

Морфологічні особливості таксонів роду *Cystoseira* s. l. флори України

Садогурська С.С.

(<https://orcid.org/0000-0002-6370-182X>)

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська, 2, Київ 01601, Україна
s.sadogurska@gmail.com*

Надійшла до редакції 05.01.2023. Після доопрацювання 16.02.2023. Підписана до друку 20.02.2023.
Опублікована 21.03.2023

Реферат. Представлені результати морфологічного та анатомічного аналізу таксонів роду *Cystoseira* sensu lato у флорі України з урахуванням сучасних уявлень про номенклатуру роду. Раніше на основі морфологічного та молекулярно-філогенетичного аналізу було показано, що біля берегів України поліфілетичний рід *Cystoseira* s. l. представлений трьома таксонами (*Ericaria crinita* f. *bosphorica* (Sauvageau) S.S.Sadogurska, J.Neiva et A.Israel., *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze f. *barbata* та *Gongolaria barbata* f. *repens* (A.D.Zinova & Kalugina) S.S.Sadogurska). У результаті досліджень для цих таксонів проаналізований комплекс морфологічних ознак вегетативних та генеративних органів (загальна будова талому, будова апексу та гілочок, наявність/відсутність придатків, повітряних пухирів, форма та розмір рецептакулів, наявність/відсутність явища іридесценції, кількість концептакулів, форма та будова гаметангіїв), а також проведений аналіз анатомічної будови талому (форми клітин кори та меристодерми на поперечному перетині). Аналіз показав, що цим таксонам притаманний широкий діапазон морфологічної мінливості, який ускладнює визначення. Водночас є характеристики, які є діагностичними ознаками і дозволяють достовірно відрізнити та визначити досліджувані таксони роду *Cystoseira* s. l. На основі аналізу сформований опис основних морфологічних та анатомічних характеристик таксонів та запропонований ключ для визначення таксонів роду *Cystoseira* s. l. флори України.

Ц и т у в а н н я . Садогурська С.С. 2023. Морфологічні особливості таксонів роду *Cystoseira* s. l. флори України. *Альгологія*. 33(1): 3–21. <https://doi.org/10.15407/alg33.01.003>

Результати вивчення морфологічних особливостей та діапазону морфологічної мінливості макроводоростей є важливим для подальших таксономічних досліджень, а також уточнення ключів для їхнього визначення.

Ключові слова: Чорне море, *Cystoseira sensu lato*, бурі водорості, номенклатура, таксономія, *Gongolaria barbata*, *Gongolaria barbata* f. *repens*, *Ericaria crinita* f. *bosphorica*

Вступ

Бурі водорості роду *Cystoseira* s.l. є ключовими ценозоутворюючими видами в басейні Середземного моря, до якого також належать Чорне та Азовське моря. Цей рід формує основу морських донних екосистем. Однак в останні роки цистозірові зарості значно скоротилися або подекуди взагалі зникли внаслідок трансформації або навіть знищення прибережно-морських біотопів, забруднення довкілля та зміни клімату. Така ситуація спостерігається в усьому Середземноморському регіоні, тому практично всі види цистозір перебувають під охороною (Convention..., 1976; Dumont, 1999).

Не дивлячись на важливе значення цих водоростей для морських екосистем у басейні Середземного моря та велику кількість екологічних, біогеографічних та флористичних досліджень, таксономічна класифікація в межах роду *Cystoseira* s. l. багато років викликала більше запитань, ніж відповідей (Gómez-Garreta et al., 2001; Cormaci et al., 2012). Традиційно вона базувалася на морфологічних ознаках – будові талому, кількості основних стовбурів, формі рецептакулів та повітряних пухирів, наявності додатків («листоків», шипиків, тощо) та особливостях статевого розмноження (Zinova, 1967; Kalugina-Gutnik, 1975; Gómez Garreta et al., 2001; Cormaci et al., 2012). На основі цих ознак, згідно з ресурсом AlgaeBase, було описано близько 300 таксонів цистозір – видів, підвидів, варієтетів та форм (Guiry, Guiry, 2023). З них на початок 2000-х років прийнятими таксономічно були приблизно 40–50 таксонів, поширених в Атлантично-Середземноморському регіоні, Індійському і Тихому океанах (Gómez Garreta et al., 2001).

Застосування молекулярно-філогенетичних методів в останнє десятиліття засвідчило поліфілетичність роду та нарешті дозволило відповісти на багато таксономічних питань (Draisma et al., 2010; Bruno de Sousa et al., 2019). Комплексні дослідження на основі морфологічного та молекулярно-філогенетичного аналізу дозволили розділити атлантично-середземноморські цистозіри на три окремі роди: *Cystoseira sensu stricto*, *Gongolaria* Boehmer та *Ericaria* Stackhouse, що призвело до низки нових номенклатурних комбінацій багатьох видів (Orellana et al., 2019; Molinari, Guiry, 2020).

Зокрема, із використанням вищезазначених підходів нами проведені таксономічні та молекулярно-філогенетичні дослідження цистозір із акваторії Чорного моря, де раніше такі дослідження не проводилися. Так, показано, що у берегів України зустрічаються три таксони, що належать до двох видів і двох родів *Ericaria* та *Gongolaria* (Sadogurska, 2021; Sadogurska et al., 2021).

Результати цих досліджень також стали частиною загального проекту з ревізії роду *Cystoseira* s. l. в Атлантично-Середземноморському регіоні з застосуванням філогеографічних, молекулярно-філогенетичних методів та методів розмежування видів (Neiva et al., 2022). Зокрема, виявлено невраховане раніше криптичне різноманіття, а описані нові таксони вдалося виявити лише з застосуванням молекулярно-генетичних даних, адже через широкий діапазон екологічної та морфологічної пластичності використання морфологічних критеріїв для розмежування видів цистозір є проблемним (Kalugina-Gutnik, 1975; Falace, Bressan, 2006). Але хоч молекулярно-філогенетичні методи наразі є невід'ємною частиною у дослідженнях систематики бурих водоростей, саме морфологічні характеристики досі лишаються ключовими для багатьох дослідників при визначенні таксономічної приналежності зразків. Тому вивчення морфологічних особливостей та діапазону морфологічної мінливості макроводоростей є важливим для подальших таксономічних досліджень, а також уточнення ключів для визначення їхньої видової приналежності.

Саме тому в цьому дослідженні ми поставили за мету виявлення морфологічних та анатомічних особливостей таксонів роду *Cystoseira* s. l. у флорі України з урахуванням сучасних уявлень про номенклатуру роду.

Матеріали та методи

Матеріалом для досліджень слугували оригінальні збори таксонів *Cystoseira* s. l. із Чорного моря. Зразки відбирали біля відкритих прибіжних берегів, безпосередньо з фітоценозів цистозір в зоні субліторалі (на глибині 1,5–3 м) або зі штормових викидів на прилеглій ділянці берега в 17 пунктах протягом 2012–2020 рр. (рис. 1). Було вивчено 122 зразки цистозір: *Ericaria crinita* f. *bosphorica* (Sauvageau) S.S.Sadogurska, J.Neiva et A.Israel. – 54, *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze f. *barbata* – 63 та *Gongolaria barbata* f. *repens* (A.D.Zinova & Kalugina) S.S.Sadogurska – 5.

Відібрані зразки визначали на основі морфологічних ознак з використанням літературних джерел: Gómez-Garreta et al., 2001; Cormaci et al., 2012, з уточненнями для чорноморських таксонів згідно: Zinova, 1967; Zinova, Kalugina, 1974; Kalugina-Gutnik, 1975; Berov et al., 2015.

Сучасна номенклатура таксонів *Cystoseira* s. l. подана відповідно до: Molinari, Guiry, 2020; Sadogurska et al., 2021; Sadogurska, 2021.

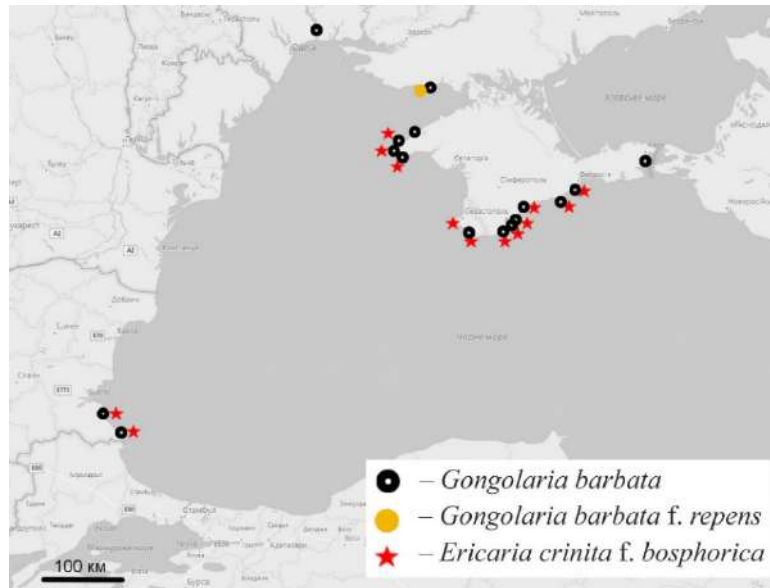


Рис. 1. Карта-схема районів досліджень з місцями відбору проб (з використанням сервісу <https://www.bing.com/maps>)

Порівняльно-морфологічні дослідження вегетативних та генеративних органів таломів проводили з використанням стандартної мікроскопічної техніки (мікроскоп МБІ-3; бінокулярна приставка АУ-12). Проведено детальне порівняльно-морфологічне та анатомічне дослідження вегетативних та генеративних органів таломів видів роду *Cystoseira* s. l. на свіжому та гербарному матеріалі й проаналізовано їхні якісні та кількісні ознаки. Досліджено ступінь варіювання морфологічних ознак вегетативних та генеративних органів рослин. Визначено висоту талому, діаметр стовбурів та розміри рецептакулів. Фотографії зроблені в режимі макрозйомки за допомогою цифрової фотокамери Fujifilm X10. Фрагменти первинних гілочок та рецептакулів були відібрані для виготовлення поперечних зрізів, які робили вручну за допомогою леза.

Результати

Для розрізнення видів роду *Cystoseira* s. l. використовували різні макроморфологічні характеристики, зокрема: загальна будова талому (наявність одного або декількох основних стовбурів), форма підосви, будова апексу, гілочок першого порядку, кінцевих гілочок, наявності/

відсутності придатків (листо- або шиповидних) та повітряних пухирів (Kalugina-Gutnik, 1975; Gómez-Garreta et al., 2001; Cormaci et al., 2012). Однією з найважливіших ознак є будова генеративних органів: форма та розмір рецептакулів, наявність стерильних придатків (мукрону, бокових шипиків тощо), будова і кількість концептакулів. Нами проведено детальне порівняльно-морфологічне та анатомічне дослідження вегетативних та генеративних органів таломів видів роду *Cystoseira* s. l. (на додаток до перерахованих вище): наявності/відсутності явища іридесценції талому, кількості концептакулів на поперечному зрізі рецептакулу, форми і будови гаметангіїв (антеридіїв та оогоніїв), а також аналіз анатомічної будови талому (форми клітин кори та меристодерми на поперечному перетині).

Вегетативні органи

У Чорному морі види роду *Cystoseira* s. l. представлені як типовими прикріпленими формами, так і неприкріпленою формою. Для всіх типових прикріплених представників роду *Cystoseira* s. l. з Чорного моря характерним є кріплення до субстрату за допомогою дископодібної підшви, а не гаптери, що зустрічається в деяких середземноморських видів (Gómez-Garreta et al., 2001; Cormaci et al., 2012). Однією з основних таксономічних ознак, очевидною вже при першому огляді талому прикріплених цистозір, є кількість стовбурів, які відходять від підшви. За цією ознакою всі зразки чітко розділяються на дві групи – з одним головним стовбуром та з кущеподібним таломом, що має 8–20 тонких стовбурів, які відходять від підшви. За морфологічними ознаками ці дві групи відповідають характеристиці двох видів – *Gongolaria barbata* f. *barbata* (один стовбур) та *Ericaria crinita* f. *bosphorica* (кущистий талом), що раніше вказувалися для Чорного моря як *Cystoseira barbata* та *C. bosphorica* відповідно (Zinova, 1967; Kalugina-Gutnik, 1975) (рис. 2).

Порівняльно-морфологічний аналіз показав, що всі зразки, відібрані в Чорному морі і визначені як *Gongolaria barbata* f. *barbata* (= *Cystoseira barbata*), відповідають загальному діагнозу виду, наведеному в різних визначниках (Sadogurska et al., 2021). Зразки характеризувалися великим діапазоном морфологічної мінливості, що залежить від сезону та впливу хвиль. Зокрема, найбільша мінливість серед вегетативних органів відмічена в показниках загального розміру талому, довжини основного стовбура та гілок, а також відсутності/наявності повітряних пухирів. Так, зразки з укороченим стовбуром (5–25 см) та товстими гілками зазвичай мали велику кількість повітряних пухирів (наприклад, зразки з Тилігульського лиману та м. Март'ян). На противагу, дуже великі таломи (до 100–120 см) з довгим основним стовбуром (до 60 см) практично не мали повітряних пухирів (або з дрібними повітряними пухирями) (зразки з Батіліману, Сотери, Приморсько (Болгарія) та ін.).

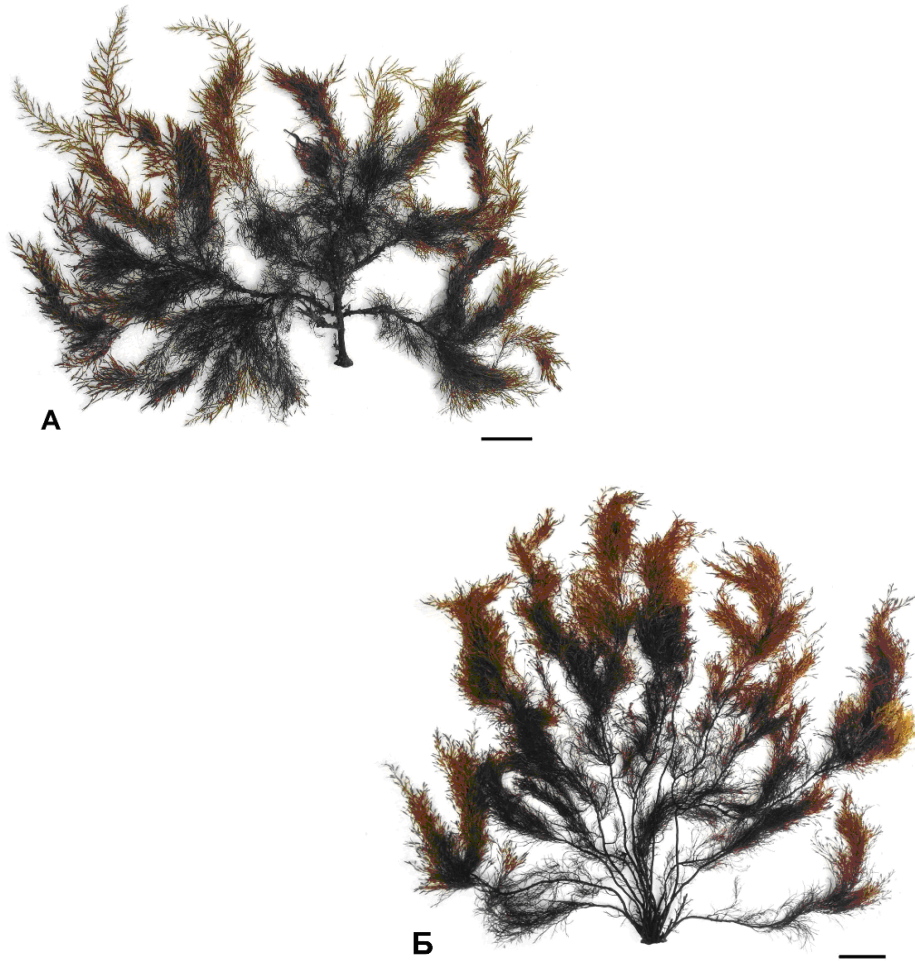


Рис. 2. Загальний вигляд таломів цистозір, відібраних у Чорному морі в акваторії біля м. Мартьян (06.05.2019): А – типова *Gongolaria barbata* f. *barbata* (ваучер зразка BN1); Б – типова *Ericaria crinita* f. *bosphorica* (ваучер зразка CN1). Масштаб: 3 см. Фото за: Sadogurska et al., 2021

Таломи з великою кількістю стовбурів, що відходять від однієї підошви (кущисті таломи), відповідають діагнозу виду *Ericaria crinita* f. *bosphorica*, наданому Sauvageau (1912), пізніше уточненому Berov et al. (2015) і нами (Sadogurska et al., 2021). Вегетативні органи *Ericaria crinita* f. *bosphorica* характеризуються морфологічною мінливістю, хоча її діапазон набагато менший, ніж у *Gongolaria barbata* f. *barbata*. Зразки, відібрані на відкритих ділянках у зоні активного впливу хвиль, мають менший розмір (іноді всього 20–25 см), повітряні пухирі майже відсутні (наприклад, зразки зі скель Адалар). Таломи із захищених місцезростань можуть мати

розмір до 1 м і характеризуються наявністю великої кількості крупних повітряних пухирів (Sadogurska et al., 2021).

Як зазначалося вище, в Чорному морі біля берегів України також зустрічається неприкріплена форма цистозіри, яка має ряд морфологічних особливостей. Така форма описана із Казацької бухти (м. Севастополь) (Zinova, Kalugina, 1974) як *Cystoseira barbata* f. *repens* A.D.Zinova & Kalugina. Нами таломи неприкріпленої цистозіри знайдені у Джарилгацькій затоці, в заростях морської трави *Zostera marina* L. (рис. 3). Вони мають значні морфологічні відмінності, але за комплексом ознак нами підтверджена приналежність таксона до виду *Gongolaria barbata* та відповідно запропонована комбінація *G. barbata* f. *repens* (A.D.Zinova & Kalugina) S.S.Sadogurska (Sadogurska, 2021). Таломи 30–50 см завд., світло-коричневого або жовто-коричневого кольору. У неприкріпленої форми відсутня підошва, головний стовбур редукований або, якщо наявний, дуже короткий та тонкий (2–4 мм). І хоча останні дослідження (Neiva et al., 2022) показали, що неприкріплені форми можуть формуватися у багатьох таксонів роду *Cystoseira* s.l., аналіз літературних даних і власні спостереження свідчать про те, що у Чорному морі така форма відома лише для виду *G. barbata*.



Рис. 3. Неприкріплена форма *Gongolaria barbata* f. *repens* в заростях морської трави *Zostera marina* (акваторія Джарилгацької бухти, глибина 2 м, серпень 2020 р.)

Генеративні органи

Дорослі багатоклітинні таломи *Ericaria crinita* f. *bosporica* та *Gongolaria barbata* f. *barbata* – спорофіти, а гаметофіт зазвичай має

мікроскопічні розміри й виглядає як система розгалужених ниток. Чоловічі та жіночі гаметангії утворюються всередині концептакулів (скафідіїв), на рецептакулах.

У *G. barbata* f. *barbata* рецептакули розташовані на кінцях гілок по одному, 2–20 мм завд. і 1–3 мм завш., овальні або веретоподібні, без шипиків, з гладкою й трохи хвилястою поверхнею, зі стерильним відростком (мукроном) на вершині (рис. 4).

Хоча чорноморські зразки *G. barbata* f. *barbata* цілком відповідали діагнозу виду, вони продемонстрували високий рівень морфологічної мінливості (Sadogurska, 2015; Sadogurska et al., 2021). Наприклад, зразки з Тилігульського лиману та мису Мартьяна мали довгі серпоподібні рецептакули (10–20 мм завд., до 40 мм) з численними чітковидними повітряними пухирями (розміром близько 5 × 9 мм). Деякі рецептакули розгалужені, з дуже помітними концептакулами. Зразки з Батилімана, Сотери та Болгарії (Приморськ) мали небагато повітряних пухирів і характеризувалися меншими (7–8 мм завд.) веретеновидними або овальними рецептакулами з гладенькою поверхнею.

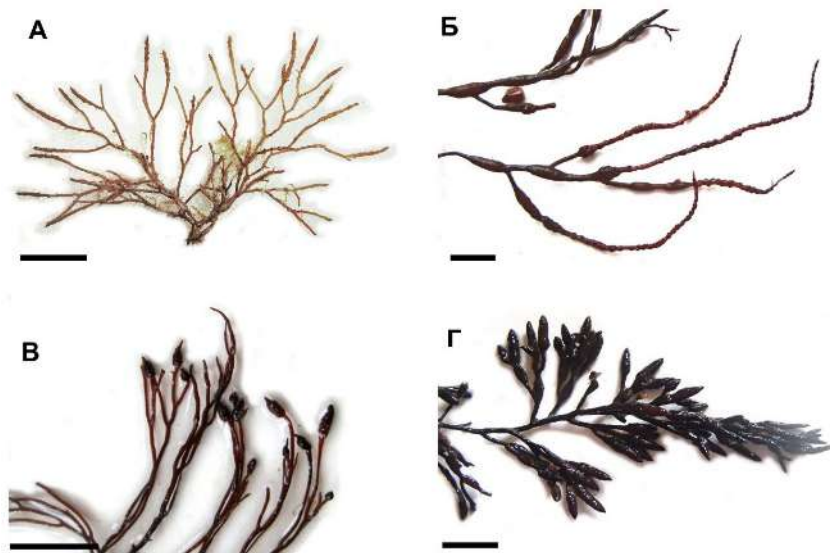


Рис. 4. Морфологічна мінливість рецептакулів *Gongolaria barbata* f. *barbata* з Чорного моря: А – ваучер BS1, Сотера, 2018; Б – ваучер BT1, Одеська обл., Тилігульський лиман, 2017; В – Тарханкутський п-ів, м. Прибойний, 2012; Г – ваучер BBg1, окол. м. Приморськ, 2017. Масштаб: 1 см

Водночас наші спостереження показали, що ці різні форми не мають чітко визначених меж та іноді зустрічаються поряд, а в деяких випадках

навіть на одному й тому ж таломі можна виявити кілька ознак різних форм. Найчастіше таломи з численними повітряними пухирями знаходили в місцях, захищених від сильних хвиль.

Рецептакули *Ericaria crinita* f. *bosphorica* циліндричної форми, 3–5 мм завд., з тупою вершиною і без стерильного відростка. Рецептакули мають помітні концептакули та іноді – колючі придатки у вигляді шипиків (рис. 5).



Рис. 5. Морфологічна мінливість рецептакулів *Ericaria crinita* f. *bosphorica* з Чорного моря; стрілками відмічені шиповидні вирости на рецептакулах: А – ваучер САd, Гурзуф, скелі Адалари, 2017; Б – ваучер ВМ1, мис Март'ян, 2017; В – ваучер СКЗ, Коктебельська бухта, 2015; Г – ваучер СDор, Тарханкутський п-ів, 2017. Масштаб: 1 см

Наші спостереження показали, що у *Ericaria crinita* f. *bosphorica* серед інших характеристик саме рецептакули демонструють найбільший спектр морфологічної мінливості (Sadogurska, 2015; Sadogurska et al., 2021).

Деякі зразки не мали колючок на рецептакулах (рис. 5, В, Г), деякі мали один або два бокові шипики (Berov et al., 2015), але приблизно у третини досліджуваних зразків *E. crinita* f. *bosphorica* було по декілька шипиків і довгі рецептакули з дуже помітними концептакулами (рис. 5, А, Б) (Sadogurska et al., 2021). Цікаво, що ми не знайшли жодних закономірностей щодо варіацій цієї характеристики: зразки з колючками та без них на рецептакулах іноді трапляються в одному й тому місці (а в деяких випадках на одному і тому ж таломі). Повітряні пухирі є дуже характерними для *E. crinita* f. *bosphorica*, хоча, як і у *Gongolaria barbata* f. *barbata*, таломи, виявлені в місцях з сильним впливом хвиль, зазвичай не мали повітряних пухирів.

Вивчення поперечних зрізів рецептакулів цистозір показало схожість їхньої анатомічної будови у *G. barbata* f. *barbata* та *E. crinita* f. *bosphorica* в загальному плані, проте певну відмінність у деяких деталях та розмірах. У *G. barbata* f. *barbata* концептакули невеликі, на поперечному зрізі спостерігається 5–7 концептакулів одночасно (рис. 6). У *E. crinita* f. *bosphorica*, навпаки, концептакули великі, в 1,5–2 рази більші та розташовані по 1–3 (рис. 7). У двостатевих концептакулах цистозір на підстиляючому шарі (тракується більшістю авторів як гаметофіт) розвиваються гаметангії: великі грушоподібні темні оогонії та дрібні овальні антеридії (Sadogurska, 2016a, b).

В обох видів оогонії, що містять одну велику яйцеклітину, прикріплюються до внутрішньої стінки концептакула. Простір між оогоніями заповнений великою кількістю стерильних парафіз. У деяких концептакулах пучок парафіз виходить назовні, формуючи чубчик. Ближче до пори концептакула розташовані антеридії, зібрані на стерильних гілочках.

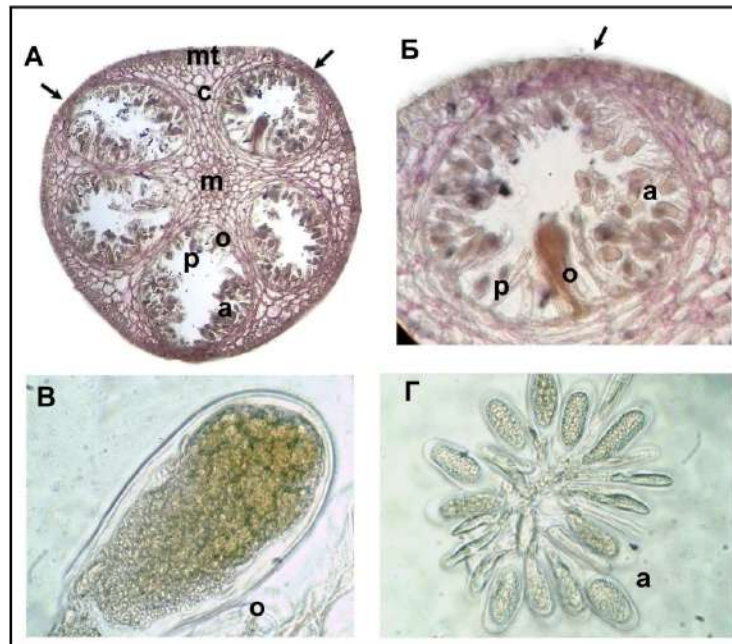


Рис. 6. Генеративні органи *Gongolaria barbata* f. *barbata*: А – поперечний зріз рецептакулів (забарвлення гематоксиліном; Об.×40, Ок.×15); Б – поперечний зріз концептакула (забарвлення гематоксиліном; Об.×90, Ок.×15); В – оогоній; Г – антеридії; *m* – медула, *c* – кора, *mt* – меристодерма, *a* – антеридії, *o* – оогонії, *p* – парафізи; стрілками показані пори концептакулів

У результаті досліджень встановлено, що у *G. barbata* f. *barbata*, яйцеклітини округлі, іноді яйцеподібні (рис. 6, *В*) (Sadogurska, 2016a, b). Антеридії цистозір в 7–10 разів менші за огонії. За нашими спостереженнями, антеридії зібрані на тонких прозорих гілочках (редукований гаметофіт) групами до 20–25 одиниць (рис. 6, *Г*). Кожен антеридій містить 64 рухливі дводжгутикові чоловічі гамети.

У *E. crinita* f. *bosphorica* яйцеклітини яйцеподібні або овальні, довжина приблизно в 3,5–4 рази більша за ширину (рис 7, *В*) (Sadogurska, 2016a, b). Форма антеридій також більш-менш постійна, але зразки, відібрані біля м. Мартьян та Карадагу, мають антеридії, в яких довжина в 3,5–4 рази більша за ширину замість звичайної різниці в 2–4 рази (рис. 7, *Г*).

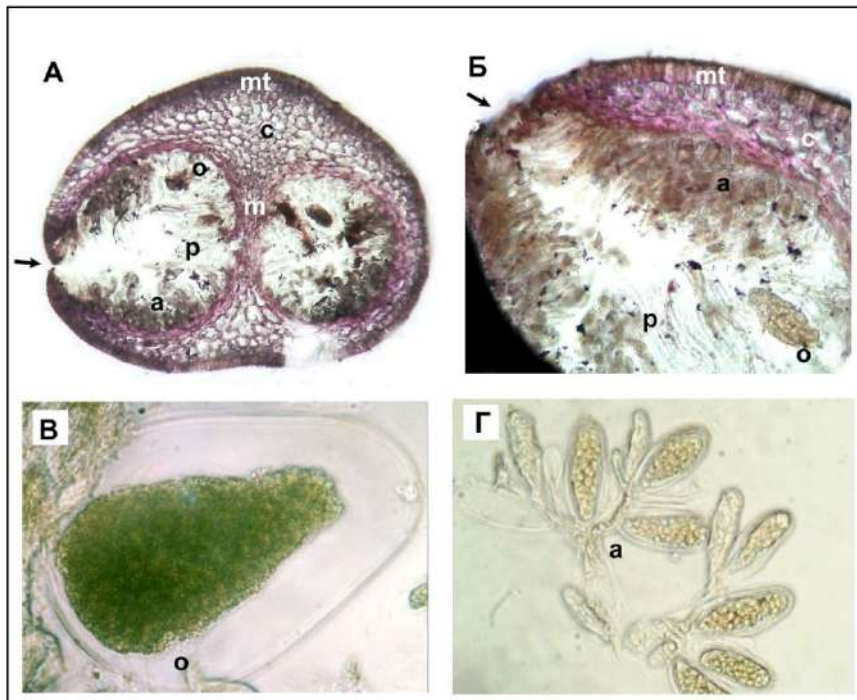


Рис. 7. Генеративні органи *Ericaria crinita* f. *bosphorica*: *А* – поперечний зріз рецептакулів (забарвлення гематоксиліном; Об.×40, Ок.×15); *Б* – поперечний зріз концептакула (забарвлення гематоксиліном; Об.×90, Ок.×15); *В* – оогоній; *Г* – антеридії; *т* – медула, *с* – кора, *mt* – меристодерма, *а* – антеридії, *о* – оогонії, *р* – парафізи; стрілками показані пори концептакулів

Анатомічна характеристика

У цистозір на поперечному зрізі стовбура виділяються три шари тканин: медула або серцевина – центральний шар; коровий шар (кора), що

заповнює більшу частину стовбура й меристодерма, розташована зовні. При розділенні цистозір на три окремі роди Orellana et al. (2019) запропонували розглядати особливості анатомічної будові як додаткову ознаку, що дозволяє відрізнити один рід від іншого.

Аналіз анатомічної будови *G. barbata* f. *barbata* показав, що медула складається з дрібних клітин округлої форми (рис. 6, А), кора – з більших клітин, що мають досить товсті стінки. Збільшення товщини стовбура відбувається за рахунок розростання проміжного шару, який розсуває тканини сусідніх шарів. Меристодерма представлена одним рядом асиміляційних клітин квадратної форми. Водночас відмітимо, що у *G. barbata* f. *repens*, на відміну від прикріплених форм, стінки клітин значно тонші, а самі клітини більші.

Анатомічна будова бічних гілок і найбільш молодих верхівкових ділянок стовбура *E. crinita* f. *bosphorica* подібна з такими у *G. barbata* f. *barbata* (рис. 7, А, Б). Медула також складена дрібними округлими клітинами, що групуються в центрі. А от клітини кори, що відрізняються більш тонкими стінками, ближче до центра мають округлу форму, а далі витягуються. Відмінною також є форма клітин меристодерми – вони не квадратної форми, а витягнуті в радіальному напрямку.

Обговорення

Біля берегів України нами зареєстровані три таксони, що належать до двох родів – *Gongolaria* та *Ericaria* (див. таблицю).

До першого роду належить таксон *G. barbata* f. *barbata*. Відібрані зразки прикріпленої *G. barbata* f. *barbata* відповідали діагнозу виду та описам, наданим у різних ідентифікаційних ключах (Zinova 1967; Zinova, Kalugina, 1974; Kalugina-Gutnik, 1975; Gómez Garreta et al., 2001; Cormaci et al., 2012; Berov et al., 2015). Таломи 20–170 см вис. прикріплюються до субстрату великою подошвою у формі диску (діам. 5–10 мм) (рис. 2, А). Колір талому темно-бурий, майже чорний. Стовбур циліндричний, біля основи 5–15 мм товщ., 10–30 см вис., зазвичай густо вкритий епіфітами. Апекс основного стовбура дуже помітний, гладенький. Від стовбура відходять бічні гілки двох типів: первинні, або головні, та вторинні, або адвентивні, які густо покривають поверхню стовбура. Перші 100–400 мм завд., другі 50–100 мм. Основа бічних гілок I порядку у *G. barbata* f. *barbata* досить товста, тому гілки, як правило, відламуються на деякій відстані від стовбура. На пеньках, що утворилися, активніше формуються адвентивні гілки, які густо покривають поверхню стовбура від самого низу. Вторинні гілочки розгалужені, циліндричні, коротші, ніж основні, часто

зібрані волотями поблизу їх вершин. Шиповидні придатки та колючки відсутні на всіх частинах талому, що є характерною ознакою виду. Повітряні пухирі численні, довгасто-овальні, 7–15 мм завд. та 2–5 мм завш. (довжина зазвичай у 2–3 рази більше за ширину), розвиваються на бічних гілочках, особливо рясно поблизу рецептакулів; розташовуються поодинокі або чотковидно по 2–10 на гілках I–V порядків.

Досліджені нами зразки прикріпленої *Gongolaria barbata* являли собою різні перехідні морфологічні форми та навіть деякі дуже відмінні форми, які, на думку Н.Н. Вороніхіна, А.Д. Зінової та О.А. Калугіної-Гутник, могли бути класифіковані як різні таксони. Цей широкий діапазон морфологічної мінливості чорноморської прикріпленої *G. barbata* раніше був описаний як внутрішньовидові таксони (Voronichin, 1908a, b; Zinova, Kalugina, 1974). А.Д. Зінова та О.А. Калугіна-Гутник за цими характеристиками виділяли дві форми – *Cystoseira barbata* f. *hoppei* (зразки з укороченим основним стовбуром) та *C. barbata* f. *barbata* («типіві» зразки з великим таломом) (Zinova, Kalugina, 1974). Вони відмічали, що перша форма характерна для захищених та напівзахищених ділянок, а друга розвивається уздовж відкритих берегів. Водночас нами відмічено велику кількість перехідних форм, що, на наш погляд, підкреслює необґрунтованість виділення цих двох форм як окремих таксонів, тому ми дотримуємося думки, що *C. barbata* f. *hoppei* та *C. barbata* f. *barbata* є синонімічними таксонами і наразі вони віднесені нами до *Gongolaria barbata* f. *barbata* (Sadogurska et al., 2021).

Що стосується неприкріпленої форми, то питання номенклатури *G. barbata* f. *repens* (= *Cystoseira barbata* f. *repens*) детально розглянуто нами в окремій статті (Sadogurska, 2021). У ній, зокрема, ми наголошуємо на пріоритеті назви *Cystoseira barbata* f. *repens* A.D.Zinova & Kalugina над *Cystoseira barbata* f. *aurantia* (Kützinger) Giaccone, яка часто використовувалася для означення середземноморських неприкріплених форм.

Другий рід, *Ericaria*, представлений біля узбережжя України ендемічним чорноморським таксоном *E. crinita* f. *bosphorica*. Його зразки, як правило, відповідали діагнозам, наданим Sauvageau (1912), Zinova (1967) та Berov et al. (2015). Зразки цього виду мають багато (8–12, до 21) гнучких стовбурів, що кріпляться до субстрату однією дископодібною підшовою діаметром 7–30 мм. Стовбури тонкі, 5–80 см завд. і 3–5 мм завт., з гладкою поверхнею та, частіше, без епіфітів. Талом зазвичай 30–70 см заввиш., але іноді можуть сягати 1 м. Апекси стовбурів добре помітні, витягнуті та гладенькі (без колючок)

(Sadogurska et al., 2021). Від декількох основних стовбурів відходять гілки другого порядку. Поверхня гілочок гладка, без колючкоподібних придатків чи шипиків. Адвентивні гілки нечисленні й утворюються лише тоді, коли після опадку головної гілки залишається виступ у вигляді пенька. Основні бічні гілки 60–180 мм завд., адвентивні – 30–100 мм. На кінцях молодих гілочок часто спостерігається явище іридесценції (синьо-блакитного світіння). Повітряні пухирі овальної, іноді трикутної форми, роздуті, з двома ріжками на верхніх кінчиках, на яких найчастіше розвиваються рецептакули. Зазвичай повітряні пухирі розташовані по одному. Пухирі 5–8 мм завд. (у 1–2 рази більше ширини) і 4–5 мм завш.

Біля узбережжя України цей таксон також раніше зазначався як *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory. (= *C. crinita* Duby, = *Carpodesmia crinita* (Duby) S.Orellana et M.Sansón). Всі ці знахідки належать саме до таксону *Ericaria crinita* f. *bosphorica*, а *Ericaria crinita* (Duby) Molinari et Guiry (*Ericaria crinita* f. *crinita*) є середземноморським ендеміком (Sadogurska et al., 2021). Не дивлячись на морфологічну мінливість, всі зразки *E. crinita* f. *bosphorica* характеризуються поєднанням ознак, які відрізняють цей таксон від середземноморських таксонів (у т. ч. від *E. crinita* f. *crinita*) (Sadogurska et al., 2021). Зокрема це: повна відсутність шиповидних придатків на всіх гілочках, більші розміри талому (до 100–120 см), наявність численних повітряних пухирів та рецептакулів завжди з тупим кінцем, й іноді з колючками.

Вороніхін, ймовірно, був першим автором, який описав з Чорного моря «форму *Cystoseira* з шипиками на *receptacula*» (Voronichin, 1908a, b). Він помилково назвав таку цистозіру формою *Cystoseira barbata*, адже саме цей вид був найбільш відомим для цього регіону на той час. На наш погляд, (Sadogurska et al., 2021), його оригінальний опис цистозір із шипиками (*Cystoseira barbata* var. *flaccida* (Kützing) Woronichin та *Cystoseira barbata* f. *Hoppei* × *flaccida* Woronichin) відповідає опису *Cystoseira bosphorica*, запропонованому С. Саважо на 4 роки пізніше (Sauvageau, 1912). Синонімію цих таксонів відзначають також Зінова та Калугіна-Гутник (1974). Саме тому було запропоновано розглядати ці таксони як синоніми *Ericaria crinita* f. *bosphorica*: *Cystoseira barbata* var. *flaccida* (Kützing) Woronichin (1908: 117) = *Cystoseira barbata* f. *Hoppei* × *flaccida* Woronichin (1908: 118) = *Ericaria crinita* f. *bosphorica* (Sauvageau) S.S.Sadogurska, J.Neiva et A.Israel (Sadogurska et al., 2021).

Таблиця. Основні характеристики таксонів роду *Cystoseira* s. l. флори України

Характеристика	<i>Ericaria crinita</i> f. <i>bosphorica</i> (Sauvageau) S.S.Sadogurska, J.Neiva et A.Israel	<i>Gongolaria barbata</i> (Stackhouse) Kuntze f. <i>barbata</i>	<i>Gongolaria barbata</i> f. <i>repens</i> (A.D.Zinova & Kalugina) S.S.Sadogurska
Базіонім	<i>Cystoseira bosphorica</i> Sauvageau (1912: 413, 529)	<i>Abrotanifolia barbata</i> Stackhouse (1809: 81)	<i>Cystoseira barbata</i> f. <i>repens</i> A.D.Zinova & Kalugina
Поширення	Чорне море та Босфорська протока	Чорне море та Середземне море	Чорне море (наявність в Середземному морі потребує підтвердження)
Загальний вигляд	Куцистий талом, підшова у вигляді диска, численні циліндричні довгі гладенькі стовбури.	Талом з одним стовбуром прикріплюється до субстрату великою підшовою у формі диску, зазвичай густо вкритий епіфітами	Талом неприкріплений, витончений, підшова відсутня, головний стовбур редукований
Колір талому	Коричневий, бурий	Темно-коричневий, бурий, майже чорний	Світло-коричневий, жовто-коричневий
Висота талому	30–100 см	20–130(170) см	Талом розпростертий, 30–50 см завд.
Стовбури (каулоїди)	5–20 одиниць, діам. 2–6 мм, 5–90 см завд.	Одинарний, діам. 3,5–12 мм, 10–30(60) см завд.	Головний стовбур редукований або, якщо наявний, дуже короткий та тонкий (2–4 мм)
Апекс	Помітний, гладенький	Помітний, витягнутий, гладенький	Помітний, гладенький
Колочки на нижніх гілочках	Відсутні	Відсутні	Відсутні
Кінцеві гілочки	Циліндричні	Циліндрично-ниткоподібні	Циліндрично-ниткоподібні, тонкі ниткоподібні
Криптостоми	Численні й добре помітні	Численні, не дуже помітні	Численні, не дуже помітні
Повітряні пухирі	Численні та крупні на екземплярах, що ростуть у закритих бухтах; дрібніші на екз. із відкритих місць	Численні, крупні, овальні, по одному або у вигляді чоток (до 10 од.)	Можуть бути повністю відсутні. Якщо є – овальні, розташовані у вигляді чоток (по 3–6 пухирів)
Форма рецептакулів	Циліндричні або довгі витягнуті, горбкуваті, без мукрону	Веретеновидні або серповидні, гладенькі, з мукроном	Найчастіше майже відсутні. Якщо є – веретеновидні, з мукроном
Розмір рецептакулів	2–10 (до 15) мм × 1 мм	3,5–15 (до 30) мм × 1–1,2 мм	3,5–15 (до 30) мм × 1,0–1,2 мм
Шипики на рецептакулах	Зазвичай відсутні, але часто з одним-двома короткими шипиками (іноді – по 3–5)	Відсутні	Відсутні
Анатомічна будова	Медула складається із дрібних округлих клітин, кора – з більших клітин з тонкими стінками, які ближче до центра мають округлу форму, а далі витягуються; меристодерма представлена одним рядом асиміляційних клітин, витягнутих у радіальному напрямку	Медула складається з дрібних клітин округлої форми, кора – з більших клітин з товстими стінками, меристодерма представлена одним рядом асиміляційних клітин квадратної форми	На відміну від прикріплених форм, стінки клітин значно тонші, а самі клітини більші
Іридесценція	Іноді молоді частини талому можуть мати синьо-блакитну іридесценцію	Відсутня	Відсутня

Висновки

Біля берегів України зустрічаються три таксони, що належать до двох видів і двох родів – чорноморський ендемік *Ericaria crinita* f. *bosphorica* та дві форми виду *Gongolaria barbata*: типова прикріплена *G. barbata* f. *barbata* та неприкріплена форма *G. barbata* f. *repens*. Всі три таксони відмічені в акваторії Чорного моря, а в Азовському морі – лише прикріплені форми (*E. crinita* f. *bosphorica* та *G. barbata* f. *barbata*) (Sadogurskiy et al., 2020).

Аналіз показав, що цим таксонам притаманний широкий діапазон морфологічної мінливості, який ускладнює визначення. Водночас є характеристики, які є діагностичними ознаками і дозволяють достовірно відрізнити та визначити таксони роду *Cystoseira* s. l. у флорі України. Це, в першу чергу, кількість стовбурів, будова рецептакулів, форма повітряних пухирів, а також наявність іридесценції. Додатковою діагностичною ознакою також може слугувати анатомічна будова (див. табл.). Загалом *G. barbata* f. *repens* досить сильно відрізняється від прикріплених форм відсутністю підшви та основного стовбура, а також дуже тонкими витягнутися гілочками, які слабо розгалужуються. Прикріплена *G. barbata* f. *barbata* має один основний стовбур та гладенькі веретенovidні рецептакули з мукроном, а *E. crinita* f. *bosphorica*, навпаки, численні тонкі стовбури, які відходять від однієї підшви, та бугристі компактні рецептакули без мукрону та іноді з шипиками. На основі цих ознак нижче приводимо уточнений ключ для визначення таксонів роду *Cystoseira* s.l. флори України.

Ключ для визначення таксонів роду *Cystoseira* s. l. флори України

1. Талом неприкріплений, підшва відсутня, головний стовбур редукований або, якщо наявний, – дуже короткий та тонкий (2–4 мм); гілочки тонкі, ниткоподібні; повітряні пухирі нечисленні; рецептакули відсутні або, якщо є, веретенovidні з мукроном
 *Gongolaria barbata* f. *repens*
 – Талом кріпиться до субстрату підшвою у вигляді диску..... 2
2. Талом куцистий, від підшви відходять численні циліндричні довгі гладенькі стовбури. Рецептакули циліндричні або витягнуті, горбкуваті (концептакули добре помітні), без мукрону (стерильного відростку), часто з одним-двома короткими шипиками (іноді – по 3–5), молоді частини талому можуть мати синьо-блакитну іридесценцію.....
 *Ericaria crinita* f. *bosphorica*
 – Талом з одним товстим стовбуром (діам. 3,5–12 мм). Рецептакули веретенovidні або серповидні, гладенькі (концептакули не виражені) з мукроном.....
 *Gongolaria barbata* f. *barbata*

Список літератури

- Berov D., Ballesteros E., Sales M., Verlaque M. 2015. Reins tatement of species rank for *Cystoseira bosphorica* Sauvageau (*Sargassaceae*, *Phaeophyceae*). *Cryptogamie, Algologie*. 36(1): 65–80.
- Bruno de Sousa C., Cox C.J., Brito L., Pavão M.M., Pereira H., Ferreira A., Ginja C., Campino L., Bermejo R., Parente M., Varela J. 2019. Improved phylogeny of brown algae *Cystoseira* (*Fucales*) from the Atlantic-Mediterranean region based on mitochondrial sequences. *PLoS One*. 14(1). Article e0210143.
- Convention for the Protection of the Mediterranean Sea Against Pollution (Barcelona Convention)*. 1976. Retrieved from http://wedocs.unep.org/bitstream/id/53143/convention_eng.pdf. Accessed 10 February 2020.
- Cormaci M., Furnari G., Catra M., Alongi G., Giaccone G. 2012. Flora marina bentonica del Mediterraneo: *Phaeophyceae*. *Boll. Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania*. 45(375): 1–508.
- Draisma S.G., Ballesteros E., Rousseau F., Thibaut T. 2010. DNA sequence data demonstrate the polyphyly of the genus *Cystoseira* and other *Sargassaceae* genera (*Phaeophyceae*). *J. Phycol.* 46: 1329–1345.
- Dumont H.J. 1999. *Black Sea Red Data Book*. New York: Unit. Nat. Office Project Services. 413 p.
- Falace A., Bressan G. 2006. Seasonal variations of *Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Agardh frond architecture. *Mar. Biod.* 183: 193–206.
- Gómez Garreta A., Barceló M.C., Gallardo T., Pérez-Ruzafa I., Ribera M.A., Rull J. 2001. *Flora Phycol. Iber.* Vol. 1. *Fucales*. Murcia: Univ. Murcia. 192 p.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2023. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway. Retrieved from <https://www.algaebase.org>. Accessed 05 January 2023
- Kalugina-Gutnik A.A. 1975. *Phytobenthos of the Black Sea*. Kyiv: Nauk. Dumka. 248 p. [Калугіна-Гутник А.А. 1975. *Фитобентос Чёрного моря*. Киев: Наук. думка. 248 с.] [Rus.]
- Molinari Novoa E.A., Guiry M.D. 2020. Reinstatement of the genera *Gongolaria* Boehmer and *Ericaria* Stackhouse (*Sargassaceae*, *Phaeophyceae*). *Not. Algar.* 171: 1–10.
- Neiva J., Bermejo R., Medrano A., Capdevila P., Figueras D.M., Afonso P., Ballesteros K., Sabour B., Serio D., Nóbrega E., de Deus Soares J., Valdazos J., Tuya F., Mulas M., Israel Á., Sadogurska S., Guiry M.D., Pearson G.A., Serrão E.A. 2022. DNA barcoding reveals cryptic diversity, taxonomic conflicts and novel biogeographical insights in *Cystoseira* s. l. (*Phaeophyceae*). *Eur. J. Phycol.* <https://doi.org/10.1080/09670262.2022.2126894>
- Orellana S., Hernández M., Sansón M. 2019. Diversity of *Cystoseira* sensu lato (*Fucales*, *Phaeophyceae*) in the eastern Atlantic and Mediterranean based on morphological and DNA evidence, including *Carpodesmia* gen. emend. and *Treptacantha* gen. emend. *Eur. J. Phycol.* 54(3): 447–465.
- Sadogurska S.S. 2015 Morphological variability of receptacles and air bubbles of the Black Sea *Cystoseira barbata* and *Cystoseira crinita*. In: *Materials of the 10th International Scientific*

- Conference of Young Scientists*. Kharkiv: Kharkiv V.N. Karazin National University. Pp. 161–162. [Садогурська С.С. 2015. Морфологічна мінливість рецептакулів та повітряних пухирів чорноморських *Cystoseira barbata* та *Cystoseira crinita*. У кн.: *Матеріали X Міжнародної наукової конференції молодих науковців*. Харків: Харків. нац. ун-т ім. В.Н. Каразіна. С. 161–162]. [Ukr.]
- Sadogurska S.S. 2016a. Ultrastructural differences of the gametophyte surface and bark of the Black Sea brown algae *Cystoseira crinita* and *Cystoseira barbata*. In: *Materials of International Scientific Conference of Young Scientists*. Kherson. P. 28. [Садогурська С.С. 2016a. Ультраструктурні відмінності поверхні гаметофітів та кори чорноморських бурих водоростей *Cystoseira crinita* та *Cystoseira barbata*. У кн.: *Матеріали Міжнародної конференції молодих учених*. Херсон. С. 28]. [Ukr.]
- Sadogurska S.S. 2016b. Morphology of gametophytes of the Black Sea brown algae *Cystoseira barbata* and *C. crinita*. In: *Materials of the XII International scientific conference of students and postgraduates*. Lviv: Lviv. Nat. univ. im. I. Franka. Pp. 106–107. [Садогурська С.С. 2016b. Морфологія гаметофітів чорноморських бурих водоростей *Cystoseira barbata* та *C. crinita*. У кн.: *Матеріали XII Міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів*. Львів: Львів. нац. унів. ім. І. Франка. С. 106–107]. [Ukr.]
- Sadogurska S.S. 2021. Unattached *Cystoseira* s. l. in the Black Sea: taxonomy of *Gongolaria barbata* f. *repens* comb. nov. *Альгологія*. 31(2): 150–162.
<https://doi.org/10.15407/alg31.02.150>
- Sadogurskyu S.Yu., Sadogurska S.S., Byelich T.V., Sadogurska S.O. 2020. Distribution of *Cystoseira* s. l. species in the Sea of Azov. *Algologia*. 30(4): 359–381. [Садогурський С.Ю., Садогурська С.С., Беліч Т.В., Садогурська С.О. 2020. Поширення видів *Cystoseira* s. l. в Азовському морі. *Альгологія*. 30(4): 359–381]. [Ukr.]
<https://doi.org/10.15407/alg30.04.359>
- Sadogurska S.S., Neiva J., Falace A., Serrao E.A., Israel A. 2021. Taxonomic revision of the genus *Cystoseira* s. l. (*Ochrophyta*, *Fucales*, *Sargassaceae*) in the Black Sea: morphological variability and molecular taxonomy of *Gongolaria barbata* and *Ericaria crinita* f. *bosphorica* comb. nov. *Phytotaxa*. 480(1): 1–2.
- Sauvageau C. 1912. A propos des *Cystoseira* de Banyuls et Guéthary. *Bull. Stat. Biol. d'Arcachon*. 14: 133–556.
- Voronikhin N.N. 1908a. Brown algae (*Phaeophyceae*) of the Black Sea. General Part. *Rus. Bot. J.* 1–2: 19–46. [Воронихин Н.Н. 1908a. Бурые водоросли (*Phaeophyceae*) Черного моря. Общ. ч. *Рус. бот. журн.* 1–2: 19–46]. [Rus.]
- Voronikhin N.N. 1908b. Brown algae (*Phaeophyceae*) of the Black Sea. (Final). *Rus. Bot. J.* 3–4: 113–138. [Воронихин Н.Н. 1908b. Бурые водоросли (*Phaeophyceae*) Черного моря (Окончание). *Рус. бот. журн.* 3–4: 113–138]. [Rus.]
- Zinova A.D. 1967. *Identification manual of green, brown and red algae of the Southern Seas of the USSR*. Moscow, Leningrad: Nauka. 400 p. [Зинова А.Д. 1967. *Определитель зеленых, бурых и красных водорослей Южных морей СССР*. М., Л.: Наука, 400 с.]. [Rus.]

Zinova A.D., Kalugina A.A. 1974. To the systematics of the species of the genus *Cystoseira* Ag. in the Black Sea. *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 11: 116–125. [Зинова А.Д., Калугина А.А. 1974. К систематике видов рода *Cystoseira* Ag. в Чёрном море. *Новости сист. низш. раст.* 11: 116–125]. [Rus.]

Підписала до друку О.М. Виноградова

Sadogurska S.S.

(<https://orcid.org/0000-0002-6370-182X>)

Morphological characteristics of *Cystoseira* s.l. taxa of the flora of Ukraine. *Algologia*. 33(1): 3–21.

M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine

2 Tereshchenkivska str., Kyiv 01601, Ukraine

The article presents the results of morphological and anatomical analysis of the *Cystoseira* sensu lato taxa in the flora of Ukraine, taking into account modern views on the nomenclature of the genus. Earlier, based on the morphological and molecular phylogenetic analysis, it was shown that along the Ukrainian shores the polyphyletic genus *Cystoseira* s.l. is represented by three taxa (*Ericaria crinita* f. *bosphorica* (Sauvageau) S.S.Sadogurska, J.Neiva et A.Israel., *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze f. *barbata* and *Gongolaria barbata* f. *repens* (A.D.Zinova & Kalugina) S.S.Sadogurska). As the result of the present study, for these taxa, a set of morphological features of vegetative and generative organs was analysed (general thallus appearance, structure of the apex and branches, presence/absence of appendages, aerocysts, shape and size of receptacles, presence/absence of iridescence, conceptacles, shape and structure of gametangia), as well as an analysis of the anatomical structure of the thallus (cortex and meristoderm cells on a cross section) was carried out. The analysis showed that these taxa have a wide range of morphological variability, which makes their identification difficult. At the same time, some characteristics are diagnostic and allow reliably distinguish and identify the studied taxa of the genus *Cystoseira* s.l. Based on the analysis, we provided a description of the main morphological and anatomical characteristics of the taxa and proposed identification keys for taxa of the genus *Cystoseira* s.l. of the flora of Ukraine. The results of the study of morphological features and the range of macroalgae morphological variability are important for further taxonomic studies, as well as clarification of keys for their identification.

Key words: the Black Sea, *Cystoseira* sensu lato, brown algae, nomenclature, taxonomy, *Gongolaria barbata*, *Gongolaria barbata* f. *repens*, *Ericaria crinita* f. *bosphorica*

Citation. Sadogurska S.S. 2023. Morphological characteristics of *Cystoseira* s.l. taxa of the flora of Ukraine. *Algologia*. 33(1): 3–21. <https://doi.org/10.15407/alg33.01.003>