском морях, лиманах.



Рис. 29. Общий вид слоевища видов комплекса *Rhizoclonium riparium*

([https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Rhizoclonium_riparium#/media/File:Rhizoclonium_riparium_\(Roth\)_Harv._\(AM_AK350619\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/Category:Rhizoclonium_riparium#/media/File:Rhizoclonium_riparium_(Roth)_Harv._(AM_AK350619).jpg)) Auckland Museum CC BY 4.0)



Рис. 30 (а, б). Фрагмент слоевища видов комплекса *Rhizoclonium riparium*
(бухта Шляй Балтийского моря) (фото Д.Ф. Афанасьева)

Список литературы / References

Афанасьев Д.Ф., Корпакова И.Г. Макрофитобентос российского Азово-Черноморья – Ростов-н/Д: ФГУП АзНИИРХ, 2008. 292 с.

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

Виноградова К.Л. Род *Cladophora* Kütz. в северных морях СССР // Новости систематики низших растений. 1988. Т.25. С. 31-38.

Воронихин Н.Н. Альгологические результаты экскурсий проф. С.А. Зернова в Черном море на пароходах «Меотида» в 1909-1910 гг. и «Гайдамак» в 1911 г. // Журн. Русск. Бот. Общ. № 10. 1925. С. 39-54.

Громов В.В. Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 1998. 50 с.

Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. Л.: Наука, 1967. 400 с.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. Макроскопические водоросли Западно-Сибирской равнины. Учебное пособие. Сургут. гос. ун-т ХМАО – Югры. Сургут: ИЦ СурГУ, 2010. 92 с.

Тутлянов Э.А., Тутлянова Т.В. Морские растения стран Азиатско-Тихоокеанского региона, их использование и культивирование. Владивосток: Дальнаука, 2012. 377 с.

Aysel V., Erdugan H., Dural-Tarakci B. Marine Flora of Kastamonu (Black Sea, Turkey). Journal of the Black Sea // Mediterranean Environment, 2005. 11. P. 179-194.

Aysel V., Erdugan H., Dural-Tarakci B., Okudan E.S., Senkardesler A., Aysel F. Marine flora of Sinop (Black Sea, Turkey), Aegean University J. of Fisheries & Aquatic Sciences. 2004. 21 (1-2): 59-68

Bakker F.T., Olsen J.L., Stam W.T. Evolution of Nuclear rDNA ITS Sequences in the *Cladophora albida/sericea* clade (Chlorophyta) // J Mol Evol. 1995. V. 40. p. 640-651

Bakker FT, Olsen JL, Stam WT, van den Hoek C. Nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer regions (ITS1 and ITS2) define discrete biogeographic groups in *Cladophora albida* (Chlorophyta) // J Phycol. 1992. V.28. p. 839-845

Bakker FT, Olsen JL, Stam WT, van den Hoek C. The *Cladophora* complex (Chlorophyta): new views based on 18S rRNA gene sequences // Mol Phylogenet Evol. 1994.

Boedeker C., Eggert A., Immers A., Wakana I. Biogeography of *Aegagropila linnaei* (Cladophorophyceae, Chlorophyta): a widespread freshwater alga with low effective dispersal potential shows a glacial imprint in its distribution // Journal of Biogeography. 2010. 37(8):1491 – 1503

Boedeker C., Leliaert F., Zuccarello G.C. Molecular phylogeny of the Cladophoraceae (Cladophorales, Ulvophyceae) with the resurrection of *Acrocladus*

Nägeli and Willella Børgesen, and the description of *Lurbica* gen. nov. and *Pseudorhizoclonium* gen. nov. // Journal of Phycology. 2016. 52(6). P. 905–928.

Bot P.V.M., Holton R.W., Stam W.T., van den Hoek C. Molecular divergence between North Atlantic and Indo-West Pacific *Cladophora albida* (Cladophorales: Chlorophyta) isolates as indicated by DNA-DNA hybridization // Mar. Biol. 1989. V.102. p. 307-313.

Breeman A.M., Oh Y.S., Hwang M.S., van den Hoek C. Evolution of temperature responses in the *Cladophora vagabunda* complex and the *Cladophora albida/sericea* complex (Chlorophyta) // Eur J Phycol. 2002. V. 37. p. 45-58.

Caraus I. The algae of Romania. Studii si Cercetari, Universitatea Bacau, Biologie 2002. 7. P. 1–694.

Celan M. New contributions to the knowledge of flora and vegetation of the Black Sea, annals univ C.I. Parhon – Bucharest, Natural Sciences Series, 1958. №. 17

Gallardo T., Gómez Garreta A., Ribera M.A., Cormaci M., Furnari G., Giaccone G., Boudouresque C.-F. Check-list of Mediterranean Seaweeds, II. Chlorophyceae Wille s.l. Botanica Marina. 1993. 36. P. 399–421.

Green seaweeds of Britain and Ireland / Brodie J., Maggs C.A., John D.M. London: British Phycological Society. 2007. pp. [i-v], vi-xii. P. 1–242

Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019. URL: <http://www.algaebase.org>

Hamel G. Quelques *Cladophora* des côtes françaises. Revue Algologique. 1924. 1. P. 168–174.

Hoek C. van den. The distribution of benthic marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories // Biol. J. Linn. Soc. 1982. V.18. P. 81–144.

Hoek C. van den. Revision of the European species of *Cladophora*. Leiden: E. J. Brill. 1963. 248 p.

Hoek C van den. A taxonomic revision of the American species of *Cladophora* (Chlorophyceae) in the North Atlantic Ocean and their geographic distribution. Amsterdam: North-Holland Publishing Company. 1982. 236 pp.

Hoek C. van den, Chihara M. A taxonomic revision of the marine species of *Cladophora* (Chlorophyta) along the coasts of Japan and the Russian Far-East. National Science Museum Monographs No. 19. Tokyo: National Science Museum. 2000. 242 pp.

Kornmann P. Ein Beitrag zur Taxonomie der Gattung *Chaetomorpha* (Cladophorales, Chlorophyta). Helgolander Meeresuntersuchungen. 1972. 23. P. 1–31.

Milchakova N.A. Marine Plants of the Black Sea. An Illustrated Field Guide. Sevastopol: DigitPrint, 2011. 144 pp.

Minicheva G.G., Afanasyev D.F., Kurakin A.B. Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos. EMBLAS project publications. Istanbul. 2014. 82 p.

Nizamuddin M., Begum M. Revision of the Marine Cladophorales from Karachi // Botanica Marina. 1973. V. 16(1). P. 1–18.

Ronnberg O., Lax P-F. Influence of wave action on morphology and epiphytic diatoms of *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. // Ofelia, Suppl. 1980. V.1. P. 209–218.

Škaloud P., Rindi F., Boedeker C., Leliaert F. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Freshwater flora of central Europe. Bd 13. Chlorophyta: Ulvophyceae (Krienitz, L. ed.). Berlin: Springer Spektrum, 2018. pp. [i]-vii, [1]-288, 182 figs.

Taskin E., Öztürk M., Kurt O., Öztürk M. The check-list of the marine algae of Turkey. Manisa, Turkey: Ecem Kirtasiye, 2008. pp. [i-ii]-[1]-87.

Valet G. Les *Chaetomorpha* de la region de Montpellier-Sete. Naturalia Monspeliensa. 1961. 12. P. 81–88.

Velikova V.N. (ed.). Review of the environment and bioresources in the Caspian Sea ecosystem, 2000-2010. CaspEco Report, 2012. <http://www.caspianenvironment.org/>

Wynne M.J. The reinstatement of *Lychaete* J.Agardh (Ulvophyceae, Cladophoraceae). Notulae Algarum. 2017. 31. P. 1–4

Zhakova L.V. Check-list for Caspian Sea macroalgae. Caspian Sea Biodiversity Project under umbrella of Caspian Sea Environment Program. 2006. http://www.zin.ru/projects/caspsdiv/caspian_macroalgae.html

Благодарности

Авторы благодарят рецензентов за ценные замечания к рукописи, Э.А. Титлянова и Т.В. Титлянову за предоставленные фотографии некоторых видов кладофор, Г.В. Ермолаеву за редактуру рукописи, а также сотрудников лаборатории гидробиологии Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ») и департамента экологии бентоса центра исследований океана GEOMAR (Киль, Германия) за помощь в создании цифровых изображений водорослей.

Авторы

Афанасьев Дмитрий Федорович
кандидат биологических наук, доцент
заведующий лабораторией гидробиологии Азово-Черноморского филиала
ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного
хозяйства и океанографии» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону, Россия
e-mail: Dafanas@mail.ru

Сушкова Екатерина Григорьевна
научный сотрудник Азово-Черноморского филиала ФГБНУ «Всероссийский
научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
(«АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону, Россия
e-mail: ms.tuberosum@mail.ru

Камнев Александр Николаевич
доктор биологических наук, профессор
ведущий научный сотрудник ФГБУН «Институт океанологии
им. П.П. Ширшова» Москва, Россия ; старший научный сотрудник ФГБУН
ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН»,
e-mail: dr.kamnev@mail.ru



АФАНАСЬЕВ Дмитрий Федорович
СУШКОВА Екатерина Григорьевна
КАМНЕВ Александр Николаевич

МОРСКИЕ И СОЛОНОВАТОВОДНЫЕ ВИДЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ
СЕМЕЙСТВА *CLADOPHORACEAE* И РОДА *AEGAGROPILA*
ПОНТО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА:
ПОЛЕВОЙ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ

76 с.

Редакционно-издательская подготовка осуществлена
редакцией журнала «Вопросы современной альгологии»

Для заявок: www.algology.ru

Издательство «Перо»
109052, Москва, Нижегородская ул., д. 29-33, стр. 15, ком. 536
Тел.: (495) 973-72-28, 665-34-36
Подписано в печать 01.02.2020. Формат 60×90/8.
Бумага офсетная. Усл. печ. л. 9,5. Тираж 500 экз. Заказ 50.

Отпечатано: ИП МИШИН НИКОЛАЙ НИКОЛАЕВИЧ
Московская область, г. ЧЕХОВ, Чеховский р-он, ул. Дружбы, дом 21, кв. 19

www.print24.su 8(499)1304868