

УДК 582.273:[581.143+581.4]

И.К. ЕВСТИГНЕЕВА

Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины,
Украина, 99011 Севастополь, пр. Нахимова, 2**МОРФОСТРУКТУРА ЧЕРНОМОРСКИХ ЛАУРЕНЦИЙ
(RHODOPHYTA) И ЕЕ ИЗМЕНЧИВОСТЬ**

Исследована внешняя и внутренняя структура талломов двух агаросодержащих красных водорослей *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. и *L. obtusa* (Huds.) Lamour., что позволило выявить общие и видоспецифичные, константные и переменные признаки. Установлена высокая степень возрастной и экологической изменчивости большинства анатомических и морфометрических параметров слоевищ.

Ключевые слова: морфоструктура, изменчивость, *Laurencia papillosa*, *L. obtusa*, Черное море.

Введение

Существенными компонентами бентосных сообществ Черного моря являются красные водоросли *Laurencia* Lamour. Они отличаются коротким жизненным циклом, высоким развитием биомассы, наличием фикоколлоидов и метаболитов биологически активного действия. Некоторые виды лауренций перспективны для культивирования с целью получения пищевых, кормовых продуктов и лечебных препаратов. При выборе объекта исследований по выращиванию необходимо знать его видовую принадлежность. В немногочисленных работах по систематике лауренций Черного моря виды лауренций описаны по гербарным образцам летних сборов, что затрудняет определение материала и снижает достоверность сведений. Все это послужило основанием для изучения изменчивости морфоанатомических признаков черноморских лауренций в зависимости от сезона, района, глубины обитания и возраста отдельных участков слоевища. Ранее были приведены результаты подобных исследований *Laurencia coronopus* J.Ag. (Евстигнеева, 2001).

В настоящем сообщении проанализированы адаптивные преобразования морфоанатомической структуры двух массовых видов Черного моря – *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. и *L. obtusa* (Huds.) Lamour.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили бентосные пробы, собранные в Севастопольском регионе в бухтах Песочная, Круглая, Казачья, у мыса Феолент, в Новороссийской бухте (мысы Дооб и Мысхако), а также у Карадага. До глубины 1 м водоросли собирали вручную, на глубине более 1 м – с помощью водолазов. При сборе и обработке проб использовали известную методику (Калугина, 1969). При микроскопическом исследовании анатомических элементов лауренции на поперечном срезе измеряли длину (высоту) и ширину клеток корового, промежуточного и центрального слоев в основании (самая старая часть растения),

средней части и у верхушки (самая молодая часть) главной оси слоевища. Кратность измерений равна 20. В некоторых случаях клетки измеряли с поверхности слоевища. Для описания клеток применяли индекс формы F , представляющий отношение средней длины клетки к ее средней ширине (Кондратьева, 1995). К числу изученных параметров внешней структуры слоевища относились количество и длина боковых ветвей i -того порядка, расстояние между ветвями 1 и 2 порядков, отношение массы слоевища к его длине (удельный вес слоевища) и к числу ветвей 1-го порядка (массивность ветвей).

Данные подвергнуты вариационно-статистическому анализу (Урбах, 1967).

Результаты и обсуждение

Laurencia papillosa и *L. obtusa* относятся к семейству *Rhodomelaceae* Reichb., порядку *Ceramiales* Oltm.

Laurencia papillosa (Forsk.) Grev. (Лауренция многососочковая)

В Черном море этот вид поселяется в мелководной зоне (0-0,5 м), где в наибольшей степени проявляется волнение, прибой, а также возможны периодические осушения. В таких местах она растет одиночно, образуя крупные кусты пирамидальной формы, или колониями, поселяющимися на боковых поверхностях выступающих из воды валунов и скал. К субстрату прикрепляется дисковидной подошвой без дополнительных столонов. По литературным данным, высота слоевища данной водоросли – 5-16 см, оливково-зеленого или коричневатокрасного цвета, хрящевидные. Главная ось ветвится равномерно, метельчато или пирамидально. Длинные боковые ветви отходят от оси поочередно, местами супротивно и по всей длине покрыты короткими, более или менее густо сидящими веточками цилиндрической или булавовидной формы, простыми или гроздевидно расширенными (Зинова, 1967). Установлено (Yamada, 1931), что у типичных особей *L. papillosa* поверхностные клетки на поперечном срезе вытянуты в радиальном направлении. Средиземноморская *L. papillosa* также имеет кору из радиально удлиненных клеток, образующих палисадную структуру (Зинова, 1967; Huve, Pellegrini, 1969). Лентикюлярные утолщения оболочек клеток центрального слоя чаще отсутствуют. Тетраспорангии развиваются в крыловидных и бородавчатых выростах (папиллах) конечных веточек.

Сезонная и возрастная изменчивость размерных признаков. Форма и размеры клеток слоевища лауренции многососочковой сильно варьируют и зависят от возраста его отдельных участков. На рис. 1 показано, что на верхушке основной оси поверхностные клетки имеют почти эллипсовидную форму, а ближе к ее основанию принимают округлые очертания. Индекс формы этих клеток у верхушки составляет 1,1-1,3, а в основании слоевища – 2,1-2,9. Клетки данного типа в любой части слоевища содержат включения «*corps en série*», что не соответствует описанию вида в «Определителе...» (Зинова, 1967).

На поперечном срезе коровые клетки также разнообразны по форме (рис. 2). У верхушки основной оси слоевища они треугольные, их ширина – 14-26, а длина – 35-41 мкм (табл. 1). Ближе к основанию главной оси коровые клетки вытягиваются и образуют палисадную структуру. Самые крупные коровые клетки находятся в основании слоевища, где средние показатели ширины и длины клеток составляют

соответственно 26 ± 3 и 50 ± 6 мкм, а максимальные 32 ± 5 и 63 ± 7 мкм. Коровой слой апикальной части слоевища состоит из двух рядов мелких треугольных, ярко окрашенных в розовый цвет, клеток.

Промежуточный слой образован паренхимными клетками округлой формы.

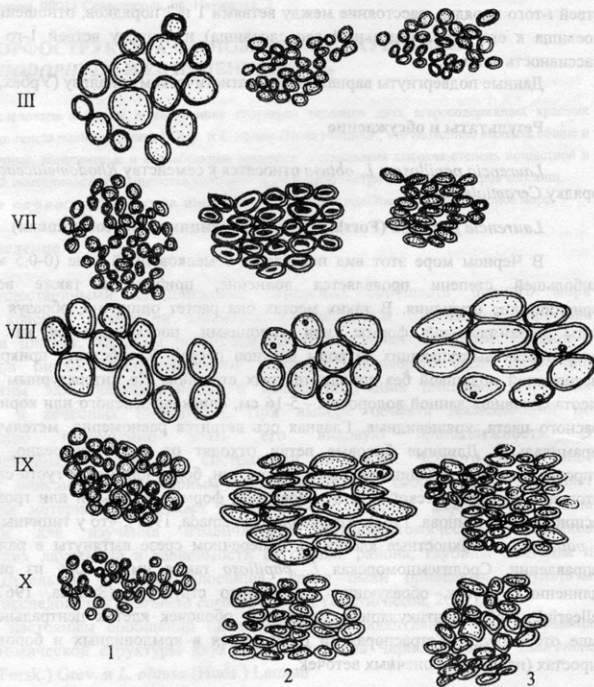


Рис. 1. Вид клеток с поверхности слоевища *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. в основании (1), в средней части (2) и у верхушки (3) главной оси. III-IX – месяцы. $\times 70$.

Индекс формы их в течение года стабилен, независимо от принадлежности к той или иной части основной оси слоевища. Коэффициент вариации индекса формы клеток промежуточного слоя меньше (до 8%), чем у коровых и соответствует пониженному уровню изменчивости. Размеры клеток этого слоя уменьшаются по направлению к верхушке оси (табл. 1). Средние показатели ширины и длины этих клеток в основании и у верхушки слоевища соответственно 44 ± 4 и 50 ± 5 , 37 ± 4 и 41 ± 5 мкм.

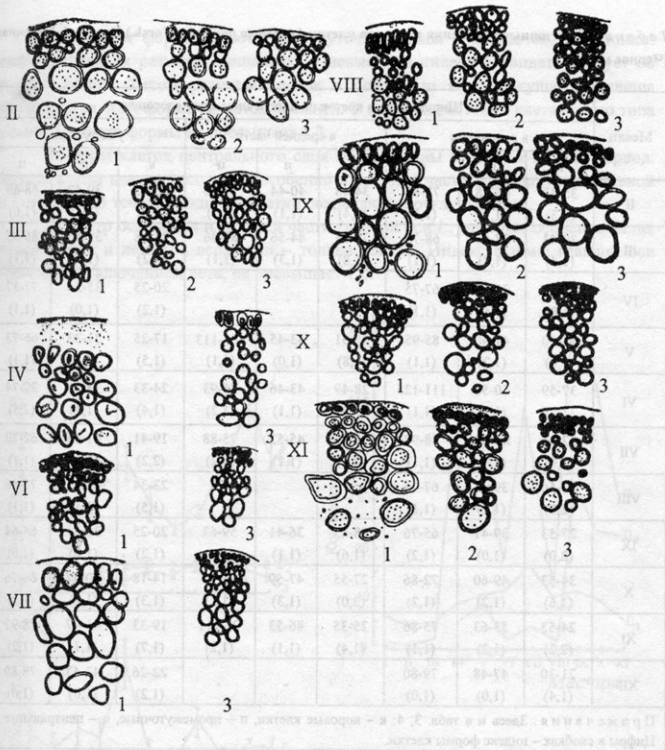


Рис. 2. Вид клеток на поперечном срезе слоевища *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. в основании (1), в средней части (2) и у верхушки (3). II-XI-месяцы. II, VII (1), IX - $\times 140$, остальные - $\times 70$.

Клетки центрального слоя отличаются большими размерами и почти изодиаметрической формой, индекс которой в течение года меняется слабо, составляя в среднем 1,1. Эти клетки, крупные в основании и в средней части слоевища, на верхушке растения уменьшаются в размерах. На поперечном срезе главной оси слоевища в центре располагается округлая клетка, соответствующая центральной осевой клеточной нити, окруженная 5-6 удлинненными периферическими клетками. Различие в форме названных клеток уменьшается по направлению к верхушке. В отличие от описания структуры вида в известном «Определителе ...» (Зинова, 1967), центральная осевая нить более заметна в средней части и в основании главной оси, а не у ее верхушки.

Таблица 1. Сезонные изменения размеров клеток *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. в б. Песочная (Черное море)

Месяц	Ширина-длина клеток на поперечном срезе слоевища								
	в основании			в средней части			у верхушки		
	к	п	ц	к	п	ц	к	п	ц
II	35-47 (1,3)	45-48 (1,1)	77-84 (1,1)	34-48 (1,4)	40-44 (1,1)	70-76 (1,1)	26-35 (1,3)	39-42 (1,1)	68-69 (1,0)
III	30-41 (1,4)	38-41 (1,1)	68-73 (1,1)	35-64 (1,8)	44-56 (1,3)	80-86 (1,1)	23-28 (1,2)	39-45 (1,2)	86-95 (1,1)
IV	28-52 (1,8)	35-43 (1,4)	67-75 (1,1)	-	-	-	20-25 (1,2)	35-36 (1,0)	77-87 (1,1)
V	25-50 (2,0)	41-50 (1,2)	85-95 (1,1)	28-51 (1,8)	43-45 (1,0)	106-113 (1,1)	17-25 (1,5)	31-33 (1,1)	66-73 (1,1)
VI	37-59 (1,6)	50-56 (1,1)	111-125 (1,1)	28-49 (1,7)	43-46 (1,1)	75-93 (1,2)	24-33 (1,4)	33-35 (1,1)	29-74 (2,5)
VII	32-64 (2,0)	45-52 (1,1)	88-98 (1,1)	20-41 (2,0)	45-52 (1,1)	75-88 (1,2)	19-41 (2,2)	41-46 (1,1)	62-70 (1,1)
VIII	27-56 (2,0)	39-45 (1,1)	67-74 (1,1)	-	-	-	23-34 (1,5)	45-51 (1,1)	75-86 (1,1)
IX	27-53 (2,0)	39-41 (1,0)	65-76 (1,2)	28-45 (1,6)	36-41 (1,1)	59-63 (1,1)	20-25 (1,2)	30-31 (1,0)	64-64 (1,0)
X	34-53 (1,6)	49-60 (1,2)	72-86 (1,2)	27-55 (2,0)	47-59 (1,3)	65-79 (1,2)	14-18 (1,3)	40-47 (1,2)	64-76 (1,2)
XI	24-53 (2,2)	53-63 (1,2)	75-86 (1,1)	25-35 (1,4)	46-53 (1,1)	93-111 (1,2)	19-33 (1,7)	41-47 (1,1)	78-92 (1,2)
XII	21-30 (1,4)	47-48 (1,0)	79-80 (1,0)	-	-	-	22-26 (1,2)	43-43 (1,0)	78-80 (1,0)

Примечания. Здесь и в табл. 3, 4: к – коровые клетки, п – промежуточные, ц – центральные. Цифры в скобках – индекс формы клетки.

В отдельные периоды года оболочки клеток центрального слоя имеют лентукулярные утолщения, наблюдается чередование крупных и мелких клеток, что также не совпадает с имеющимся в литературе описанием внутреннего строения вида. С возрастом внутри слоевища развивается межклеточное пространство.

Анатомическая структура лауренции многосочковой меняется в зависимости от сезона года. Зимой коровые клетки мелкие, слегка вытянутые, т.е. длина больше ширины (см. табл. 1). Весной их размеры в основании и в средней части основной оси увеличиваются, а высокие летом значения индекса формы (до 2,1) свидетельствуют о приобретении клетками удлинённых очертаний. К октябрю индекс формы клеток коры у основания ствола снижается, клетки становятся более округлыми, чем летом, в конце ноября этот показатель вновь возрастает (2,2). Изменение формы коровых клеток в средней части и у верхушки осенних растений носит обратный характер: в начале и в конце сезона они округлые, в остальное время – вытянутые.

Размеры и форма клеток промежуточного слоя изменяются по сезонам: зимой и весной их размеры одинаковы, а невысокий индекс F свидетельствует об округлой форме. Летом размеры клеток в основании и у верхушки слоевища увеличиваются, а их форма остается прежней. У осенних растений клетки этого типа крупные, а индекс формы не превышает 1,2.

Размеры клеток центрального слоя максимальны в весенне-летний период. К началу осени клетки мельчают, особенно в средней части и у верхушки главной оси слоевища. В течение года эти клетки сохраняют округлую форму.

Диаметр основания и средней части главной оси *L. papillosa* особенно велик в конце весны и летом, а верхушки – только весной. Индекс формы главной оси растения, за исключением лета, не превышает 1,0.

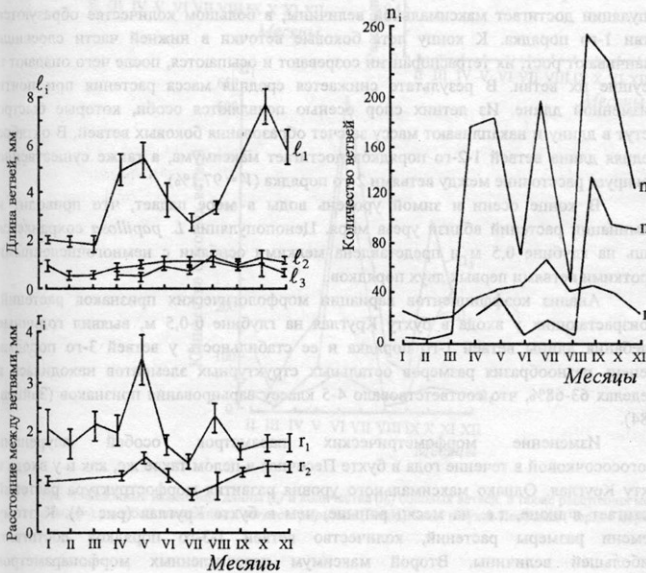


Рис. 3. Сезонные изменения длины (l) и количества боковых ветвей (n), а также расстояния между ветвями первого и второго порядков (r) у особей в популяции *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. у входа в бухту Круглая (Черное море).

Сезонная морфодинамика особей в ценопопуляции. Исследования внешней организации лауренции многососочковой в различные сезоны года проведены у входа в бухту Круглая и внутри бухты Песочная (р-н Севастополя). Эти участки моря различаются степенью эвтрофирования и водообмена.

В начале года на открытых и прибойных участках моря (вход в бухту Круглая) популяция лауренции многососочковой представлена низкорослыми растениями с небольшой массой. Немногочисленные ветви 1-2-го порядков короткие и сближенные друг с другом (рис. 3). Папиллы отсутствуют, а апикальные выемки ветвей 3-го порядка снабжены трихобластами.

Весной лауренция многососочковая растет интенсивно. С февраля по май ее длина возрастает в 3,5 раза, масса – в 14 раз. Увеличивающееся расстояние между ветвями 1-2-го порядков указывает на линейный рост главной и боковых осей. Коэффициент вариации расстояния между боковыми ветвями высок и в отдельных случаях превышает 100%. В конце весны возрастает количество и длина ветвей первых двух порядков, начинается закладка папилл с тетраспорангиями. Эти процессы продолжаются до середины лета. Летом средняя длина особей в популяции достигает максимальной величины, в большом количестве образуются ветви 1-го порядка. К концу лета боковые веточки в нижней части слоевища заканчивают рост, их тетраспорангии созревают и осыпаются, после чего опадают и несущие их ветви. В результате снижается средняя масса растения при почти неизменной длине. Из летних спор осенью появляются особи, которые быстро растут в длину и накапливают массу за счет образования боковых ветвей. В октябре средняя длина ветвей 1-2-го порядков достигает максимума, а также существенно варьирует расстояние между ветвями 2-го порядка ($V = 97,1\%$).

В конце осени и зимой уровень воды в море падает, что приводит к элиминации растений вблизи уреза моря. Ценопопуляция *L. papillosa* сохраняется лишь на глубине 0,5 м и представлена мелкими особями с немногочисленными короткими ветвями первых двух порядков.

Анализ коэффициентов вариации морфологических признаков растений, произрастающих у входа в бухту Круглая на глубине 0-0,5 м, выявил годичные колебания длины ветвей 1-го порядка и ее стабильность у ветвей 3-го порядка. Степень разнообразия размеров остальных структурных элементов находилась в пределах 63-68%, что соответствовало 4-5 классу варьирования признаков (Зайцев, 1984).

Изменение морфометрических параметров особей лауренции многососочковой в течение года в бухте Песочная в целом такое же, как и у входа в бухту Круглая. Однако максимального уровня развития морфоструктура растений достигает в июне, т.е. на месяц раньше, чем в бухте Круглая (рис. 4). К этому времени размеры растений, количество ветвей 1-3-го порядков достигают наибольшей величины. Второй максимум перечисленных морфопараметров приходится на октябрь-ноябрь. Результаты исследования зависимости ряда морфологических признаков лауренции многососочковой от сезона и условий местообитания представлены в табл. 2. Выявлено статистически достоверное различие кустистости растений (количество ветвей 1-го порядка) по сезонам и в различных условиях обитания. Наиболее разветвленные слоевища встречались в мае-июне, и особенно в более загрязненной бухте Песочной. Последнее соответствует одному из основных принципов морфофункциональной экологии многоклеточных водорослей, в соответствии с которым по мере увеличения трофосапробионтного статуса экосистемы в структуре растительности начинают преобладать высокофункциональные популяции со значительной величиной активной поверхности, приходящейся на единицу массы (Миничева, 1998).

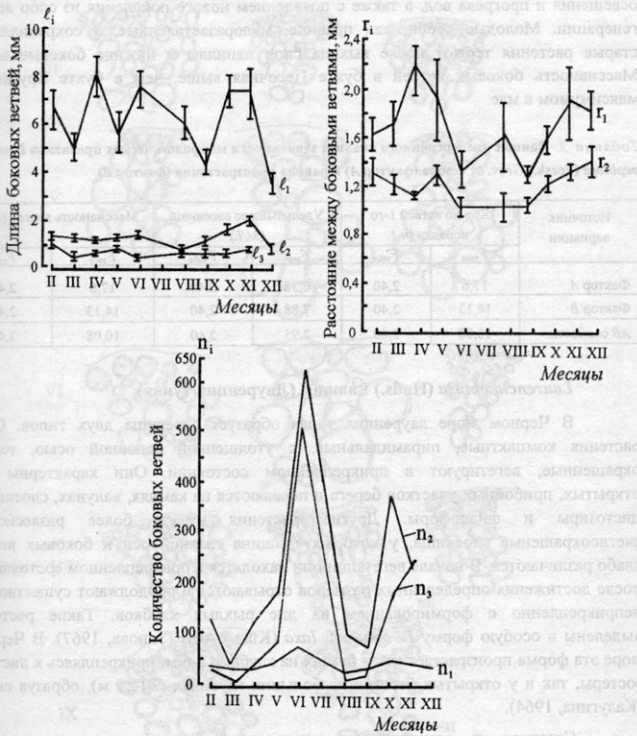


Рис. 4. Сезонные изменения длины (l) и количества (n) боковых ветвей, а также расстояния между ними (r) у особой популяции *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. в бухте Песочная (Черное море).

В эвтрофных условиях бухты Песочной растения мельче и разветвленнее. Достоверно взаимное влияние сезона и условий местообитания на кустистость слоевища, которая меняется в зависимости от сезона на разных участках моря поразному: в бухте Песочная максимальное число ветвей 1-го порядка наблюдается непродолжительное время – в течение одного месяца (июнь), а в более открытой и чистом районе (вход в бухту Круглая) – с мая по сентябрь. Нулевая гипотеза с высокой вероятностью отвергается для факторов «А» (месяц) и «В» (район) в отношении удельного веса слоевища лауренции многосочковой (см. табл. 2). Этот признак на обоих участках максимален в мае-июне и минимален – в августе, что связано с разрушением старых слоевищ под воздействием интенсивного солнечного

освещения и прогрева вод, а также с появлением нового поколения из спор летней генерации. Молодые особи, как правило, малоразветвленные, а сохранившиеся старые растения теряют после выхода спор папиллы и нижние боковые ветви. Массивность боковых ветвей в бухте Песочная выше, чем в бухте Круглая, с максимумом в мае.

Таблица 2. Данные дисперсионного анализа зависимости морфологических признаков *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. от сезона (фактор А) и района произрастания (фактор В)

Источник вариации	Кол-во ветвей 1-го порядка (n_1)		Удельный вес слоевища (M/L)		Массивность ветвей (M/n)	
	$F_{зсп}$	$F_{табл}$	$F_{зсп}$	$F_{табл}$	$F_{зсп}$	$F_{табл}$
Фактор А	17,6	2,40	6,38	2,40	17,6	2,40
Фактор В	14,13	2,40	7,88	2,40	14,13	2,40
АВ совместн.	10,08	2,40	2,95	2,40	10,08	2,40

Laurencia obtusa (Huds.) Lamour. (Лауренция тупая)

В Черном море лауренция тупая образует слоевища двух типов. Одни растения компактные, пирамидальные, с утолщенной основной осью, темно-окрашенные, вегетируют в прикрепленном состоянии. Они характерны для открытых, прибойных участков берега и поселяются на камнях, валунах, слоевищах цистозир и филлофоры. Другие растения имеют более развесистые, светлоокрашенные слоевища, у которых толщина главной оси и боковых ветвей слабо различаются. В начале вегетации они находятся в прикрепленном состоянии, а после достижения определенных размеров отрываются и продолжают существовать неприкрепленно с формированием на дне рыхлых клубков. Такие растения выделены в особую форму *L. obtusa* f. *laxa* (Kütz.) Ariis (Зинова, 1967). В Черном море эта форма произрастает как в бухтах на глубине 2-6 м, прикрепляясь к листьям зостеры, так и у открытых берегов на больших глубинах (20-25 м), образуя свалы (Калугина, 1964).

Сезонная и возрастная изменчивость анатомических признаков. В

Севастопольском регионе *L. obtusa* произрастает в массовом количестве в бухте Казачья. Для анатомической структуры вида, собранного здесь, характерно увеличение размеров клеток всех слоев и изменение формы коровых клеток от округлой до антиклинально вытянутой в направлении от верхушки к основанию главной оси (рис. 5). Типичные растения этого вида отличаются округлой формой главной и боковых осей, рыхлым расположением клеток с образованием межклетников, отсутствием четкой дифференциации слоев внутренних тканей. Тем не менее, форма и размеры главной оси и клеток *L. obtusa* подвержены возрастной и сезонной изменчивости. Летом слоевища имеют самую толстую в основании и в средней части основную ось. Размеры клеток промежуточного и центрального слоев в основании слоевища, а также клеток корового и промежуточного слоев в средней части главной оси в этот период максимальны. Оболочки клеток тонкие, вакуольные включения «soprs en césise», характерные для данного вида, редкие, а толщина кутикулы не превышает 0,5 мкм. У верхушки слоевища в промежуточном слое появляются клетки с лентиккулярными утолщениями стенок, что противоречит

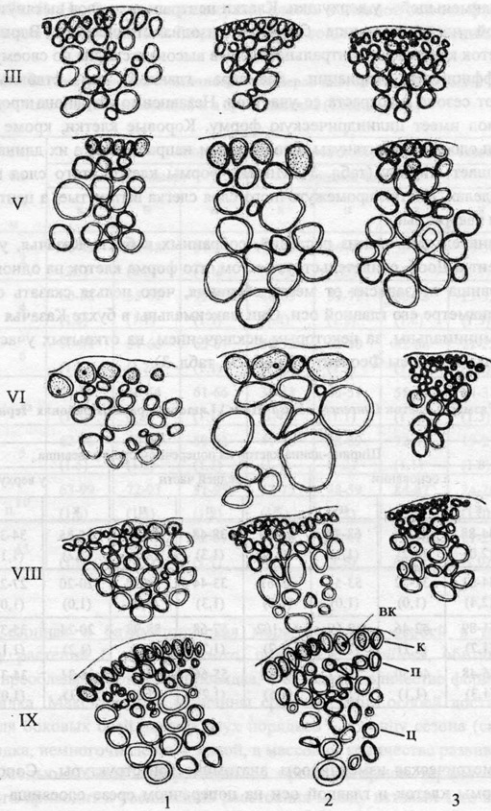


Рис. 5. Вид клеток на поперечном срезе слоевища *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. в основании (1), в средней части (2) и у верхушки (3) главной оси. к - коровые клетки, п - клетки промежуточного слоя. ц - клетки центрального слоя, вк - вакуольные включения. III-IX - месяцы. $\times 70$.

известным описаниям вида, а в клетках корового слоя практически нет вакуольных включений. Осенние растения отличаются минимальными размерами коровых клеток и клеток промежуточного слоя у основания и верхушки главной оси. У весенних растений очень тонкая основная ось, самые мелкие клетки промежуточного и центрального слоев средней и апикальной частей слоевища.

Анализ индексов формы различных типов клеток показал, что наибольшему варьированию подвержена форма коровых клеток самой старой части слоевища -

основания, наименьшей – у верхушки. Клетки центрального слоя вытянуты и только в апикальной части слоевища близки к изодиаметрическим. Вариабельность размеров клеток корового и центрального слоев высока и сходна по своему уровню.

Коэффициенты вариации диаметра главной оси стабильно низки независимо от сезона и возраста ее участков. Независимо от района произрастания растений ствол имеет цилиндрическую форму. Коровые клетки, кроме таковых в нижней части слоевища, вытянуты в радиальном направлении, а их длина в 2 раза и более превышает ширину (табл. 3). Индекс формы клеток этого слоя меняется в широких пределах. Клетки промежуточного слоя слегка вытянутые, а центрального – округлые или квадратные.

Сравнительный анализ растений, собранных в бухте Казачья, у Карадага, мысов Феолент и Дооб, свидетельствует о том, что форма клеток на одном и том же участке слоевища не зависит от места обитания, чего нельзя сказать о размерах слоевища и диаметре его главной оси. Они максимальны в бухте Казачья и в районе Карадага, а минимальны, за некоторым исключением, на открытых участках моря, каковыми являются мысы Феолент и Дооб (см. табл. 3).

Таблица 3. Размеры клеток *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. в разных районах Черного моря

Район	Ширина-длина клеток на поперечном срезе слоевища								
	в основании			в средней части			у верхушки		
	к	п	ц	к	п	ц	к	п	ц
Мыс Феолент	44-88 (2,0)	49-58 (1,2)	63-70 (1,1)	33-70 (2,1)	38-48 (1,3)	60-65 (1,1)	29-35 (1,2)	34-37 (1,1)	55-59 (1,1)
Мыс Дооб	34-81 (2,4)	31-32 (1,0)	53-54 (1,0)	38-61 (1,6)	33-44 (1,3)	50-52 (1,0)	20-20 (1,0)	27-27 (1,0)	52-53 (1,0)
Карадаг	51-89 (1,7)	42-46 (1,1)	62-69 (1,1)	61-102 (1,7)	57-68 (1,2)	88-98 (1,1)	20-24 (1,2)	35-37 (1,1)	55-57 (1,0)
Бухта Казачья	36-48 (1,3)	46-50 (1,1)	72-72 (1,0)	53-78 (1,5)	55-66 (1,2)	77-82 (1,1)	28-31 (1,1)	34-35 (1,0)	60-61 (1,0)

Батиметрическая изменчивость анатомической структуры. Сопоставление размеров, формы клеток и главной оси на поперечном срезе слоевища лауренции тупой, обитающей в районе мыса Мысхако (Новороссийская бухта) на глубине 5, 10 и 15 м и в бухте Казачья на глубине 2, 4, 6 и 7 м, показало их батиметрическую изменчивость. В районе мыса Мысхако низкие значения выше перечисленных признаков отмечены на глубине 5 м, высокие – на глубине 10 м (табл. 4). На каждом горизонте и в любой части слоевища основная ось имеет цилиндрическую форму, очертания клеток промежуточного и центрального слоев стабильны и близки к изодиаметрическим. Наибольшей батиметрической изменчивости подвержена форма коровых клеток, наименьшей – диаметр главной оси. На любом горизонте колебание размеров клеток всех слоев соответствует повышенному уровню изменчивости.

Анализ результатов анатометрии слоевищ *L. obtusa* f. *laxa*, собранных в бухте Казачья, выявил тенденцию округления клеток всех слоев с ростом глубины

до 6 м (табл. 4). Наибольшими размерами клеток и главной оси эта форма лауренции тупой обладает на глубине 2 и 7 м, т.е. по краю зоны распространения.

Таблица 4. Батиметрическая изменчивость размеров клеток *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. в районе мыса Мысхако (Новороссийск) и в бухте Казачья (Севастополь)

Район	Глубина, м	Ширина-длина клеток на поперечном срезе слоевища								
		в основании			в средней части			у верхушки		
		к	п	ц	к	п	ц	к	п	ц
Бухта Казачья	2	18-49 (2.7)	47-48 (1.0)	57-63 (1.1)	18-43 (2.4)	36-46 (1.3)	55-63 (1.1)	16-30 (1.9)	33-38 (1.1)	55-64 (1.2)
	4	60-88 (1.5)	55-61 (1.1)	95-106 (1.1)	46-65 (1.4)	59-71 (1.2)	80-83 (1.0)	25-33 (1.3)	37-40 (1.1)	77-79 (1.0)
	6	50-59 (1.2)	54-66 (1.2)	63-67 (1.1)	58-72 (1.2)	63-80 (1.3)	82-86 (1.0)	21-22 (1.0)	43-45 (1.0)	48-49 (1.0)
	7	51-79 (1.5)	46-54 (1.2)	61-66 (1.1)	38-53 (1.4)	45-51 (1.1)	55-61 (1.1)	24-31 (1.3)	30-38 (1.3)	45-47 (1.0)
Мыс Мысхако	5	62-96 (1.5)	60-70 (1.2)	59-63 (1.1)	47-66 (1.4)	58-69 (1.2)	72-81 (1.1)	19-21 (1.0)	29-29 (1.0)	52-52 (1.0)
	10	63-99 (1.6)	72-93 (1.3)	81-95 (1.2)	47-75 (1.6)	48-59 (1.2)	84-87 (1.0)	24-26 (1.0)	32-33 (1.0)	(1.0)
	15	47-59 (1.2)	40-45 (1.1)	62-67 (1.1)	33-45 (1.4)	32-41 (1.3)	72-76 (1.1)	21-22 (1.0)	30-30 (1.0)	57-59 (1.0)

Сезонная и батиметрическая морфодинамика особей в ценопопуляции.

Весной у растений *L. obtusa* f. *laxa*, подобно *L. papillosa*, обитающих в бухте Казачья, преобладают ветви 1-го порядка, в большом количестве формируются ветви 3-го порядка. Максимальной величины средняя длина особей достигает к началу лета, а для боковых осей первых двух порядков – к концу сезона (см. рис. 6). Оси 3-го порядка, немногочисленные зимой, в массовом количестве развиваются весной.

Осенью слоевища лауренции во время штормов теряют часть боковых ветвей, что приводит к увеличению расстояния между ветвями 1-го порядка. Зимой слоевища *L. obtusa* f. *laxa* остаются короткими и слабо разветвленными. В конце этого сезона формируются ветви 3-го порядка. Расстояние между осями 1-го порядка почти не меняется, что свидетельствует о замедленности линейного роста водоросли зимой. Веточки 4-го порядка в течение года встречаются редко и имеют малые размеры.

Коэффициенты вариации свидетельствуют о динамичности линейных размеров ветвей низших порядков (1- и 2-го). Степень их варибельности нередко превышает 100%. Длина конечных веточек, в соответствии с принятыми уровнями изменчивости количественных признаков, имеет «нижнюю» норму (5-25%) варибельности. Расстояние между ветвями 2-го порядка изменяется в пределах (44-90%), более широких, чем между ветвями 1-го порядка (57-79%), что соответствует 5-6 классу изменчивости.

Результаты дисперсионного анализа показали, что особи *L. obtusa* f. *laxa* в разные сезоны достоверно отличаются по удельному весу (M/L) слоевищ (табл. 5). Его максимальное значение приходится на январь, а минимальное – на июль. Вклад дисперсии, обусловленной фактором «А» (месяцы), составляет 18% дисперсии всего отклика системы.

Таблица 5. Результаты дисперсионного анализа зависимости морфологических признаков *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. f. *laxa* от сезона

Параметр слоевища	$F_{табл}$	$F_{мес}$
Кол-во ветвей 1-го порядка (n_1)	2,40	8,8
Удельный вес слоевища (M/L)	2,40	13,10
Массивность ветвей (M/n_1)	2,40	0,14

Сравнение морфологической структуры слоевища *L. obtusa* f. *laxa*, собранной в бухте Казачья на глубине 2, 4, 6 и 7 м, показало, что наибольшей батиметрической изменчивостью отличается кустистость слоевища (табл. 6). Сила влияния фактора глубины обитания высока (84,3%) и статистически достоверна ($t > t_{05}$) (табл. 7). Выявлена батиметрическая зависимость массивности боковых ветвей *L. obtusa*, хотя достоверное влияние глубины на этот морфопараметр невелико (27%). На глубине 7 м лауренция тупая имеет высокий удельный вес слоевища, тогда как ближе к поверхности он снижается (табл. 6). На малых глубинах сказывается механическое действие волн и губительное влияние яркого солнечного света. Нулевая гипотеза, свидетельствующая об отсутствии влияния глубины на структуру таллома, сохраняется для его удельного веса.

Таблица 6. Изменение количества и массивности ветвей 1-го порядка, удельного веса слоевища *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. f. *laxa* по глубинам в бухте Казачья (Черное море)

Параметр слоевища	Глубина, м			
	2	4	6	7
Количество ветвей 1-го порядка	12	21	13	28
Удельный вес слоевища	1,5	3,9	2,2	4,6
Массивность ветвей	6,3	16,4	8,4	28,4

Таблица 7. Результаты дисперсионного анализа зависимости морфологических признаков *Laurencia obtusa* f. (Huds.) Lamour. *laxa* от глубины обитания

Параметр слоевища	$F_{табл}$	$F_{мес}$
Кол-во ветвей 1-го порядка (n_1)	2,90	26,90
Удельный вес слоевища (M/L)	2,90	0,76
Массивность ветвей (M/n_1)	2,90	1,81

Морфологические различия на открытых и защищенных участках моря. Растения *L. obtusa*, обитающие на защищенных (бухта Казачья) и открытых участках (мыс Феолент, Карадаг) Черного моря относятся к разным морфологическим формам. В условиях бухты Казачья *L. obtusa* прикрепляется к зоостере или лежит на дне, в районе Карадага и у мыса Феолент поселяется на цистозире (табл. 8). В бухте Казачья растения мелкие, мало разветвленные, без ветвей 4-го порядка. У растений открытого берега средняя масса и длина слоевища, длина и количество ветвей всех порядков, а также расстояние между осями 2-го порядка значительно выше. Здесь их слоевища массивнее и кустистее. В открытых районах моря растения испытывают благотворное влияние такого регулятора роста и обмена как движение воды, способствующее поступлению и поглощению водородными биогенных элементов и газов (Ковардаков, 1983; Хайлов, Парчевский, 1983).

Таблица 8. Сравнительная характеристика морфологической структуры *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. и *L. obtusa* f. *laxa* на различных участках Черного моря (глубина 3 м, лето)

Признак	<i>L. obtusa</i>		<i>L. obtusa</i> f. <i>laxa</i>
	Карадаг	Мыс Феолент	Бухта Казачья
Длина слоевища, мм	76,70	80,20	65,80
Масса слоевища, г	0,23	0,49	0,16
Ветви 1-го порядка			
Расстояние, мм	3,62	4,33	2,68
Длина, мм	16,00	11,11	7,62
Количество	13	41	19
Ветви 2-го порядка			
Расстояние, мм	2,41	2,00	1,85
Длина, мм	2,29	4,06	1,14
Количество	56	254	78
Ветви 3-го порядка			
Длина, мм	1,25	1,55	0,91
Количество	28	243	15
Ветви 4-го порядка			
Длина, мм	0,90	1,01	-
Количество	1	92	-

Таким образом, исследование внешней и внутренней структуры талломов черноморских видов *L. papillosa* и *L. obtusa* свидетельствует о наличии большого сходства и подтверждает правомочность выделения их в одну секцию *Laurencia* (Yamada, 1931, Saito, 1967). К общим признакам этих видов нами отнесены округлая форма главной и боковых осей, ветвление в разных плоскостях, одинаковая форма, размеры и рыхлое расположение клеток промежуточного и центрального слоев, наличие в трихобластах и коровых клетках вакуольных включений «*corps en cêrîse*». Слоевище *L. obtusa* отличается мягкостью, хрупкостью и слабо выраженными подошвой или ризоидами. Конечные стерильные веточки цилиндрические или слегка булавовидные, нередко усеченные, простые или слабо

разветвленные. Коровые клетки крупные, округлые или квадратные. Константными таксономическими признаками *L. obtusa* являются вакуольные включения «*corps en c erise*», рыхлое расположение клеток, светлая окраска их протопласта, за исключением корового слоя, постоянство формы клеток промежуточного и центрального слоев, центральная осевая нить, особенно заметная в старых частях слоевища, тонкая кутикула и цилиндрическая форма главной и боковых осей.

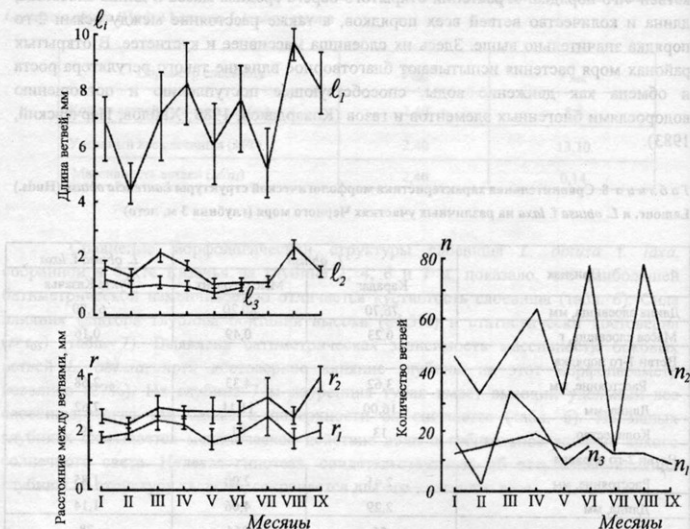


Рис. 6. Сезонные изменения длины (l) и количества (n) боковых ветвей, а также расстояния (r) между ними у *Laurencia obtusa* f. *laxa* (бухта Казачья, Черное море, глубина 3 м).

Слоевище *L. papillosa* отличается хрящевидной консистенцией и наличием дисковидной подошвы. Длинные боковые ветви отходят поочередно, местами супротивно и по всей длине покрыты короткими веточками цилиндрической или булавовидной формы, простыми или гроздевидно разветвленными. Коровые клетки крупные, вытянутые, образуют палисадную структуру. Клетки промежуточного слоя округлой формы и с окрашенным протопластом. Центральные клетки отличаются крупными размерами, изодиаметрической формой, клеточными стенками обычной толщины или с лентиккулярными утолщениями. В отдельные сезоны года в центральной части ствола формируются межклетники. Сведения о лентиккулярных утолщениях центральных клеток, о наличии межклетников и вакуольных включений «*corps en c erise*» должны стать дополнением к имеющимся в отечественной литературе описаниям вида. Стабильными признаками *L. papillosa* являются форма и размеры главной оси на поперечном срезе, а также способ ее ветвления.

Вакуольные включения, лентикулярные утолщения клеточных стенок, палисадные ряды коровых клеток, компактное расположение клеток, наличие папилл – признаки, характерные для данного вида и вместе с тем динамичные, что требует для идентификации вида исследования большого числа особей.

Характерной особенностью изученных видов лауренций является высокая степень возрастной и экологической изменчивости их внешней и внутренней структуры. Так от основания (старая часть) к вершине размеры клеток уменьшаются, а их форма становится более округлой. От вершины к основанию диаметр главной оси увеличивается почти вдвое за счет увеличения размеров клеток всех типов и вследствие возрастания числа клеточных рядов сердцевины. У *L. papillosa* весной и летом клетки крупные, вытянутые, а осенью и зимой – мелкие и округлые. Диаметр главной оси у этих видов особенно велик весной и осенью.

Сезонная морфодинамика близких по строению видов *L. papillosa* и *L. obtusa* носит сходный характер и выражается в количественном преобладании ветвей 2-го порядка с максимумом в летне-осенний период, в высокой степени изменчивости линейных размеров ветвей 1-го порядка (5 и 6 классы варьирования признаков) и относительном постоянстве их у ветвей 2-3-го порядков.

Морфометрическая структура одного и того же вида лауренций, но в экологически разных районах моря не одинакова. При сходном характере годовых вариаций размеров ветвей 2-3-го порядков у особей *L. papillosa* на открытых и чистых участках моря (у входа в бухту Круглая) ветви 1-го порядка зимой, весной и летом короче, чем в условиях более загрязненной бухты Песочной. Статистически достоверным оказалось различие растений разных районов по степени кустистости и удельному весу слоевища, массивности боковых ветвей, что согласуется с трофосапробионтным статусом экосистемы данных участков моря.

Заключение

Сравнительно-морфологический метод исследования позволил выявить таксономическую значимость отдельных признаков исследованных объектов с выделением основных и второстепенных параметров, определить их вклад в структуру слоевища.

Установлены границы изменчивости признаков двух видов черноморских лауренций и их связь с экологическими условиями среды, с сезоном и возрастом разных участков слоевища.

Показано, что наибольшему варьированию подвержены линейные размеры боковых осей первых двух порядков, а наименьшему – размеры конечных веточек и расстояние между осями 1-го порядка.

Форма и размеры клеток исследованных видов существенно отличаются в разных по возрасту частях слоевища, что особенно характерно для корового слоя.

Степень сезонной изменчивости размеров клеток и главной оси на поперечном срезе выше, чем у их формы.

Форма клеток разных типов тканей в пределах одного и того же участка слоевища лауренций практически не зависит от района обитания.

Годичное изменение морфометрических параметров особей в ценопопуляции *L. papillosa* имеет сходный характер в местообитаниях, разных по степени эвтрофирования и водообмена. Изменчивость кустистости слоевища *L. papillosa*

связана с сезоном и условиями местообитания. У *L. obtusa* кустистость детерминирована глубиной, а удельный вес слоевища (M/L) – сезоном.

Проведенные исследования позволили уточнить и расширить описания видов, имеющих в отечественной литературе по систематике лауренций.

E.K. Evstigneeva

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Nakhimov Prosp., 99011 Sevastopol, Crimea, Ukraine

MORPHOSTRUCTURE OF THE BLACK SEA LAURENCIA (RHODOPHYTA) AND THEIR VARIABILITY

Author investigated external and internal morphostructure of thalli of two agar-containing red algae *Laurencia papillosa* (Forsk.) Grev. and *L. obtusa* (Huds.) Lamour. As a result, number of features was revealed: general, species-peculiar, constant, variable. It was found that most of morphometrical and anatomic parameters of laurencia are highly variable depending on age and ecological factors.

К е у в о р д с : morphostructure, variability, *Laurencia papillosa*, *Laurencia obtusa*, Black Sea.

Евстигнеева И.К. Пространственно-временная морфодинамика слоевища *Laurencia coronopus* J. Ag. в Черном море // Альгология. – 2001. – 11, № 3. – С. 287-297.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.

Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. – Л.: Наука, 1967. – 397 с.

Калугина А.А. Донная растительность Черного моря у берегов Северного Кавказа // Запасы морских растений и их использование. – М.: Наука, 1964. – С. 26-57.

Калугина А.А. Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. – М.: Наука, 1969. – С. 105-113.

Ковардаков С.А. Движение воды как экологический фактор: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1983. – 28 с.

Кондратьева Н.В. Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Прокариотические водоросли. Вып. 1. Общая характеристика. Ч. 1. Строение, размножение и циклы развития. – Киев, 1995. – 236 с.

Миничева Г.Г. Использование показателей поверхности бентосных водорослей для экспресс-диагностики трофосапробионтного состояния прибрежных экосистем // Альгология. – 1998. – 8, № 4. – С. 419-427.

Урбах В.Ю. Биометрические методы. – М.: Наука, 1967. – 416 с.

Хайлов К.М., Парчевский В.П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. – Киев: Наук. думка, 1983. – 253 с.

Huvé H., Pellegrini M. Contribution à l'étude chimique de quelques espèces du genre *Laurencia* (*Ceramiales*, *Rhodomelaceae*) // Proc. Sixth. Intern. Seaweed Symp. (Santiago de Compostela, Sept. 1968). – Madrid, 1968. – P. 483-492.

Saito Y. Studies on Japanese species of *Laurencia*, with special reference to their comparative morphology // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. – 1967. – 15, N 1. – P. 1-81.

Yamada Y. Notes on *Laurencia* with special reference to the Japanese species // Univ. California Publ. Bot. – 1931. – 16. – P. 185-310.

Получена 22.03.03

Подписала в печать К.Л. Виноградова