

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ М.В. ЛОМОНОСОВА

АЗОВСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
ИНСТИТУТ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА

LOMONOSOV MOSCOW STATE UNIVERSITY  
AZOV FISHERIES RESEARCH INSTITUTE

*Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сушкова Е.Г., Штайнхаген С.*  
*Afanasyev D.F., Kamnev A.N., Sushkova E.G., Steinhagen S.*

**Полевой определитель водорослей рода *Ulva*  
Черного, Азовского, Каспийского морей  
и Восточной Балтики**

**The field guide to *Ulva* species found in the Black,  
Azov, Caspian Seas and Eastern Baltic**



Москва, 2016  
Moscow, 2016

Московский Государственный Университет  
Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
Lomonosov Moscow State University  
Azov Fisheries Research Institute

**Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сушкова Е.Г., Штайнхаген С.**  
**Afanasyev D.F., Kamnev A.N., Sushkova E.G., Steinhagen S.**

## **ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВОДНЫХ ФОТОТРОФНЫХ ОРГАНИЗМОВ**

## **ECOLOGICAL PHYSIOLOGY OF AQUATIC PHOTOTROPHIC ORGANISMS**

**Полевой определитель водорослей рода *Ulva* Черного,  
Азовского, Каспийского морей и Восточной Балтики**

**The field guide to *Ulva* species found in the Black,  
Azov, Caspian Seas and Eastern Baltic**

*Учебное пособие для студентов, обучающихся по направлению 020400 «Биология»  
профиль «Физиология растений»*

**Под редакцией профессора *И.П. Ермакова***

Москва, 2016

Moscow, 2016

УДК 574.24+581.9(262.5+262.54+262.81+261.24)  
ББК 28.591я73  
Э 40

*Рекомендовано к опубликованию решением Ученого и Учебно-методического советов биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова*

Рецензенты:

доктор биологических наук *Клочкова Н.Г.*

кандидат биологических наук *Михайлова Т.А.*

**Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сушкова Е.Г., Штайнхаген С.**

Э 40 **Экологическая физиология водных фототрофных организмов. Полевой определитель водорослей рода *Ulva* Черного, Азовского, Каспийского морей и восточной Балтики: Учебное пособие / Под ред. проф. И.П. Ермакова. – М., Издательство «Перо», 2016. – 51 с.**

ISBN 978-5-906883-16-2

В полевом определителе видов водорослей рода *Ulva*, встречающихся в морях европейской части России, приводятся описания 10 видов и ключ для определения водорослей. Определитель включает микро- и макрофотографии для наглядного определения водорослей, как на месте сбора, так и в камеральных условиях.

УДК 574.24+581.9(262.5+262.54+262.81+261.24)  
ББК 28.591 я73

ISBN 978-5-906883-16-2

© Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сушкова Е.Г., Штайнхаген С., 2016  
© МГУ, АзНИИРХ, 2016

DDC 574.24+581.9(262.5+262.54+262.81+261.24)  
BBK 28.591  
E18

*Recommended for publishing by a decision of Academic Council and Education Board of Moscow State University, faculty of Biology*

Reviewers:

Dr. Sci. *Klochkova N.G.*

PhD (biology) *Mikhailova T.A.*

**Afanasyev D.F., Kamnev A.N., Sushkova E.G., Steinhagen S.**  
E18 **Ecological physiology of aquatic phototrophic organisms. The field guide to *Ulva* species found in the Black, Azov, Caspian Seas and Eastern Baltic** / Edited by prof. I.P. Yermakov – M., Publishing house «Pero», 2016. – 51 pp.

ISBN 978-5-906883-16-2

The field guide contains description of the species of green algae genus *Ulva*, found in the European seas of Russia. The key of macroalgae is given. Key-book includes micro- and macro photographs for visual determination of algae.

DDC 574.24+581.9(262.5+262.54+262.81+261.24)  
BBK 28.591

ISBN 978-5-906883-16-2

© Afanasyev D.F., Kamnev A.N., Sushkova E.G., Steinhagen S., 2016  
© MSU, ASIF, 2016

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Издание настоящего цикла учебных пособий под общим объединяющим названием «**Экологическая физиология водных фототрофных организмов**» продиктовано необходимостью предоставления студентам практического руководства по важному разделу учебного плана подготовки специалистов экологов и физиологов водных фототрофных организмов. Роль морских и пресноводных фотоавтотрофов различного таксономического профиля в продукции органического вещества биосферы и регуляции газового состава атмосферы чрезвычайно велика. Эти организмы являются важнейшими участниками сложных экологических связей, в том числе обеспечивая пищевые, медицинские и технические потребности человека и выступая в качестве адсорбентов избыточных продуктов его деятельности. Физические и химические параметры среды их обитания значительно отличаются от таковых для растений суши, что неизбежно должно проявляться в эволюционных различиях многих физиологических функций и приспособлений. Можно *a priori* утверждать, что иной спектральный состав света, его интенсивность и суточные вариации, а также иные условия газоснабжения и питания в водной среде по сравнению с воздушной будут проявляться в изменении как фотосинтетической и других функции, так и параметров роста и развития и морфологии фототрофов.

В тоже время степень изученности физиологических функций морских и пресноводных растений, в том числе и высших, значительно отстаёт от объёма знаний об обитателях суши. Продемонстрировать студентам теоретическую и прикладную значимость таких знаний, привлечь внимание к особенностям систематики, жизненных циклов и экологического статуса фотоавтотрофов водной среды, и одновременно научить приёмам работы в естественных условиях морской экспедиции — цель данного учебного пособия и практикума, для которого оно написано. Для кафедры физиологии растений МГУ это не первая попытка — следует вспомнить выдающегося теоретика физиологии растений и морского романтика, заведующего кафедрой в 30-40-е годы прошлого века профессора Дмитрия Анатольевича Сабинина, интересы которого были обращены и на водные растения; заведующего кафедрой в 70-80-е годы профессора Михаила Викторовича Гусева, организовавшего морские экспедиции для студентов-физиологов растений. Их участником был и соавтор пособия, и руководитель практикума ведущий

научный сотрудник, д.б.н. Александр Николаевич Камнев. На биологическом факультете Южного федерального университета (ранее – Ростовский государственный университет) аналогичные морские практики проводились на Чёрном море, в которых участвовал доцент, к.б.н. Дмитрий Фёдорович Афанасьев. В настоящее время к проведению практик подключается и Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства.

Развитие преподавания данного направления экологии и физиологии растений, как можно надеяться, направлено на формирование более широкого взгляда будущих специалистов на закономерности природных взаимосвязей и возможности практического использования ресурсов биосферы.

*Профессор И.П. Ермаков*

## INTRODUCTION

Publication of this series of educational materials under the title «**Ecological physiology of water phototrophic organisms**» is based on the existing necessity to provide students from departments of ecology and physiology of water phototrophic organisms with practical manual on an important part of the curriculum. The role of sea and fresh water photoautotrophs of different taxonomic profiles is extremely big both in the production of biosphere's organic matter and in the regulation of gas composition of atmosphere. These organisms are the most important participants of complex ecological relationships, providing for the nutritional, medical and technical needs of mankind and adsorbing their redundant waste products. Both physical and chemical attributes of their environment differ drastically from those of plants that grow on the land, which inevitably has to manifest itself in the evolutionary differences of various physiological functions and appliances. It can be claimed a priori that the different spectral light structure, its intensity and daily variations as well as different conditions of gas supply and nutrition in water environment in comparison with air environment will be reflected in changes in photosynthetic and various other functions, and also in terms of growth, development and morphology of photophtors.

At the same time, the level of exploration of physiological functions of sea and fresh water plants, including higher plants, is minor to the level of knowledge about ground inhabitants. The aim of this educational aid and the practicum is to show students both the theoretical and practical importance of this sphere of knowledge, to drive their

attention to the specifics of systematization, life cycles and ecological status of autotrophs in water environment. Moreover, another aim is to teach the work tactics in the natural conditions of sea expedition. This particular attempt is not new for the department of plant physiology of Moscow State University – prior to it there were the outstanding theorist of plant physiology and sea romanticist professor Dmitry Sabinin, who was the head of the department in '30 and '40 and had interest in water plants as well; the head of the department in '70 and '80 professor Mikhail Gusev, who organized sea expeditions for students – plant physiologists. Among the participants of these expeditions was one of the authors of this textbook and the practicum leader, leading research scientist Alexander Kamnev, doctor of biological sciences. Similar practices were held at the Black Sea by the faculty of biology of Southern Federal University, in which associate professor Dmitry Afanasjev, candidate of biological sciences, took part. Currently Azov Research Institute of Fishery is joining the practices.

The development of teaching this branch of ecology and plant physiology is supposed to aim at forming a wider overview of future specialists at mechanisms of nature relations and the opportunity of practical usage of biosphere resources.

*Professor I. P. Yermakov*

## **ЛЕТНЯЯ УЧЕБНО-НАУЧНАЯ ПРАКТИКА ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ ВОДНЫХ ФОТОТРОФНЫХ ОРГАНИЗМОВ**

С каждым годом в мире растёт число публикаций, посвящённых вопросам общей биологии и экологии, систематики, физиологии и биохимии водных фототрофных организмов. Такой повышенный интерес обусловлен значимостью этих организмов и как важных первичных продуцентов, одновременно являющихся местом нереста рыб и беспозвоночных; и как организмов, укрепляющих грунты и препятствующих проникновению антропогенных веществ, поступающих с береговыми стоками и грунтовыми выносами; и как организмов, синтезирующих ценные биологически активные вещества, широко используемые в различных областях народного хозяйства; и как организмов, которые активно пытаются вводить в аквакультуру, и наконец, как превосходных модельных объектов (Возжинская, Камнев, 1994; Садчиков, Кудряшов, 2005). Исходя из этого очевидно, что потребность в изучении различных аспектов жизни водных фототрофных организмов велика.

К сожалению, в настоящее время в России этому направлению науки уделяется слишком незначительное внимание, а поэтому ощущается острый дефицит в научных и учебных направлениях по данной тематике, и соответственно, литературе, доступной для студентов. Многие монографии, пособия и определители, выпущенные в 1960-е – 1990-е годы, становятся библиографической редкостью. Некоторые ранее опубликованные сведения к настоящему времени устарели, а современные работы, где были бы объединены данные по современной систематике, биологии и экологии, физиологии и биохимии водных фототрофных организмов, не всегда доступны.

Причиной для создания цикла пособий под одним общим заголовком «**Экологическая физиология водных фототрофных организмов**» послужило желание, с одной стороны, восполнить отсутствие общего пособия по экологической физиологии водных фототрофных организмов, необходимого для проведения учебно-научных студенческих практик в регионах, где имеются водоёмы различных типов, т.е. море, реки, впадающие в него, и находящиеся в непосредственной близости пруды, озера и болота, а с другой – восстановить, в полном объёме, летнюю морскую практику, в частности, кафедры физиологии растений МГУ им. М.В. Ломоносова, которая проводилась в восьмидесятые годы

прошлого столетия, и была очень близка по своей концепции к данной проблематике.

Основной целью настоящего пособия, а соответственно, данной практики является, во-первых, закрепление знаний и практических навыков, полученных студентами из лекционных курсов и лабораторных занятий в стационарных условиях, знакомящих их с важнейшей группой первичных продуцентов – водных фототрофных организмов, во-вторых, – расширить диапазон знакомства с фототрофными организмами. В-третьих, дать возможность студентам научиться работать в полевых условиях и использовать для этих целей полевые определители и портативные приборы.

Основными задачами практики являются: знакомство студентов с ведущими формами пресноводного и морского фитопланктона, фитобентоса и перифитона, обитающих в различных экологических условиях; изучение особенностей распределения водных фототрофных организмов; уяснение экологических особенностей и биологических связей исследуемых объектов и понимание их роли в природе и практической деятельности человека; освоение методов качественного и количественного учёта водных фототрофных организмов; овладение методами определения видов, родов и таксонов более высоких порядков; подготовка индивидуальных гербариев и усвоение их латинских и русских названий; приобретение навыков постановки полевых исследований или экспериментов; отработка физиологических методов с использованием портативных приборов; особое внимание уделяется сравнительному анализу физиологических характеристик высших и низших водных фототрофных организмов; написание и защита индивидуального научного проекта.

Работая над настоящим циклом пособий, авторы не стремились привязать биологические объекты и водоёмы, а соответственно, всю практику к определённым месту и временным срокам, отводимым на неё, а руководствовались тем, что настоящее пособие могло бы быть использовано в различных регионах и при любых условиях организации практики. В качестве базовых модельных регионов для проведения практики взяты условные станции, где отдельные фрагменты аналогичной практики уже проводились и, соответственно, в дальнейшем также могут быть продолжены.

По характеру построения и изложения данных настоящий цикл пособий по экологической физиологии водных фототрофов отличается от опубликованных

ранее руководств как по объёму материала, так и по форме его представления. В приложении даны схемы определения массовых видов водных фототрофов, включая макро- и микроводоросли, а также рисунки и фотографии объектов как необходимое условие современного определителя. Очень серьёзное внимание уделяется созданию современных форм удобных полевых определителей. Каковым и является настоящее пособие из разрабатываемого цикла.

Настоящее учебное пособие составлено в соответствии с программой учебных занятий и практик для студентов двух факультетов МГУ им. М.В. Ломоносова – биологического факультета и факультета почвоведения. Оно предназначено для использования как студентами, проходящими практику, так и преподавателями, ведущими эту практику. Двухязычность настоящего полевого определителя направлена на облегчение обучения иностранных студентов.

Как и любая работа, пособия данного цикла, безусловно, могут иметь недостатки, поэтому авторы будут благодарны за все отзывы и замечания, которые будут сделаны.

*Авторы*

## **SUMMER SCIENCE TEACHING PRACTICE ON ECOLOGICAL PHYSIOLOGY OF WATER PHOTOTROPHIC ORGANISMS**

Every year the number of publications on the questions of general biology and ecology, systematization, physiology and biochemistry of water phototrophic organisms is increasing. Such an growing interest is determined by the importance of this organisms as essential primary producers, who simultaneously provide places of spawning of fish and invertebrate, and as organisms that strengthen the soils and prevent anthropogenic substances from coming with coastal runoffs and soil enleachings; as organisms that synthesize precious bioactive materials that are widely used in various spheres of national economy; as organisms that are being actively incorporated into aqua-culture, and finally as excellent model objects (Vozjinskaya, Kamnev, 1994; Sadchikov, Kudrjashov, 2005). Based on the named reasons, it is obvious that there is a big necessity to study different aspects of life of water autotrophic organisms.

Unfortunately, there is not enough attention paid to this scientific direction in Russia, that is why a severe shortage of scientific and student materials and literature on this topic exists. A number of monographs, materials and identification guides published

in 1960-1999 are rare to find. Some of the information published earlier has proven itself old-fashioned. And up-to-date works that combine the data on modern systematization, biology and ecology, physiology and biochemistry of water phototrophic organisms are not always available.

The reason for creating this series of educational materials under the title **«Ecological physiology of water phototrophic organisms»** was the wish to fulfil the lack of general study aids on ecological ecophysiology of water phototrophic organisms, which is necessary for carrying out educational and scientific student practices in the regions where there are water bodies of different types, including a sea with rivers flowing into it and ponds, lakes and swamplands nearby. The other aim was to restore as a whole the summer sea practise, in particular of the department of plant physiology in Moscow State University, which was taking place during '80 and had these problems as the central concept.

The main aim of this material and the practice is, first of all, the reinforcement of knowledge and practical skills obtained by students from courses of lectures and laboratory classes in stationary conditions that gave the students the overview into the most important group of primary producers – water phototrophic organisms. Second aim is to widen the knowledge about phototrophic organisms. Thirdly, it is meant to provide the students with the opportunity to learn how to work in field conditions and to use identification guides and portable devices.

The basic tasks of the practice are: to make students acquainted with the leading forms of fresh water and sea phytoplankton, phytobenthos and periphyton which lives in different ecological conditions; to study the features of distribution of water phototrophic organisms; to consider the ecological specifics and biological links of objects of study and to understand their part in nature and in the practical activity of mankind; to examine the methods of quality and quantity recording of water phototrophic organisms; to master the methods of defining species, kinds and taxa of higher level; to prepare individual herbarium and to learn its Latin and Russian names; to obtain the skills of carrying out field researches or experiments; to work through the physiological methods using portable devices; particular emphasis is given to the comparative analysis of physiological characteristics of higher and inferior water phototrophic organisms; to carry out and to defend thesis of individual scientific project.

While working at this series of materials the authors did not aim at connecting the biological and water objects and the whole practice to a particular place and time, but

took the course at applying the materials to different regions and different practice conditions. As the basic model regions for practice contingent stations were taken, where some parts of similar practices have already been held and can be continued.

The way of structuring the data in these materials on the ecological physiology of water phototrophs differ from earlier published in terms of quantity of information as well as in the form of presenting it. In the appendix there are schemes of identifying key types of water phototrophs, including macro- and micro- algae as well as drawings and photographs of objects as the necessary condition of a modern identification guide. A serious attention is paid to creating up-to-date forms of field identification guides, an example of which is this educational aid.

This educational material was created in accordance with the programme of studies and practices for students of two faculties of Moscow State University – faculty of biology and faculty of soil science. It is aimed at application by both the students having practice and teachers leading it. The bilingualism of this field identification guide makes it easier to be used by foreign students.

As every work this series of educational materials can undoubtedly have some drawbacks, so the authors are gratefully looking forward to receiving reviews and comments.

*Authors*

## Полевой определитель водорослей рода *Ulva* Черного, Азовского, Каспийского морей и восточной Балтики

Ульвовые – одна из наиболее непростых в определении групп зеленых водорослей. Минимальное количество макроскопических морфологических признаков и высокая степень их вариабельности значительно усложняют определение этих видов в полевых условиях. Более надежными таксономическими признаками служат упорядоченность (или неупорядоченность) расположения клеток, размеры и местоположение хлоропластов, количество пиреноидов. В целом, для определения видов рода *Ulva* целесообразно использовать комплекс признаков. Так, один из наиболее показательных признаков для вида *Ulva intestinalis* – наличие полуконцентрических структур из клеток, расположенных в различных направлениях. Такие структуры могут появляться, если клетки *Ulva intestinalis* делятся под разными углами, независимо от направления деления соседних клеток. Кроме того, клетки *Ulva intestinalis* достаточно небольшого размера. Для вида *Ulva prolifera* наиболее очевидным отличительным микроскопическим признаком служит расположение клеток в парах или четверках. Для вида *Ulva linza* характерны длинные продольные и/или поперечные ряды клеток, крупные размеры клеток и большой, хорошо заметный в клетке, пиреноид. К сожалению, некоторые экземпляры не имеют четко выраженных видоспецифичных признаков. Например, некоторые экземпляры вида *Ulva linza* имеют части таллома, клетки которых дезорганизованы (особенно в базальной части таллома) или даже формируют полуконцентрические структуры, как у вида *Ulva intestinalis*. В этом случае для определения вида надо исследовать весь таллом в поисках длинных параллельных рядов клеток.

В настоящем пособии приводятся ключ и описания видов водорослей рода *Ulva* европейских морей России. В основу настоящего ключа положен ключ, предложенный для определения видов водорослей рода *Ulva* Британии и Ирландии (Brodie et al., 2007). Распространение видов приводится как по собственным данным, так и по литературным источникам (Зинова, 1967; Виноградова, 1974;

Калугина-Гутник, 1975; Громов, 1998; Zhakova, 2006; Milchakova, 2011; Velikova (ed.), 2012; Guiry, 2016).

Видовая принадлежность ульвовых, микро- и макрофотографии которых приведены в приложении, подтверждена молекулярно-генетическими исследованиями (по гену *tufA*), проведенными в лаборатории экологии бентоса центра океанических исследований в Киле (GEOMAR, Kiel), Германия.

## Ключ

- |   |   |                        |
|---|---|------------------------|
| 1 | Таллом полностью трубчатый  | 2                      |
|   | Таллом в виде пластинки более 2 см шириной с или без краевых трубчатых ветвей   | 14                     |
| 2 | Таллом не ветвящийся  | 3                      |
|   | Таллом ветвящийся   | 8                      |
| 3 | Состоит из трубок меньше 50 $\mu\text{m}$ шириной и 5-50 см длиной  | <i>U. torta</i>        |
|   | Трубки более 100 $\mu\text{m}$ шириной  | 4                      |
| 4 | Трубки цилиндрические, пузыревидные или сдавленные в поперечном сечении, по крайней мере, частично вздутые              | 5                      |
|   | Трубки сдавленные, не вздутые   | 7                      |
| 5 | Слоевидное 0,5-3,0 мм шириной, очень длинное и узкое  | <i>U. kylinii</i>      |
|   | Слоевидное более 5 мм шириной   | 6                      |
| 6 | Слоевидное цилиндрическое или сдавленное в поперечном сечении, по крайней мере, частично вздутое, клетки с 1 пиреноидом | <i>U. intestinalis</i> |
|   | Слоевидное пузыревидное, вздутое, темно-зеленое, клетки с 2-3 пиреноидами   | <i>U. maeotica</i>     |
| 7 | Клетки в коротких рядах или без особого порядка, хлоропласты колпачкообразные в верхней части клеток                    | <i>U. compressa</i>    |
|   | Клетки в продольных или в поперечных рядах, хлоропласты заполняют всю клетку  | <i>U. linza</i>        |
| 8 | Клетки неорганизованны  | <i>U. intestinalis</i> |
|   | Клетки в коротких или длинных рядах   | 9                      |

- |    |   |  |
|----|---|--|
| 9  | <p>Хлоропласт в форме колпачка; клетки в коротких рядах (редко в длинных)</p> <p>Хлоропласт заполняет всю клетку или формирует пристеночные цилиндры, но не в форме колпачка; клетки в длинных поперечных и продольных рядах</p>                                  | <p><i>U. compressa</i></p> <p>10</p>               |
| 10 | <p>1 пиреноид, хлоропласты заполняют всю клетку, клетки меньше 20 μm</p> <p>2 или более пиреноидов на клетку, клетки размером 20-50 μm</p>  | <p>11</p> <p>12</p>                                |
| 11 | <p>Клетки в парах или в четверках</p> <p>Клетки складывают длинные (продольные и поперечные) ряды, не формируя пар и четверок</p>   | <p><i>U. prolifera</i></p> <p><i>U. linza</i></p>  |
| 12 | <p>3-15 пиреноидов на клетку, хлоропласты дисковидной формы, лежат напротив одной стенки, часто на противоположных стенках в парах клеток</p> <p>Клетки обычно с 2-4 пиреноидами</p>  | <p><i>U. clathrata</i></p> <p>13</p>               |
| 13 | <p>Клетки обычно с 2-3 пиреноидами, встречаются клетки с 1-7(8) пиреноидами, хлоропласты вытянутые до цилиндрических, слоевище обычно обильно разветвленное</p> <p>Клетки с 2-4 пиреноидами, слоевище длинное, узкое, 0,5-3,0 мм шириной, слабо разветвленное</p> | <p><i>U. flexuosa</i></p> <p><i>U. kylinii</i></p> |
| 14 | <p>Клетки в длинных продольных и поперечных рядах, пластина обычно шириной менее 5 см</p> <p>Клетки неорганизованные в каком-либо порядке, или в коротких рядах</p>   | <p><i>U. linza</i></p> <p>15</p>                   |
| 15 | <p>Хлоропласт в виде колпачка или капюшона с одним пиреноидом; клетки в коротких, редко в длинных рядах</p> <p>Хлоропласт париетальный, клетки с 1 (2-4) пиреноидами, старые клетки с 3-7 пиреноидами</p>   | <p><i>U. compressa</i></p> <p><i>U. rigida</i></p> |

## Описание видов

### ***Ulva clathrata* (Roth) C. Agardh (1811)**

*Conferva clathrata* (Roth) (1806)

*Ulva muscoides* Clemente (1807)

*Ulva ramulosa* J.E.Smith (1810)

*Enteromorpha crinita* Nees (1820)

*Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville (1830)

*Enteronia clathrata* (Roth) Chevallier (1836)

*Enteromorpha welwishii* J.Agardh (1883)

*Enteromorpha muscoides* (Clemente) Cremades (1990)

Слоевище состоит из длинных обильно ветвящихся трубочек, формирующих пучки длиной 10-15 см и более и толщиной 0,25-5 (10) мм. Талломы от светло- до темно-зеленого цвета. Клетки обычно располагаются в продольных рядах, иногда различимы поперечные ряды, клетки закругленные или четырехугольные с закругленными углами, диаметром 20-30 (50)  $\mu\text{m}$ . Хлоропласты дисковидные с гладким или дольчатым краем. Пиреноидов – (1) 2-3 в молодых клетках и до 5-15 в более старых клетках в основании таллома.

Половой процесс – анизогамия, бесполой – четырехжгутиковыми зооспорами.

Встречается в солоноватоводных и морских акваториях у защищенных и открытых берегов, на скалах, камнях и раковинах и в качестве эпифитов, в литоральной зоне, в супралиторали, псевдолиторали, реже в сублиторали. Наиболее обильное развитие наблюдается весной и летом. Отмечается для Черного, Азовского, Каспийского и Балтийского морей.

### ***Ulva compressa* Linnaeus (1753)**

*Enteromorpha compressa* (Linnaeus) Nees 1820

*Enteromorpha complanata* Kützing (1845)

*Enteromorpha usneoides* J. Agardh (1883)

Вид, широкое распространение которого некоторыми альгологами ставится под сомнение. Согласно данным молекулярных исследований, в Балтийском море

*Ulva compressa* встречается только в виде крупных, плоских и грубых, лежащих на дне мелководных лагун, талломов, в Северном море – в виде разветвленных трубчатых слоевищ. Согласно определителю (Brodie et al., 2007), слоевище разнообразное по форме: оси обычно трубчатые, но не вздутые, сжатые, обильно ветвящиеся до 60 см и более в длину и 0,1-2,0 см в ширину, иногда очень широкие и пластинчатые, с многочисленными трубчатыми выростами на поверхности слоевища. Цвет талломов варьирует от светло- до темно-зеленого (рис. 5). Клетки расположены беспорядочно, иногда в коротких рядах или розетками, но встречаются формы и с продольными рядами клеток. Короткие ряды включают до 4-5 клеток, извитые длинные в параллельных рядах – до 10-31 клеток. Клетки 6-9 x 8-11µm и более (до 15-30µm в диаметре) округлые, прямоугольные или полигональные с 5-6 углами. Клетки содержат 1 большой хорошо заметный пиреноид (до 3-4 µm). Хлоропласт в виде колпачка, шапочки, обычно в апикальной части клетки (рис. 1).

Гаметофит раздельнополый, образует двужгутиковые анизогамные гаметы; на спорофите образуются четырехжгутиковые зооспоры.

Широко распространен как в защищенных, так и на подверженных волновой активности берегах, встречается эпифитно, эпилитно, на мелких камнях, скалах, иногда в литоральных ваннах. Встречается круглый год, обилен весной и летом. Встречается в Черном, Азовском, Каспийском и Балтийском морях.

### ***Ulva flexuosa* Wulfen (1803)**

*Conferva flexuosa* Roth (1800)

*Enteromorpha intestinalis* var. *tubulosa* Kützinger (1845)

*Enteromorpha tubulosa* (Kützinger) Kützinger (1856)

*Enteromorpha flexuosa* (Wulf.) J. Ag. (1883)

Слоевище варьирует по морфологии от мало ветвящихся длинных лент до 2 см в ширину до узких ветвящихся трубочек менее 1 мм в диаметре. Веточки расположены супротивно и латерально, иногда достигая ширины главной оси. Растения часто образуют мягкие скопления бледно-зеленого цвета (рис. 6). Оси цилиндрические, сдавленные или вздутые. Конечные веточки иногда однорядные. Клетки в продольных и поперечных рядах обычно прямоугольные. Хлоропласты

пристеночные, представляют собой полый цилиндр, открытый с обоих концов, с 1-4 (иногда более) пиреноидами.

Половой процесс – анизогамия (формируются двухжгутиковые гаметы, которые также могут развиваться партеногенетически), бесполой – четырехжгутиковыми зооспорами.

Произрастает в различных местах: в верхней сублиторали защищенных и открытых берегов, на литорали, в солоноводных лагунах, на солончаках. Отмечается для Черного, Азовского, Каспийского и Балтийского морей.

### ***Ulva intestinalis* Linnaeus (1753)**

*Enteromorpha intestinalis* (L.) Nees (1820)

Слоевище обычно трубчатое, вздутое, иногда сдавленное, светло или темно зеленого цвета, обычно довольно мягкое. Таллом неветвящийся или с несколькими ветвями, отходящими от основания слоевища. Высота слоевища от нескольких сантиметров до 30-40 см, ширина – от 0,5 до 4,0-5,0 см (рис. 7). Половое размножение двухжгутиковыми анизогаметами, бесполое – четырехжгутиковыми зооспорами.

Клетки 6-10 x 7-16µm, в основном, полигональные, с 3-7 углами, либо округлые до 20 µm в диаметре. Клетки не организованы или редко собраны в короткие ряды (до 8-10 клеток), располагающимися в разных направлениях (не параллельными и не перпендикулярными линиями). Клетки часто располагаются в одиночных или 2-3 параллельных полу-концентрических структурах, включающих до 15-20 клеток (рис. 2). Очень редко клетки собраны в прямоугольные структуры по 4x4 или 5x5 клеток. Пиреноид один до 2,5µm в диаметре, иногда не очень хорошо просматривающийся. Хлоропласт находится в апикальной части клетки или занимает всю клетку.

Вид широко распространен в морских и солоноватых водах, как правило, при солености менее 20‰ как на защищенных, так и на открытых участках берега, на камнях, скалах, раковинах. Встречается в Черном, Азовском, Каспийском и Балтийском морях.

### ***Ulva kylinii* (Bliding) Hayden et al. (2003)**

*Enteromorpha kylinii* Bliding 1948

Слоевища длинные, узкие (0,5-3,0 мм шириной), цилиндрические, неветвящиеся или ветвящиеся. Клетки квадратные, прямоугольные, часто вытянутые по длине слоевища, 15 x 24  $\mu\text{m}$ , содержат 2-4 пиреноида.

Встречается на камнях, в сублиторальной зоне.

Отмечен в Черном и, возможно, в Каспийском морях. Распространение нуждается в уточнении.

### ***Ulva linza* Linnaeus (1753)**

*Enteromorpha procera* Ahlner (1877)

*Enteromorpha linza* (Linnaeus) J. Agardh (1883)

*Enteromorpha ahlneriana* Bliding (1944)

*Ulva procera* (Ahlner) Hayden et al. (2003)

Слоевища светло зеленого цвета, мягкие, разнообразной формы – от обильно ветвящихся узких (0,5-5,0 (10,0) мм) уплощенных талломов до неветвящихся двухслойных лентовидных от 0,5 до 4,0-5,0 (8,0) см шириной и 5-30 см и более длиной с волнистыми краями и конусообразными полыми ножками (рис. 8). Первый морфотип изначально был описан как *Enteromorpha procera* и *Enteromorpha ahlneriana*, второй – как *Enteromorpha linza*. По данным молекулярно-генетических исследований эти виды не различаются.

Размеры клеток и их форма у изученных нами экземпляров разных морфотипов несколько отличаются. Клетки у представителей *linza*-морфотипа в основном прямоугольные или полигональные с 6-7 углами размером 7-20 x 9-30  $\mu\text{m}$  содержат 1 (редко 2) относительно крупный (2,0-3,5  $\mu\text{m}$ ) и хорошо наблюдаемый пиреноид. У экземпляров, относящихся к *procera* (*ahlneriana*)-морфотипу, клетки несколько меньших размеров – 6-15 x 9-20  $\mu\text{m}$ , в основном прямоугольные или полигональные с 5-6 углами, часто удлинённые. В клетках содержится 1 (в 5-7% клеток – 2) также относительно крупный (2-3  $\mu\text{m}$ ), хорошо видимый пиреноид. Хлоропласт парietальный, при световом микроскопировании часто выглядит так, как будто бы занимает всю клетку (рис. 3).

У обоих морфотипов клетки организованы в параллельные продольные и/или поперечные ряды, включающие до 16-38 (*linza*-морфотип) или 10-35 (*procera* (*ahlnneriana*)-морфотип) клеток (возможно и больше). Клетки часто организуются в четкие прямоугольные структуры, содержащие до 6x12 клеток.

Размножение европейских представителей вида партеногенетическими двухжгутиковыми гаметами или четырехжгутиковыми зооспорами.

Широко распространенный вид, встречающийся на скальном и валунном субстратах в верхней сублиторали и литорали морей с океанической и пониженной соленостью. Встречается в Черном, Азовском, Каспийском и Балтийском морях.

### ***Ulva maeotica* (Pr.-Lavr.) Tsarenko (2011)**

*Enteromorpha maeotica* Pr.-Lavr. (1945)

Слоевище пузыревидное, яйцевидное, продолговато-яйцевидное, неразветвленное, с небольшим стебельком и подошвой, длиной 2–10 см и шириной 2–8 см. На вершине имеется отверстие, часто слоевище в верхней части разорванное. Таллом грубый, темно-зеленого цвета (рис. 9).

Клетки с поверхности прямоугольные, квадратные, с округленными углами, размером 12–26µm, расположены без особого порядка. Хроматофор с 2-3 пиреноидами.

Встречается на раковинах, а также в неприкрепленном виде на небольшой глубине в защищенных местообитаниях с различной соленостью. Описан только для Черного и Азовского морей.

### ***Ulva prolifera* O.F. Müller (1778)**

*Enteromorpha salina* (Kützting) (1845)

*Enteromorpha prolifera* (O.F. Müller) J. Ag (1883)

Слоевище характеризуется высокой степенью морфологической изменчивости от маловетвящихся (до 50 см в длину и 1 см в ширину) лент до обильно разветвленных талломов с трубчатými ветвями менее 1 мм в диаметре. Слоевище от светло- до темно-зеленого цвета; оси цилиндрические или сдавленные с центральной полостью (рис. 10).

Клетки округлые, прямоугольные, иногда полигональные размером 5-9(-35) x 6-13(-30)  $\mu\text{m}$ , расположенные очевидными парами или четверками. Клетки образуют относительно длинные извилистые продольные и/или поперечные ряды длиной до 13-30 клеток. Хлоропласт занимает в клетке центральное или пристеночное положение (иногда заполняет всю клетку), часто затемняется многочисленными крахмальными зёрнами. По центру клетки располагается 1 (иногда 2) довольно большой пиреноид (до 2-3  $\mu\text{m}$ ), который иногда не очень хорошо просматривается (рис. 4).

Размножение анизогамными двухжгутиковыми гаметами, которые могут развиваться партеногенетически, а также многочисленными четырехжгутиковыми зооспорами (Koeman, van den Hoek, 1982).

*U. prolifera* развивается в зоне верхней сублиторали на глубинах до 3-5 м в литоральных ваннах. Встречается на камнях, скалах и раковинах. Обильно развивается в условиях эвтрофикации. Повсеместно распространена в Черном, Азовском, Каспийском и Балтийском морях.

### ***Ulva rigida* C. Agardh (1823)**

Таллом в виде широкой пластины неправильной формы с перфорациями от нескольких миллиметров до 1-2 см в диаметре. Цвет слоевища – от светло- до темно-зеленого, текстура – жесткая, кожистая. Края более-менее ровные, дольчатые или волнистые (рис. 11). Под микроскопом края слоевища – зубчатые. Клетки расположены беспорядочно, иногда в неровных рядах, многоугольные или прямоугольные размером около 15 x 9  $\mu\text{m}$  (или более). Хлоропласты париеальные, с 2-4 (редко 1) пиреноидами.

Встречается в литорали и верхней сублиторали разной степени прибойности, на камнях и эпифитно, преимущественно в эвтрофированных местообитаниях. Достаточно часто встречается свободноплавающим. Отмечается для Черного, Азовского, Каспийского и Балтийского морей.

***Ulva torta* (Mertens) Trevisan (1841)**

*Enteromorpha torta* (Mertens) Reinbold (1893)

Слоевище в виде спутанных узких (30-50 мкм), цилиндрических, неразветвленных, длинных (до 50 см длиной) трубочек, одинаковой толщины по всей длине (рис. 12). Клетки размером 12-28 x 6-16  $\mu\text{m}$  расположенных в 3-12 продольных прямых или спиральных рядов. Хлоропласт парietальный, обычно с 1 пиреноидом, реже с 2-3.

Встречается в виде спутанных масс вместе с другими нитчатыми зелеными водорослями в заливах и эстуариях. Приводится для Каспийского и Балтийского морей.

## The field guide to *Ulva* species found in the Black, Azov, Caspian Seas and Eastern Baltic

*Ulva* species are considered to be most difficult to distinguish between green macroalgae. The minimum number of macroscopic morphological features and their great variability significantly complicate the identification of the species in the field. More reliable taxonomic characters are the order (or disorder) of cell arrangement, the size and location of chloroplasts and the number of pyrenoids. In general, it is reasonable to use a set of features in order to determine the species of the genus *Ulva*. For example, one of the most representative characters of the species *Ulva intestinalis* is the presence of polyconcentric structures of the cells that are located in different directions. Such structures may emerge with *Ulva* cells dividing in at different angles, regardless of the direction of the division of neighboring cells. In addition, the cells of *Ulva intestinalis* are sufficiently small. As to the species *Ulva prolifera*, its most obvious distinguishing feature is the arrangement of microscopic cells in pairs or fours. Long longitudinal and/or transverse rows of cells, large size of cells and a large pyrenoid clearly seen in the cell, are typical of the species *Ulva linza*. Unfortunately, some specimens lack for distinct species-specific characteristics. For example, some specimens of *Ulva linza* have such parts of the thalli whose cells are scattered (especially in the basal part of the thallus), moreover, polyconcentric structures can be formed as it occurs with *Ulva intestinalis*. In this case, to identify the species it is necessary to investigate the whole thallus for long parallel rows of cells.

This manual provides the key and descriptions of the algae belonging to genus *Ulva* from the European seas of Russia. An identification guide to British and Ireland *Ulva* species has been used as the basis of our key (Brodie et al., 2007). Distribution of the species are given according to own data and information from listed references (Zinova, 1967; Vinogradova, 1974; Kalugina-Gutnik, 1975; Gromov, 1998; Zhakova, 2006; Milchakova, 2011; Velikova (ed.), 2012; Guiry, 2016).

Species identity of the algae whose photomicro- and macrographs are given in the annex of the manual has been confirmed by molecular-genetic studies (for *tufA* gene) conducted in the Helmholtz Center for Ocean Research GEOMAR, Kiel (Germany).

## Key

- |    |   |                        |
|----|---|------------------------|
| 1  | The whole thallus is tubular  | 2                      |
|    | Thallus in the form of blade more than 2 cm wide with or without marginal tubular branches  | 14                     |
| 2  | Thallus is not branched   | 3                      |
|    | Thallus is branched   | 8                      |
| 3  | Consists of tubes less than 50 $\mu\text{m}$ wide and 5-50 cm long  | <i>U. torta</i>        |
|    | Tubes are more than 100 $\mu\text{m}$ in width  | 4                      |
| 4  | Tubes are cylindrical, bulb like or flattened in cross section, partly swollen  | 5                      |
|    | Tubes constricted, not swollen  | 7                      |
| 5  | Thallus is 0.5-3.0 mm wide, very long and narrow  | <i>U. kylinii</i>      |
|    | Thallus is wider than 5 mm  | 6                      |
| 6  | Thallus is cylindrical, or constricted in cross section, partly swollen, cells with 1 pyrenoid                                      | <i>U. intestinalis</i> |
|    | Thallus is bulb like, dark green, cells with 2 or 3 pyrenoids   | <i>U. maeotica</i>     |
| 7  | Cells in short rows or irregularly arranged, plastids are calyptriform in the upper part of the cells                               | <i>U. compressa</i>    |
|    | Cells in longitudinal or transverse rows, plastids fill the entire cell   | <i>U. linza</i>        |
| 8  | Cells are scattered   | <i>U. intestinalis</i> |
|    | Cells in short or long rows   | 9                      |
| 9  | Chloroplast is calyptriform, cells in short rows (long rows seldom occur)   | <i>U. compressa</i>    |
|    | Chloroplast fills the entire cell, forms parietal cylinders but not in the shape of a cup; cells in longitudinal or transverse rows | 10                     |
| 10 | 1 pyrenoid, plastids fill the whole cell, cells are less than 20 $\mu\text{m}$  | 11                     |
|    | 2 or more pyrenoids per a cell, cells are of 20-50 $\mu\text{m}$ size   | 12                     |
| 11 | Cells arranged in pairs or fours  | <i>U. prolifera</i>    |
|    | Cells in longitudinal or transverse rows, but not arranged in pairs or fours  | <i>U. linza</i>        |
| 12 | 3-15 pyrenoids per a cell, plastids are discoid, located against a wall, often on opposite walls in paired cells                    | <i>U. clathrata</i>    |

- Cells usually with 2-4 pyrenoids 13
- 13 Cells usually with 2-3 pyrenoids, but some cells with 1-7(8) pyrenoids, plastids are cylindrical, thallus is usually highly branched *U. flexuosa*
- Cells with 2-4 pyrenoids, thallus is very long, narrow, 0.5-3.0 mm wide, sparsely branched *U. kylinii*
- 14 Cells in longitudinal or transverse rows, blade is usually less than 5 cm wide *U. linza*
- Cells are scattered without any order or they are in short rows 15
- 15 Chloroplast is in the shape of a cup or a hood with one pyrenoid; cells are in short rows, seldom in long ones *U. compressa*
- Parietal chloroplast, cells with 1 (2-4) pyrenoids, old cells with 3-7 pyrenoids *U. rigida*

## Description of species

### ***Ulva clathrata* (Roth) C. Agardh (1811)**

*Conferva clathrata* (Roth) (1806)

*Ulva muscoides* Clemente (1807)

*Ulva ramulosa* J.E.Smith (1810)

*Enteromorpha crinita* Nees (1820)

*Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville (1830)

*Enteromorpha welwishii* J.Agardh (1883)

*Enteromorpha muscoides* (Clemente) J. Cremades in J. Cremades & J.L.Perez-Cirera(1990)

Thallus consists of long abundantly branching tubules forming tufts, of 10-15 cm long and 0.25-5 (10) mm thick. Thalli are from light to dark green in colour. Cells are generally located in longitudinal rows, sometimes transverse rows can be observed, cells rounded or rectangular with rounded corners, of 20-30 (50)  $\mu\text{m}$  in diameter. Chloroplasts are discoid with a smooth or lobular edge. One or two-three pyrenoids in young cells, and up to 5-15 in older cells at the base of the thallus.

Sexual process is anisogamous, asexual reproduction is by quadriflagellate zoospores.

It is found in brackish and sea water areas in the protected and open beaches, on rocks, stones and shells and as epiphytes in the littoral zone, the water's edge, less frequently in the subtidal zone. The most abundant growth is observed in spring and summer. It is a common species in the Black, Azov, Caspian and Baltic Seas.

### ***Ulva compressa* Linnaeus (1753)**

*Enteromorpha compressa* (Linnaeus) Nees 1820

*Enteromorpha complanata* Kützing (1845)

*Enteromorpha usneoides* J. Agardh (1883)

It is the species whose wide distribution is questioned by some algologists. According to molecular research, *Ulva compressa* occurs in the Baltic Sea only in the form of large, flat and coarse thalli lying on the bottom of shallow lagoons, in the Wadden Sea – in the form of branching tubular thalli. According to the guide (Brodie et

al., 2007), thallus is various in its form: axis are usually tubular, but not swollen, compressed, profusely branching up to 60 cm or more in length, 0.1-2.0 cm wide, sometimes very broad and leaf-like, with numerous tubular outgrowths on the surface of the thallus. Thalli colour varies from light green to dark green (Fig. 5). The cells are arranged randomly, sometimes in short rows or rosettes, but there are forms with longitudinal rows of cells. Short rows consist of 4-5 cells, there are up to 10-31 cells in winding long parallel rows. Cells of 6-9 x 8-11  $\mu\text{m}$  size and more (up to 15-30  $\mu\text{m}$  in diameter) are round, rectangular or polygonal with 5-6 angles. Cells contain one large well observed pyrenoid (up to 3-4  $\mu\text{m}$ ). Cap-shaped chloroplast, caps are generally in the apical part of the cell (Fig. 1).

Gametophyte is dioecious, forms biflagellate anisogamous gametes; quadriflagellate zoospores are formed on sporophyte.

Widely distributed both on protected and subjected to the wave activity shores, occurs as epiphyte or epilith on small stones, rocks, sometimes in tide pools. It is observed throughout the year, abundant in spring and summer. Different morphotypes of the species occur in the Black, Azov, Caspian and Baltic Seas.

### ***Ulva flexuosa* Wulfen (1803)**

*Conferva flexuosa* Roth (1800)

*Enteromorpha intestinalis* var. *tubulosa* Kützing (1845)

*Enteromorpha tubulosa* (Kützing) Kützing (1856)

*Enteromorpha flexuosa* (Wulf.) J. Ag. (1883)

Morphology varies ranging from sparsely branched long ribbons of 2 cm in width to narrow branching tubular less than 1 mm in diameter. The branches are arranged oppositely and laterally, sometimes reaching the size of the main axis. Plants often form soft clumps pale green in colour (Fig. 6). Axes are cylindrical, flattened or swollen. Branches at edges are sometimes uniseriate. Cells are usually rectangular in longitudinal and transverse rows. Parietal chloroplast is a hollow cylinder, open at both ends, with 1-4 (sometimes more) pyrenoids.

The sexual process is anisogamy (biflagellate gametes are formed, which can also develop parthenogenetically), asexual reproduction is by quadriflagellate zoospores.

It grows in a variety of places: in the upper subtidal zone of protected and open shores, in the intertidal zone, in saltwater lagoons and in salt marshes. It is a common species in the Black, Azov, Caspian and Baltic Seas.

### ***Ulva intestinalis* Linnaeus (1753)**

*Enteromorpha intestinalis* (L.) Nees (1820)

Thallus usually tubular, swollen, sometimes constricted, light or dark green in colour, usually quite soft. Thallus unbranched or with some branches extending from the base of the thallus. Height of thallus is from a few centimeters to 30-40 cm, and its width is from 0.5 to 4.0-5.0 cm (Fig. 7). Sexual reproduction is by biflagellate anisogametes, asexual is by quadriflagellate zoospores.

Cells of 6-10 x 7-16  $\mu\text{m}$ , mainly polygonal, with 3-7 angles or rounded up to 20  $\mu\text{m}$  in diameter. Cells are not arranged or rarely found in short rows (8-10 cells), located in different directions (not oriented parallel or perpendicular). Cells are often located in single or 2-3 parallel semi-concentric structures comprising up to 15-20 cells (Fig. 2). Very seldom cells are collected in rectangular structures of 4x4 or 5x5 cells. Pyrenoids each to 2.5  $\mu\text{m}$  in diameter, sometimes not very well viewed. Chloroplast is in the apical part of the cell or covers the whole cell.

The species is widespread in marine and brackish waters, as a rule, at a salinity less than 20 ‰ both in the protected and open areas of the coast, on rocks, stones, shells. Occurs in the Black, Azov, Caspian and Baltic Seas.

### ***Ulva kylinii* (Bliding) Hayden et al. (2003)**

*Enteromorpha kylinii* Bliding 1948

Thalli are long, narrow (0.5-3.0 mm wide), cylindrical, unbranching or branching. Cells are of square or rectangular form, often extending longitudinally, 15 x 24  $\mu\text{m}$ , with 2-4 pyrenoids.

Observed on stones, in sublittoral areas

Occurs in the Black Sea and is likely in the Caspian Sea. Distribution needs to be specified.

## ***Ulva linza* Linnaeus (1753)**

*Enteromorpha procera* Ahlner, 1877

*Enteromorpha linza* (Linnaeus) J. Agardh (1883)

*Enteromorpha ahlneriana* Bliding (1944)

*Ulva procera* (Ahlner) Hayden et al. (2003)

Thalli are light green in colour, soft, of various shape – from highly branched narrow (0.5-5.0 (10.0) mm) flattened to unbranched two-layer band-like thalli of 0.5 – 4.0-5.0 (8.0) cm wide and 5-30 cm long or more, with wavy edges and conical hollow stipes (Fig. 8). The first morphotype was originally described as *Enteromorpha procera* and *Enteromorpha ahlneriana*, the second as *Enteromorpha linza*. According to molecular-genetic studies these species are similar.

The size and shape of cells of the specimens belonging to various morphotypes we have studied are slightly different. Cells of *linza*-like morphotype representatives are mainly rectangular or polygonal with 6-7 angles of 7-20 x 9-30  $\mu\text{m}$  size containing 1 (rarely 2) relatively large (2,0-3,5  $\mu\text{m}$ ) and well observed pyrenoid. The specimens of *procera* (*ahlneriana*)-morphotype have somewhat smaller cells, 6-15 x 9-20  $\mu\text{m}$ , substantially rectangular or polygonal with 5-6 angles, often elongated. The cells contain one (two pyrenoids in 5-7% of the cells) a rather large (2-3  $\mu\text{m}$ ), clearly visible pyrenoid. Chloroplast is parietal, under the light microscope it often looks like as if it occupies the whole cell (Fig. 3).

The cells of both morphotypes are arranged in parallel longitudinal and/or transverse rows containing up to 16-38 (*linza*-morphotype) or 10-35 (*procera* [*ahlneriana*]-morphotype) cells (there can be more cells). Cells often form clear rectangular structures holding up to 6x12 cells.

Representatives of European species reproduce by parthenogenetic biflagellate gametes or quadriflagellate zoospores.

It is a widespread species, occurring on rocky substrates and boulders in the upper sublittoral and littoral zones with normal and lowered salinity. Occurs in the Black, Azov, Caspian and Baltic Seas.

***Ulva maeotica* (Pr.-Lavr.) Tsarenko (2011)**

*Enteromorpha maeotica* Pr.-Lavr. (1945)

Thallus vesicular, egg-shaped, elongated ovoid, unbranched, with a small stalk and stipe, 2-10 cm long and 2-8 cm wide. A hole at the top, thallus may be easily torn in its top. Thallus is stiff, dark green in colour (Fig. 9).

Cells from the surface are rectangular, square, with rounded corners, of 12-26  $\mu\text{m}$  size, arranged in no particular order. Chromatophores with 2-3 pyrenoids.

It is found on shells, as well as in an unattached form at shallow depth in protected habitats with different salinity. It is an endemic species in the Black and Azov Seas.

***Ulva prolifera* O.F. Müller (1778)**

*Enteromorpha salina* (Kützinger) (1845)

*Enteromorpha prolifera* (O.F. Müller) J. Ag (1883)

Thallus has a high degree of morphological variability from low branched (up to 50 cm in length and 1 cm wide) ribbons to highly branched thalli with tubular branches less than 1 mm in diameter. Thalli are from light to dark green in color; axes are cylindrical or compressed with central cavity (Fig. 10).

The cells are round, rectangular, sometimes polygonal of 5-9 (-35) x 6-13 (-30)  $\mu\text{m}$  size, arranged in pairs or fours. The cells form relatively long longitudinal and/or transverse winding rows of 13-30 cells long. Chloroplast occupies in the cell a central or parietal position (sometimes it fills the entire cell), is often obscured by numerous starch grains. In the center of the cell there is one (sometimes two) pyrenoid, quite large (up to 2-3  $\mu\text{m}$ ), which is sometimes not very well seen (Fig. 4).

Reproduction is anisogamous by biflagellate gametes that may develop parthenogenetically, as well as by numerous quadriflagellate zoospores (Koeman, van den Hoek, 1982).

*U. prolifera* lives in the upper subtidal zone at depths of up to 3-5 meters in tide pools. It is found on stones, rocks and shells. It is abundant under conditions of eutrophication. It is a common species in the Black, Azov, Caspian and Baltic Seas.

### ***Ulva rigida* C. Agardh (1823)**

Thallium as a broad irregularly shaped blade with perforations from a few millimeters up to 1-2 cm in diameter. It is from light green to dark green in colour, with tough, leathery texture. The edges are more or less smooth, lobed or wavy (Fig. 11). Under the microscope the thallus edge is tooth-like. Cells are scattered, sometimes in irregular rows, polygonal or rectangular, of 15 x 9 mm size (or more). Chloroplasts parietal, with 2-4 (rarely 1) pyrenoids .

It is found in the intertidal and upper subtidal zone with surf of different force, on rocks and as an epiphyte on other algae, mainly in eutrophic habitats. It often floats freely. Occurs in the Black, Azov, Caspian and Baltic Seas.

### ***Ulva torta* (Mertens) Trevisan (1841)**

*Enteromorpha torta* (Mertens) Reinbold (1893)

Thallus in the form of tangled narrow (30-50  $\mu\text{m}$ ), cylindrical, unbranched, long (up to 50 cm in length) tubules of the same thickness throughout its length (Fig. 12). Cells measuring 12-28 x 6-16 mm are located in 3-12 longitudinal straight or spiral rows. Chloroplast parietal, usually with one pyrenoid, rarely two-three.

It occurs in the form of a mass tangled around other filamentous green algae in bays and estuaries. It occurs in the Caspian and Baltic Seas.

## Список литературы / References

*Афанасьев, Д.Ф., Камнев, А.Н., Сушкова, Е.Г., Штайнхаген, С.* (2016) Определитель водорослей рода *Ulva* европейской части России // Вопросы современной альгологии. № 2 (12). URL: <http://algology.ru/813> (*Afanasyev, D.F., Kamnev, A.N., Sushkova, E.G., Steinhagen, S.* (2016) The Guide to marine *Ulva* algae species found in the European part of Russia // Issues of modern algology. № 2 (12). URL: <http://algology.ru/813>)

*Виноградова, К.Л.* (1974). Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. 168 с. Л.: Наука (*Vinogradova, K.L.* (1974). *Ulvovie vodorosli (Chlorophyta) morej SSSR.* 168 pp. Leningrad, Nauka).

*Громов, В.В.* (1998). Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. 50 с. СПб.: БИН РАН (*Gromov, V.V.* (1998). *Donnaya rastitelnost verchnich otdelov shelfa juznich morej Rossii.* Dr. thesis. 50 pp., Saint-Petersburg, BIN RAS).

*Зинова, А.Д.* (1967). Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. 400 с. Л.: Наука (*Zinova, A.D.* (1967). *Opredelitel zelenich, burich I krasnich vodoroslej juznich morej SSSR.* 400 pp. Leningrad, Nauka).

*Калугина-Гутник, А.А.* (1975). Фитобентос Черного моря. 246 с. Киев, Наукова думка (*Kalugina-Gutnik, A.A.* (1975) *Fitobenthos Chernogo morja.* pp. 1-246. Kiev, Naukova Dumka).

*Agardh, C.A.* (1811). *Dispositio algarum Sueciae, quam publico examini subjiciunt Carl Adolph Agardh... & Johannes Bruzelius, Scanus.* Die xi decembris mdcccxi. p. ii. h. & l.s. pp. Pars 2: [i], 17-26. Lundae: Litteris Berlingianis.

*Agardh, C.A.* (1823). *Species algarum rite cognitae, cum synonymis, differentiis specificis et descriptionibus succinctis. Volumen primum pars posterior.* pp. [vii-viii], [399]-531. Lundae [Lund]: ex officina Berlingiana.

*Agardh, J.G.* (1883). *Till algernes systematik. Nya bidrag.* (Tredje afdelningen.). Lunds Universitets Års-Skrift, Afdelningen for Matematik och Naturvetenskap 19(2): 1-177, 4 plates.

*Ahlner, K.* (1877). *Bidrag till kännedomen om de svenska formerna af algsläktet Enteromorpha.* pp. 51 (52=expl pl), pl (=9 figs), [52 - expl. pl.], pl. [=9 figs.]. Upsala, Sweden: Akademisk afhandling.

*Bliding, C.* (1944). Zur Systematik der schwedischen Enteromorphen. Botaniska Notiser 1944: 331-356, 26 figs.

*Brodie, J., Maggs, C.A. & John, D.M.* (2007). Green seaweeds of Britain and Ireland. pp. [i-v], vi-xii, 1-242, 101 figs. London: British Phycological Society.

*Burova, O.V., Tsarenko, P.M., Kovalenko, O.V., Mikhailyuk, T.I., Petlovany, O.A., Lilitska, G.G. & Bilous, O.P.* (2011). Ulvophyceae. In: Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Volume 3: Chlorophyta. (Tsarenko, P.M., Wasser, S.P. & Nevo, E. Eds), pp. 20-61. Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G.

*Chevallier, F.F.* (1836). Flore générale des environs de Paris, selon la méthode naturelle. Description de toutes les plantes agames, cryptogames et phanérogames qui y croissent spontanément; leurs propriétés, leurs usage dans la médecine, les arts, et l'économie domestique; avec une classification naturelle des agames et des cryptogames, basée sur l'organisation de ces végétaux et accompagnée de dix-huit tableaux iconographiques formant uix genera propre a en rendre l'étude plus facile. Seconde édition, corrigée et augmentée. pp. i-xxiv, 1-680, 14 pls. Paris: Ferra, Libraire-Éditeur, rue des Grands Augustins, № 23.

*Cremades, J. & Pérez-Cirera, J.L.* (1990). Nuevas combinaciones de algas bentónicas marinas, como resultado del estudio del herbario de Simón de Rojas Clemente y Rubio (1777-1827). Anal. Jard. bot. Madr. 47: 489-492, 1 fig.

*Greville, R.K.* (1830). Algae britannicae, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British islands, belonging to the order Algae; with plates illustrative of the genera. pp. [i\*-iii\*], [i]-lxxxviii, [1]-218, pl. 1-19. Edinburgh & London: McLachlan & Stewart; Baldwin & Cradock.

*Guiry, M.D. in Guiry, M.D. & Guiry, G.M.* (2016). AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>

*Hayden, H.S., Blomster, J., Maggs, C.A., Silva, P.C., Stanhope, M.J. & Waaland, J.R.* (2003). Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. European Journal of Phycology 38(3): 277-294.

*Koeman, R.P.T., van den Hoek, C.* (1982). The taxonomy of *Enteromorpha* Link, 1820, (Chlorophyceae) in the Netherlands. I. The section *Enteromorpha*. Archiv für Hydrobiologie, Suppl. 63 (Algological Studies 32): 279-330.

*Kützing, F.T.* (1845). Phycologia germanica, d. i. Deutschlands Algen in bündigen Beschreibungen. Nebst einer Anleitung zum Untersuchen und Bestimmen dieser Gewächse für Anfänger. pp. i-x, 1-340. Nordhausen: W. Köhne.

*Kützing, F.T.* (1856). *Tabulae phycologicae; oder, Abbildungen der Tange*. Vol. VI, 35 pp., 100 pls. Nordhausen: Gedruckt auf kosten des Verfassers (in commission bei W. Köhne).

*Linnaeus, C.* (1753). *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Vol. 2 pp. [i], 561-1200, [1-30, index], [i, err.]. Holmiae [Stockholm]: Impensis Laurentii Salvii.

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

*Müller, O.F.* (1778). *Flora danica*. Vol. 5, fasc. 13 pp. 8, Plates 721-780. Havniae [Copenhagen].

*Nees, C.G.* (1820). *Horae physicae Berolinenses collectae ex symbolis virorum doctorum H. Linkii...; edicuravit Christianus Godof. Nees ab Esenbeck..* pp. [i-xii], 1-123, [4], 27 pls. Bonnae [Bonn]: Sumtibus Adolphi Marcus.

*Proshkina-Lavrenko, A.L.* (1945). *Novye rody i vidy vodoroslej iz solenykh vodoemov SSSR. I. Algae nonnullae novae. I. Notulae Systematicae e Sectione Cryptogamica Instituti Botanici nomine V.L. Komarovii Academiae Scientiarum URSS* 5: 142-154.

*Reinbold, T.* (1893). *Revision von Jürgens' Algae aquaticae. I. Die Algen des Meeres- und des Brackwassers*. *Nuova Notarisia* 4: 192-206.

*Roth, A.W.* (1800). *Catalecta botanica quibus plantae novae et minus cognitae describuntur atque illustrantur. Fasciculus secundus cum tabulis aeneis. IX.* pp. [i-x], [i]-258, [1-2, add.], [1-2 index icon.], [1-5, index, 6-7 err., 8 note], IX pls. Lipsiae [Leipzig]: in Bibliopolio Io. Fr. Gleditschiano.

*Roth, A.G.* (1806). *Catalecta botanica quibus plantae novae et minus cognitae describuntur atque illustrantur. Fasciculus tertius cum tabulis aeneis XII.* pp. [i-viii], [1]-350, [1-2, index pi.], [1-6, index] [1, err.], pls I-XII. Lipsiae [Leipzig]: in Bibliopolio Io. Fr. Gleditschiano.

*Roxas Clemente y Rubio, S. de* (1807). *Ensayo sobre las variedades de la vid comun que vegetan en Andalucía, con un índice etimológico y tres listas de plantas en que se caracterizan varias especies nuevas, por Don Simon de Roxas Clemente y Rubio*. pp. [i]-xviii + [1]-324, 1 pl. Madrid: En la imprenta de Villalpando.

*Smith, J.E.* (1809-1810). *English botany; or, coloured figures of British plants, with their essential characters, synonyms, and places of growth. To which will be added,*

occasional remarks. / By James Edward Smith, M.D. F.R.S. member of the Imp. Acad. Naturae Curiosorum, the Academies of Stockholm, Upsal, Turin, Lisbon, Lund, Berlin, Philadelphia and the Nat. Hist. Societies of Paris and Moscow; President of the Linnaen Society. The figures by James Sowerby, F. L. S.. Vol. 30 pp. [1, 3, 5, indexes], [1-2, corr. text for earlier plates]. London: printed by R. Taylor and Co., Shoe-Lane, Fleet-Street; and sold by the proprietor, J. Sowerby, at No. 2, Mead Place, Lambth; by Messrs. White and Co., Fleet-Street; Johnson, St. Paul's Church yard; Sherwood, Neely, and Jones, [...].

*Trevisan, V.B.A.* (1842 '1841'). Sul geuere *Bangia*. Atti della Terza Riunione degli Scienziati italiani 1841: 478-481.

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

*Wulfen, F.X.* (1803). *Cryptogama aquatica*. Archives de Botanique 3: 64 pp., pl. 1.

*Zhakova, L.V.* (2006). Check-list for Caspian Sea macroalgae. Caspian Sea Biodiversity Project under umbrella of Caspian Sea Environment Program. [http://www.zin.ru/projects/caspdiv/caspian\\_macroalgae.html](http://www.zin.ru/projects/caspdiv/caspian_macroalgae.html)

### Благодарности

Авторы благодарят рецензентов за ценные замечания к рукописи, с.н.с. лаборатории пресноводных и нерыбных объектов Азовского НИИ рыбного хозяйства Е.А. Марушко за предоставление фотографии *Ulva maeotica*, доктора Флориана Вайнбергера (GEOMAR, Киль) за обеспечение сбора и обработки материала на побережье Балтийского моря, Г.В. Ермолаеву за редактуру рукописи, Н.Ю. Кем – за перевод рукописи на английский язык.

### Acknowledgements

Authors wish to thank reviewers who provided valuable critical comments, senior researcher of Azov Fisheries Research Institute E.A. Marushko for the picture of *Ulva maeotica*, Dr. F. Weinberger (GEOMAR, Kiel) for providing the collection and handling of some *Ulva* species in the Baltic Sea, N.Yu. Kem for the translation into English and G.V. Ermolaeva for meaningful help on revision of the manuscript.

**ПРИЛОЖЕНИЕ**

**ANNEX**

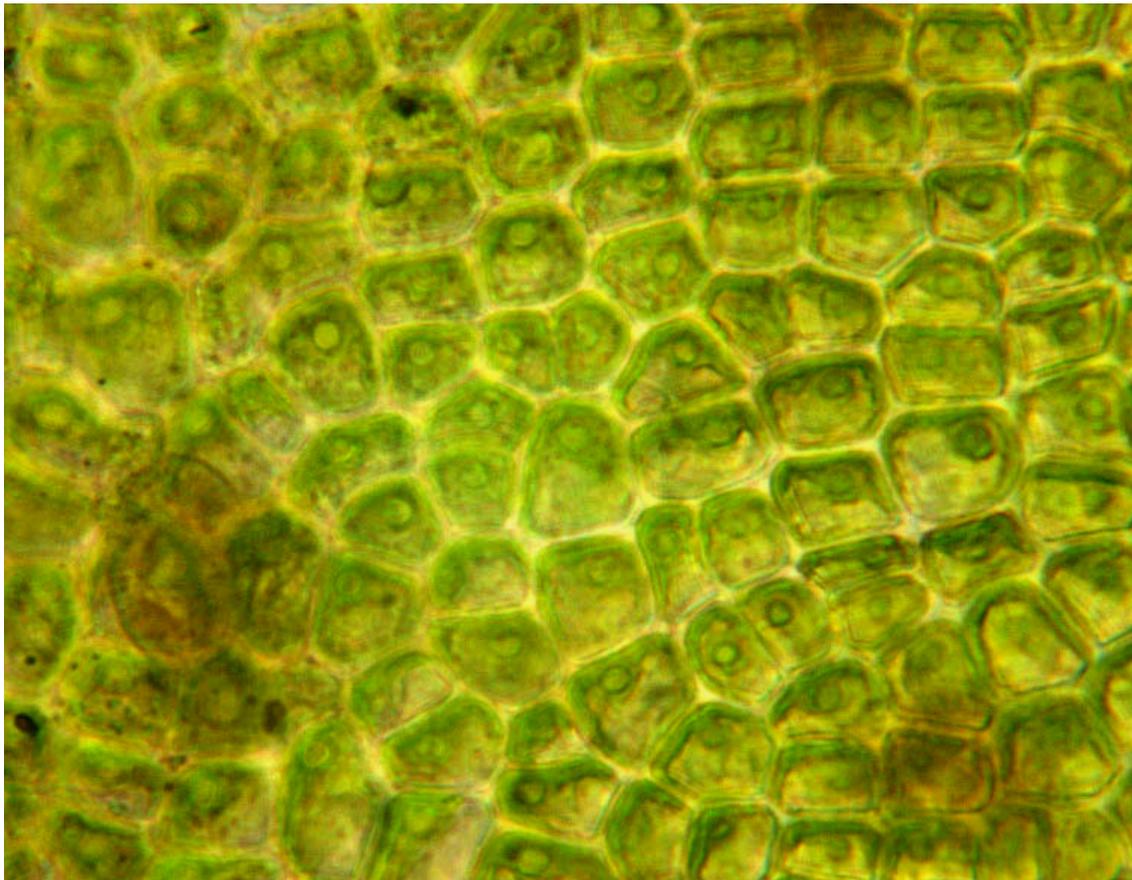
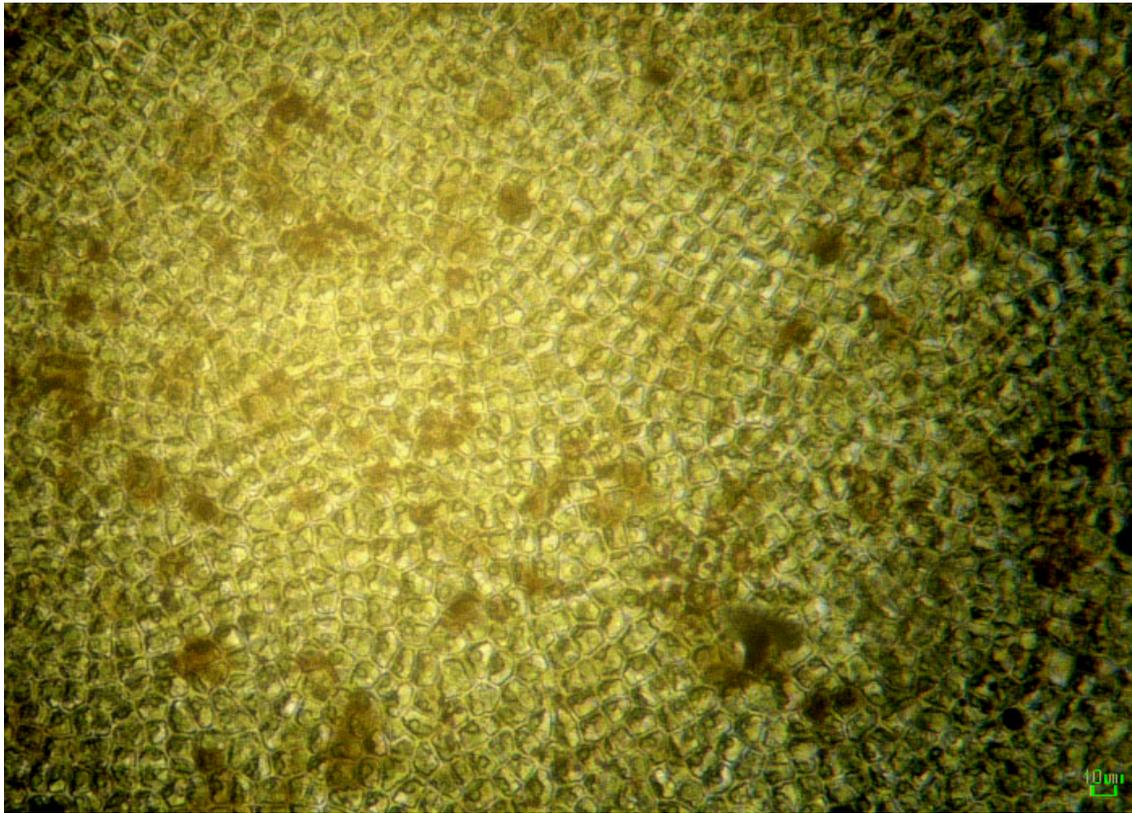


Рисунок 1 А, В. Микроскопическая структура средней части таллома *Ulva compressa*

Figure 1 A, B. Microscopic structure of the middle part of an *Ulva compressa* thallus

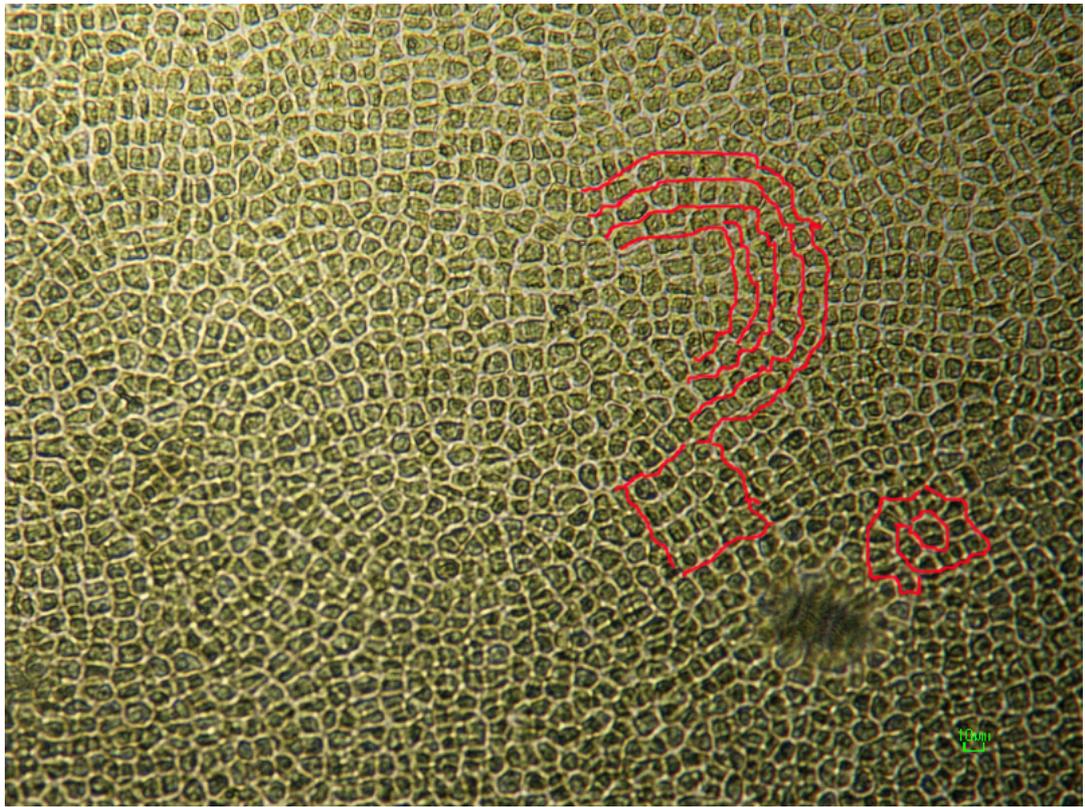


Рисунок 2 А, В. Микроскопическая структура средней части таллома *Ulva intestinalis*  
Figure 2 A, B. The microscopic structure of the middle part of the thallus of *Ulva intestinalis*

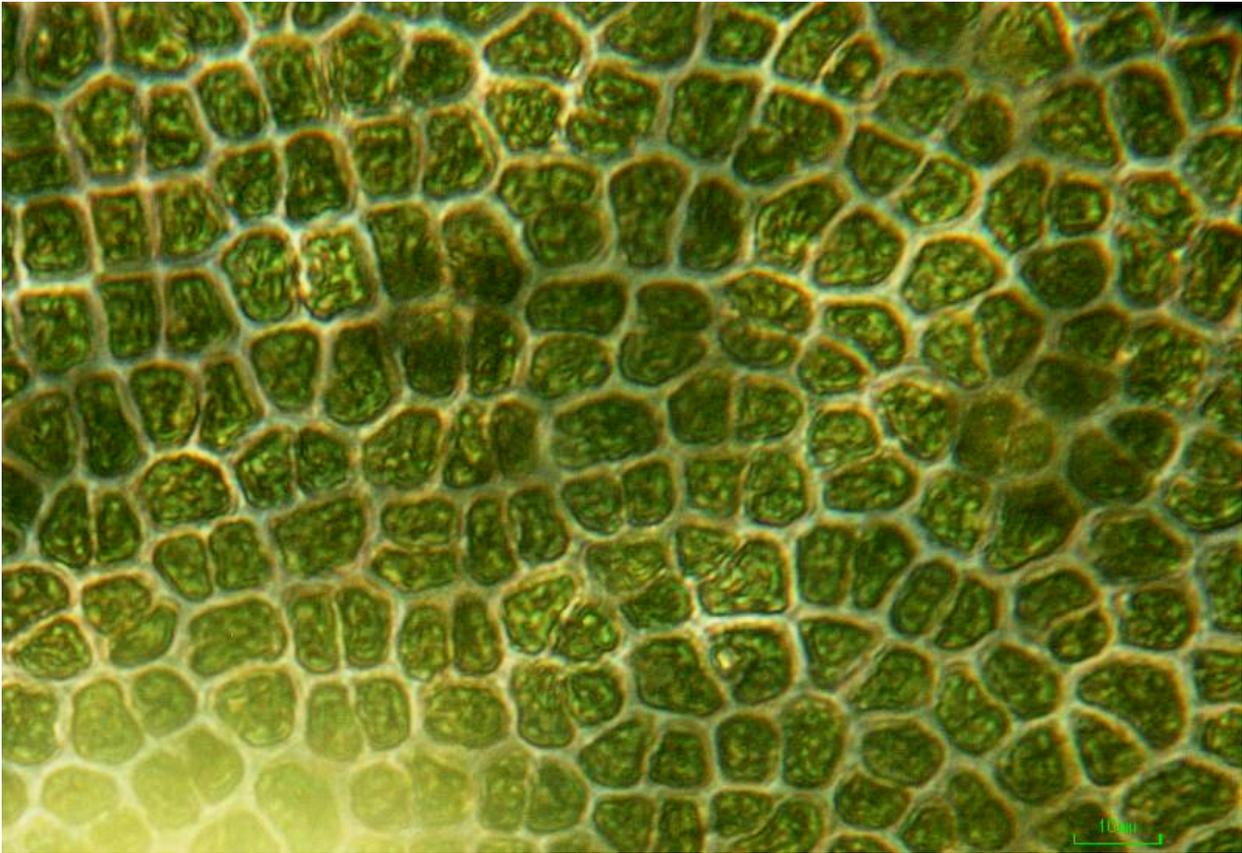


Рисунок 2 С. Микроскопическая структура средней части таллома *Ulva intestinalis*

Figure 2 С. The microscopic structure of the middle part of the thallus of *Ulva intestinalis*

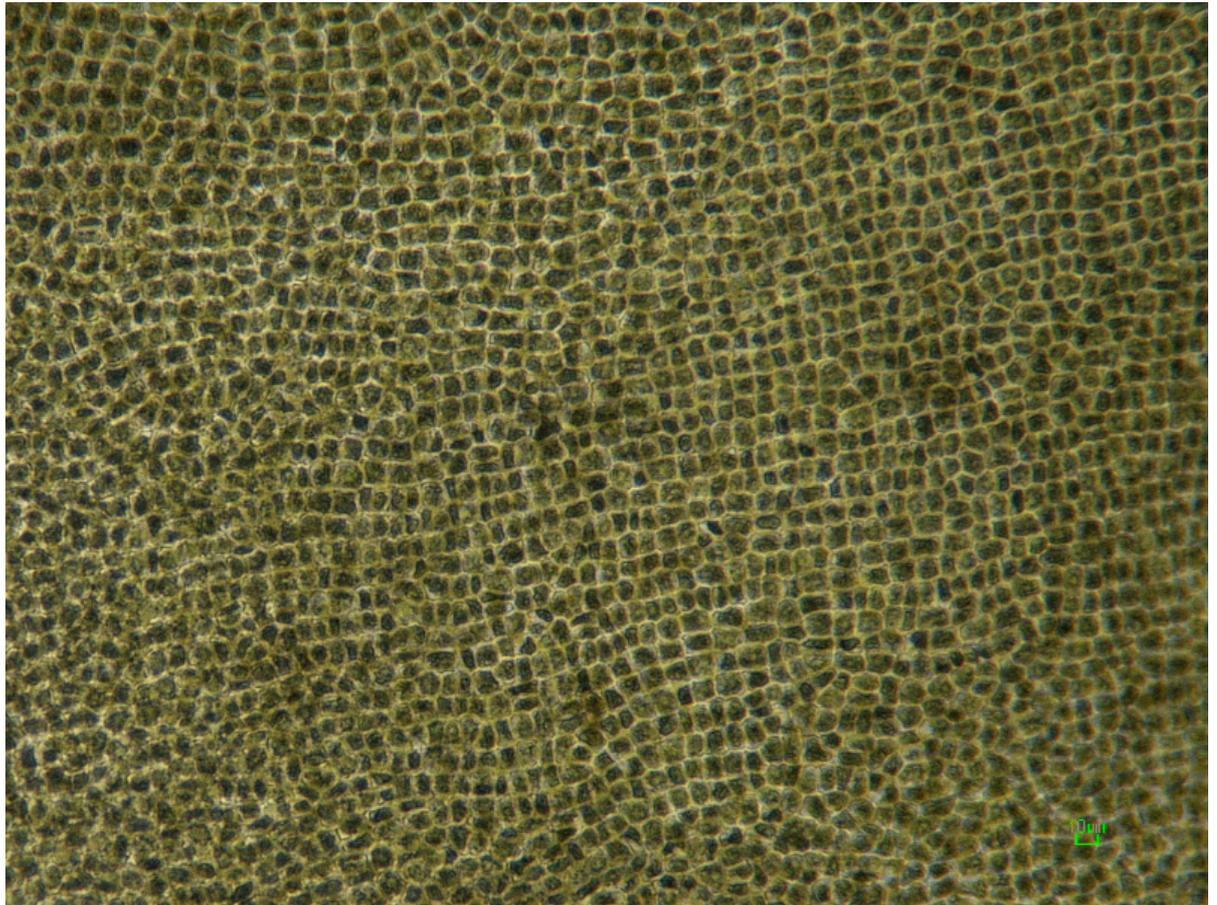


Рисунок 3 А, В. Микроскопическая структура средней части таллома *Ulva linza*  
Figure 3 A, B. Microscopic structure of the middle part of an *Ulva linza* thallus

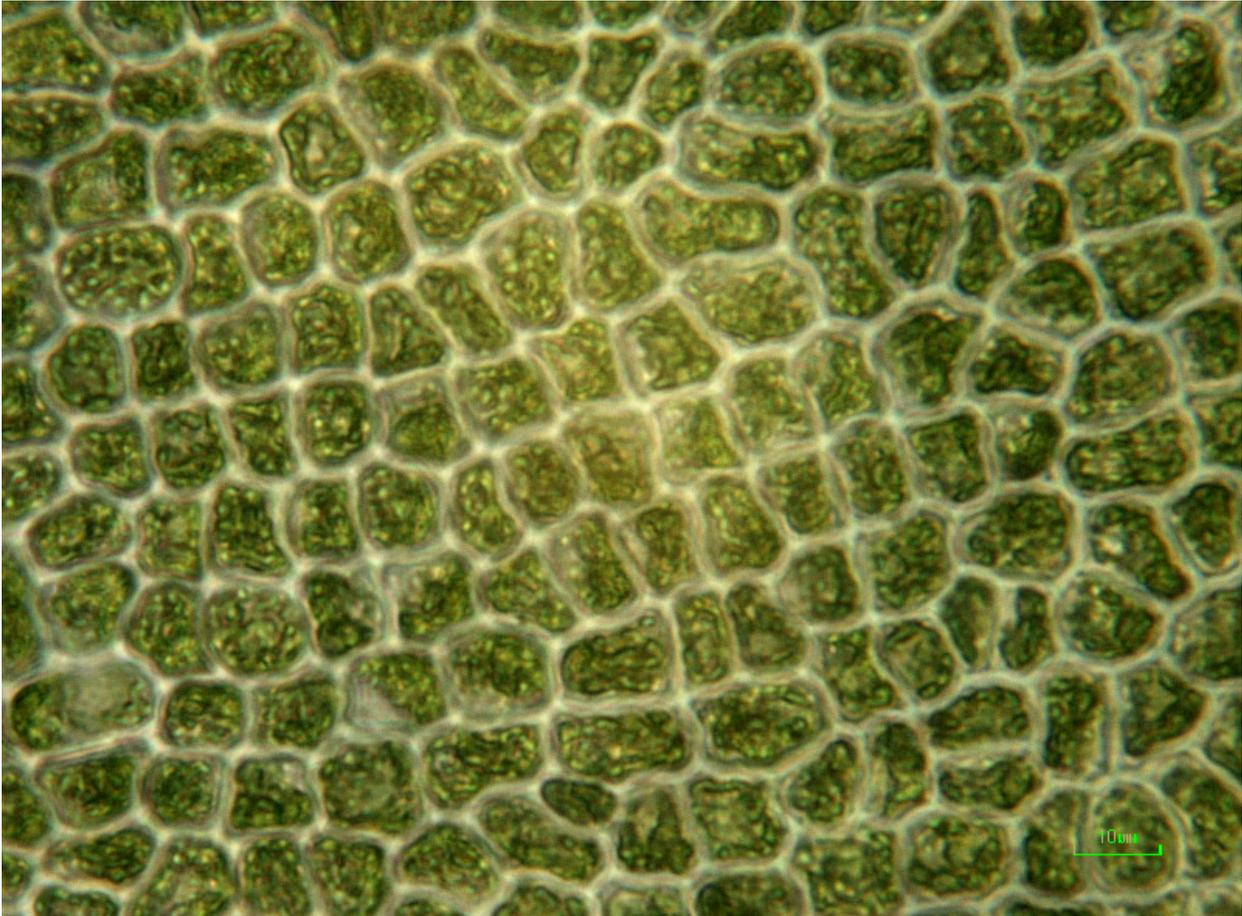


Рисунок 3 С. Микроскопическая структура средней части таллома *Ulva linza*

Figure 3 С. Microscopic structure of the middle part of an *Ulva linza* thallus

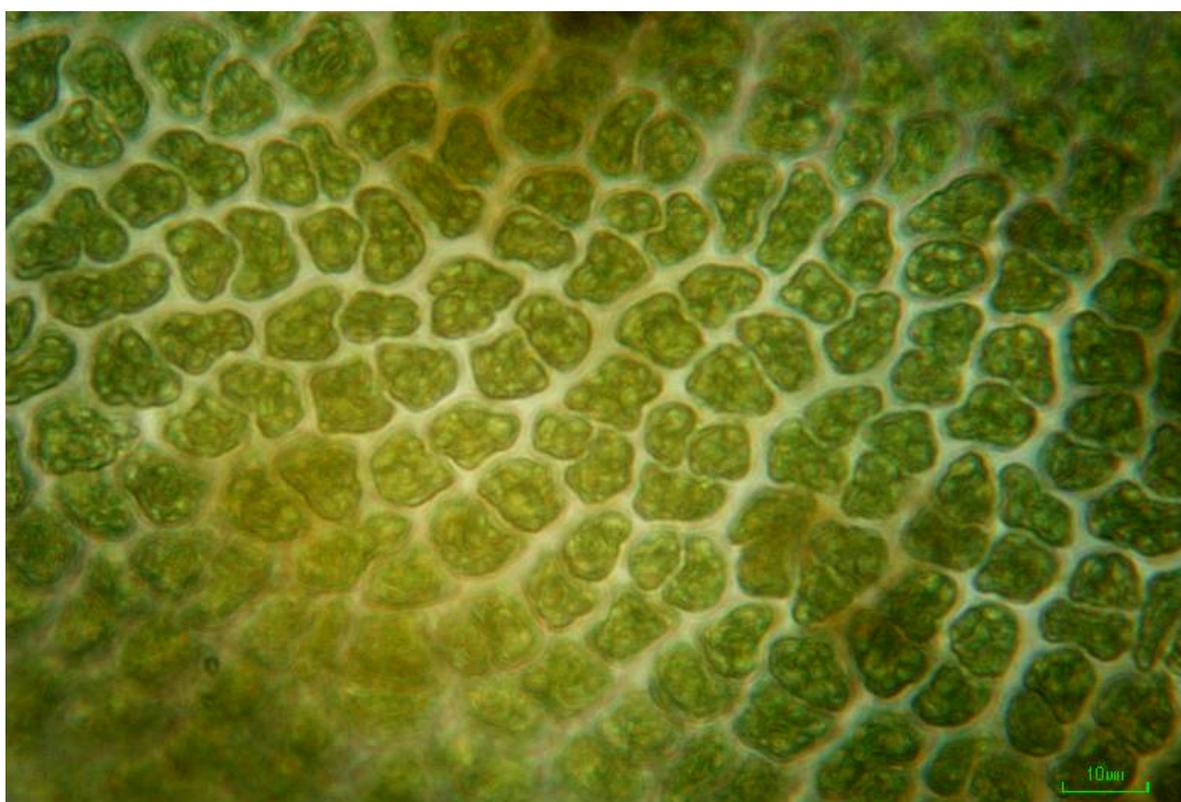
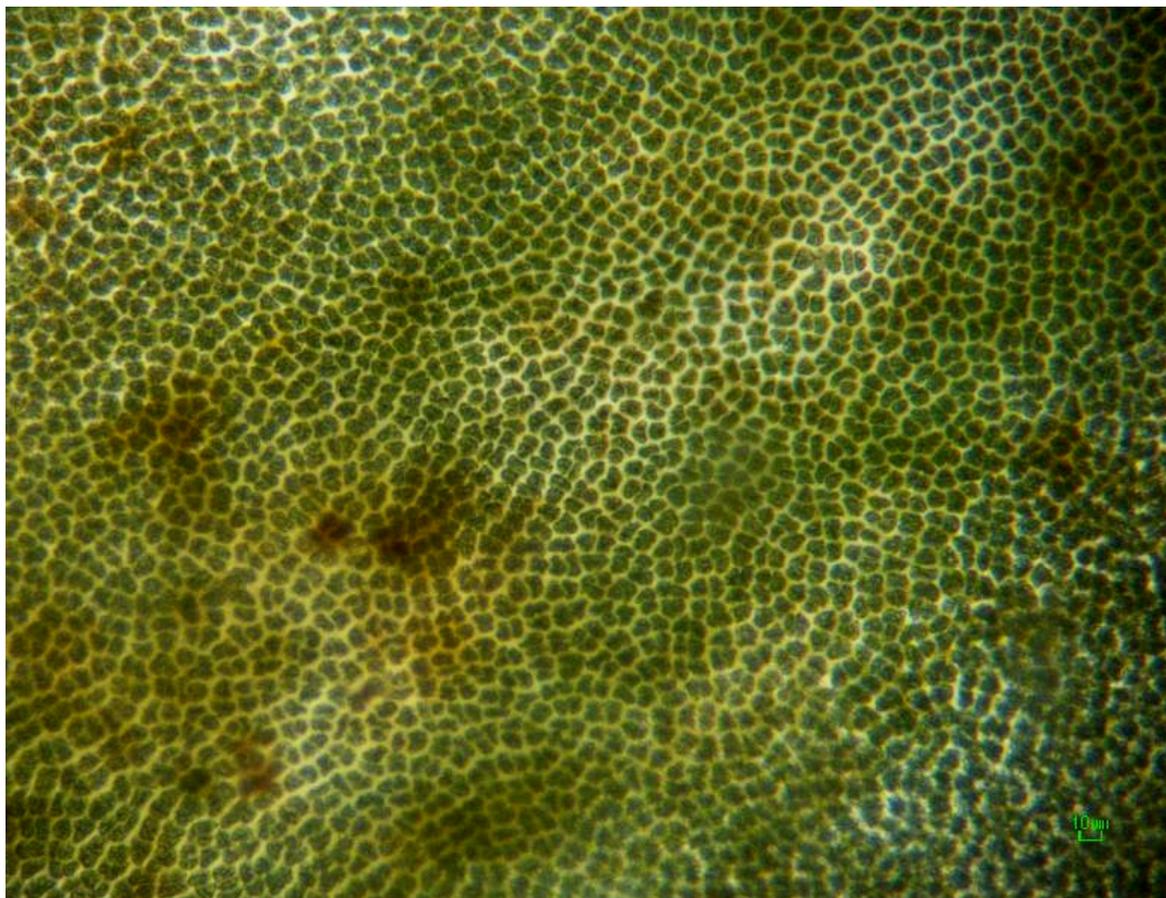


Рисунок 4 А, В. Микроскопическая структура средней части таллома *Ulva prolifera*

Figure 4 A, B. Microscopic structure of the middle part of an *Ulva prolifera* thallus

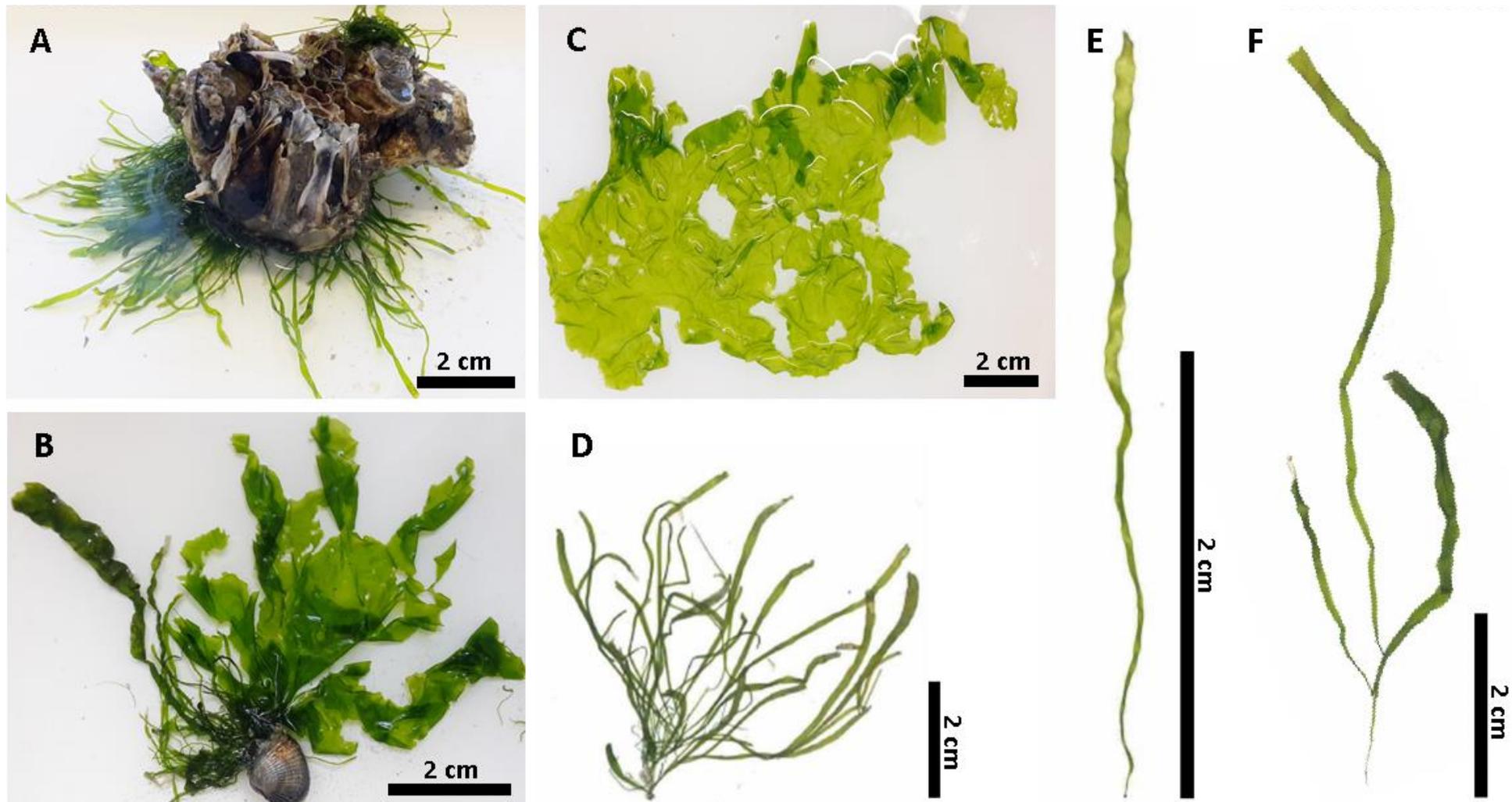


Рисунок 5. Общий вид *Ulva compressa*  
Figure 5. General view of *Ulva compressa*

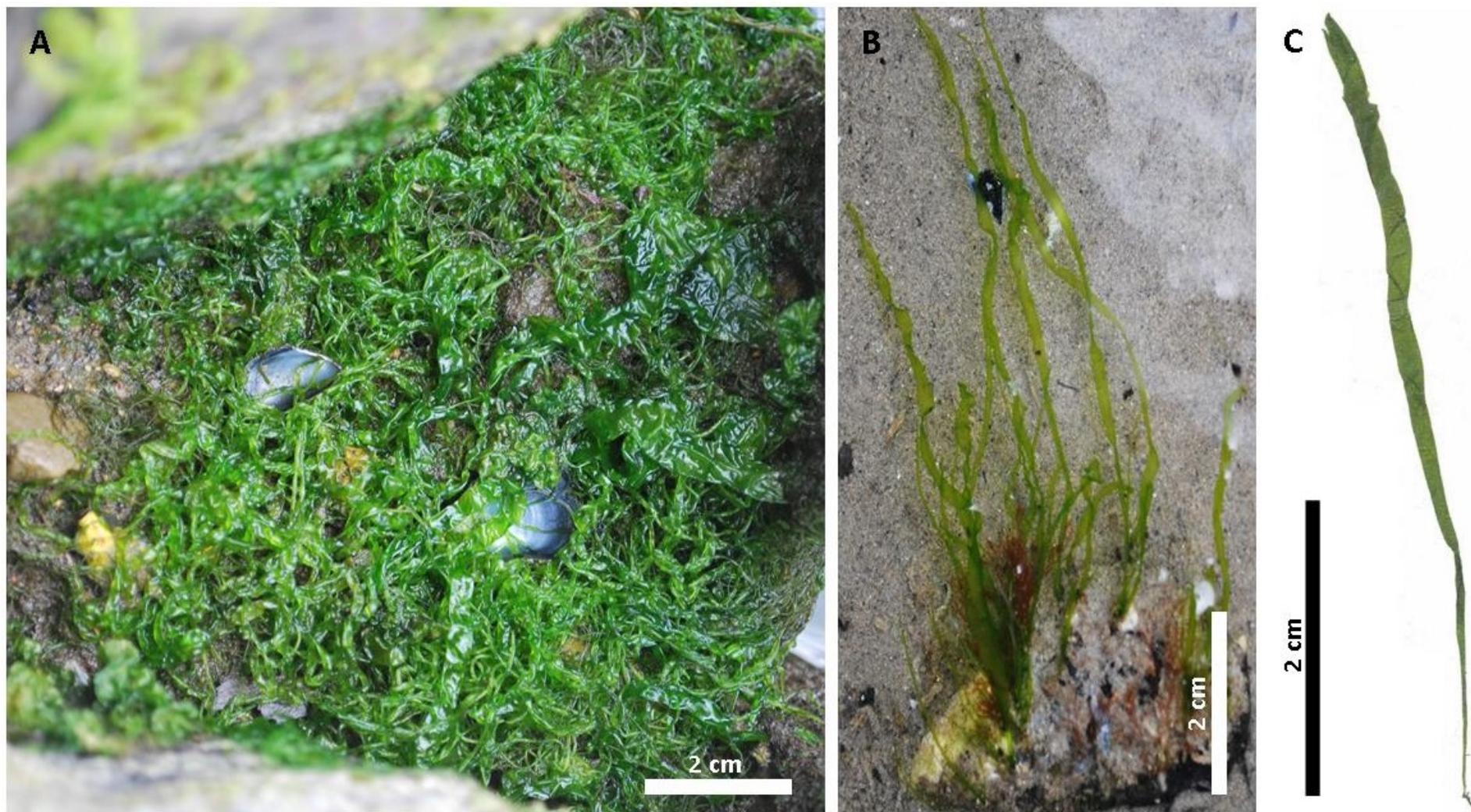


Рисунок 6. Общий вид *Ulva flexuosa*      Figure 6. General view of *Ulva flexuosa*

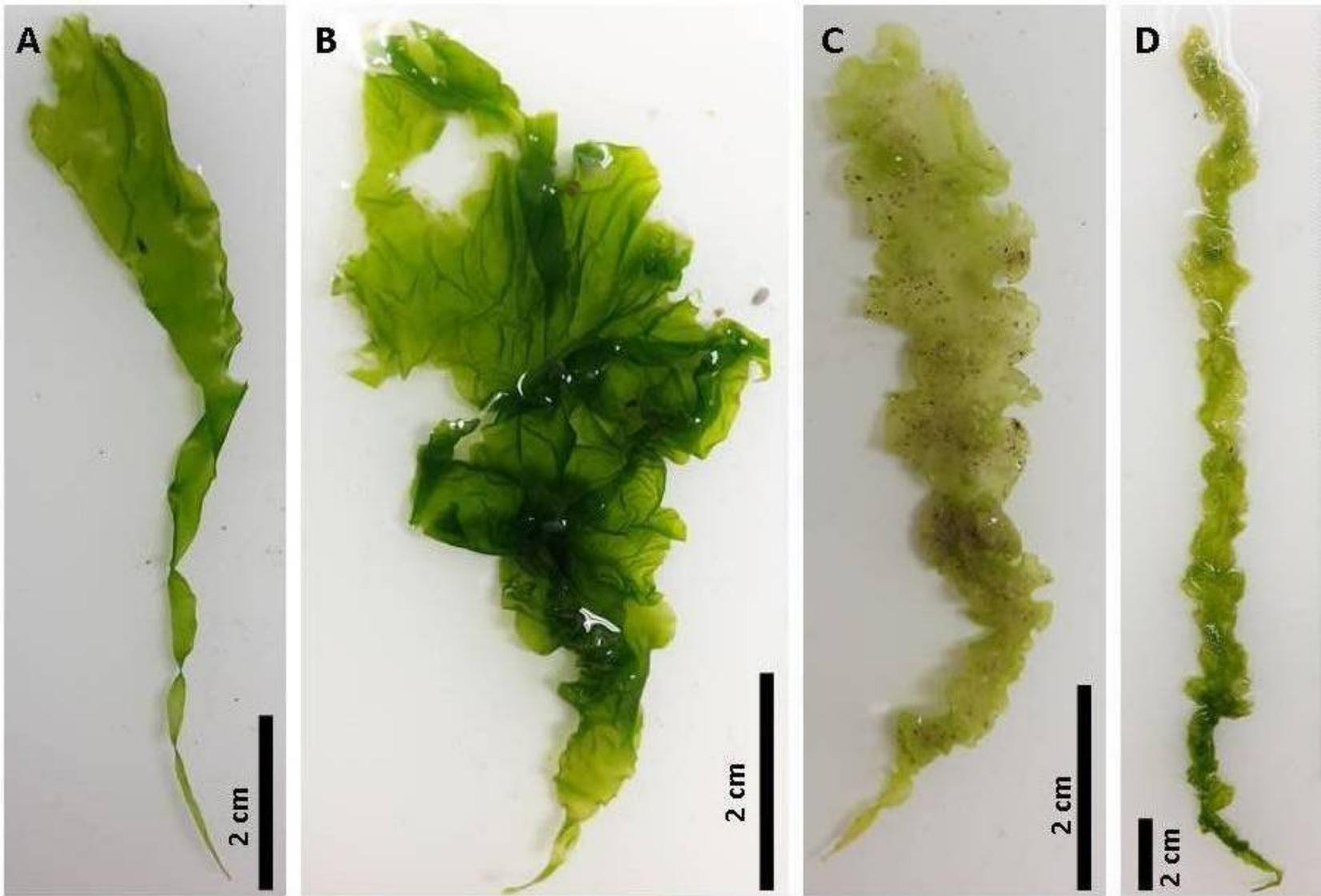


Рисунок 7. Общий вид *Ulva intestinalis*.

Figure 7. General view of *Ulva intestinalis*

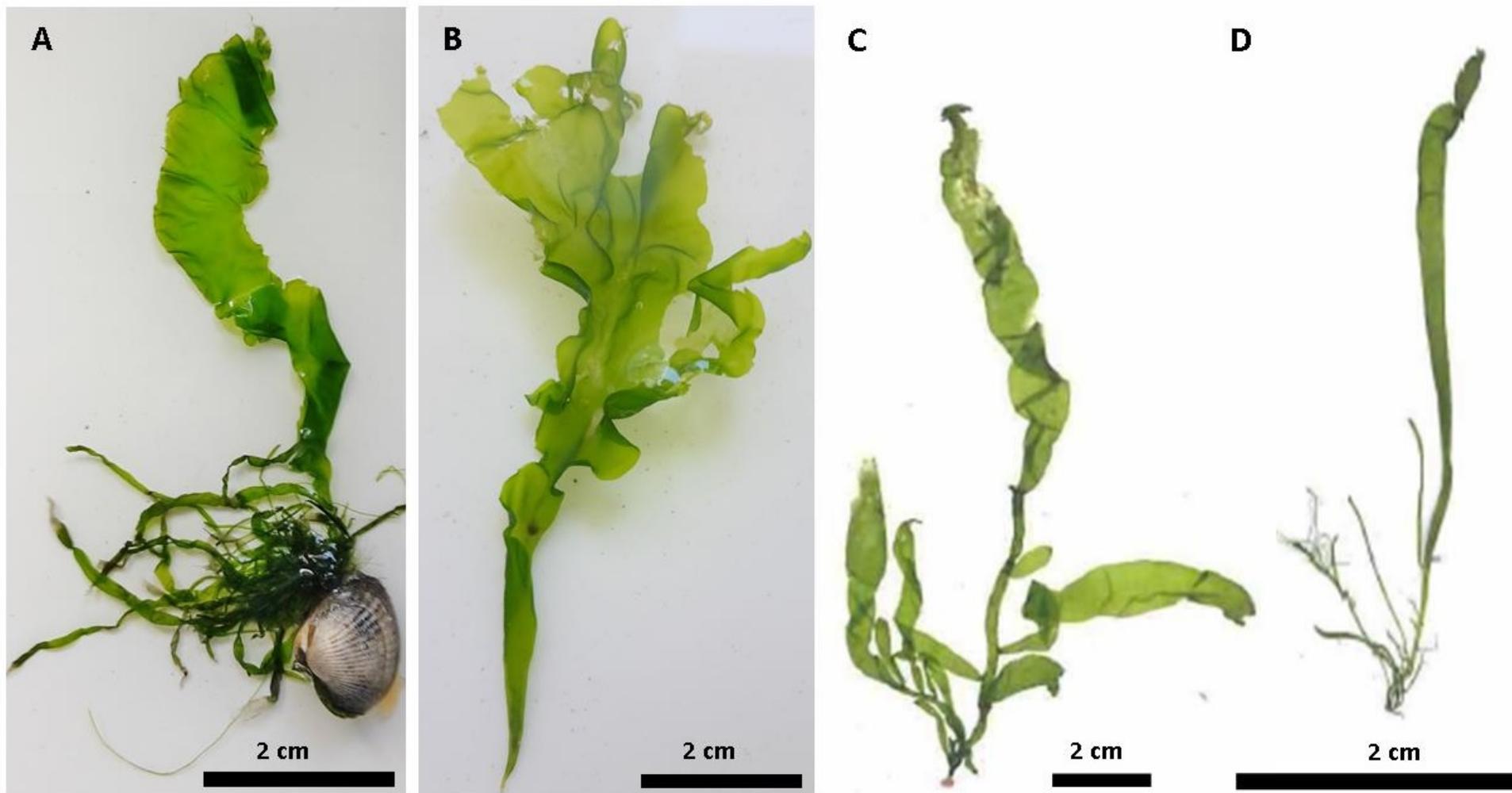


Рисунок 8. Общий вид *Ulva linza*. Figure 8. General view of *Ulva linza*.



Рисунок 9. Общий вид *Ulva maeotica*. Figure 9. General view of *Ulva maeotica*

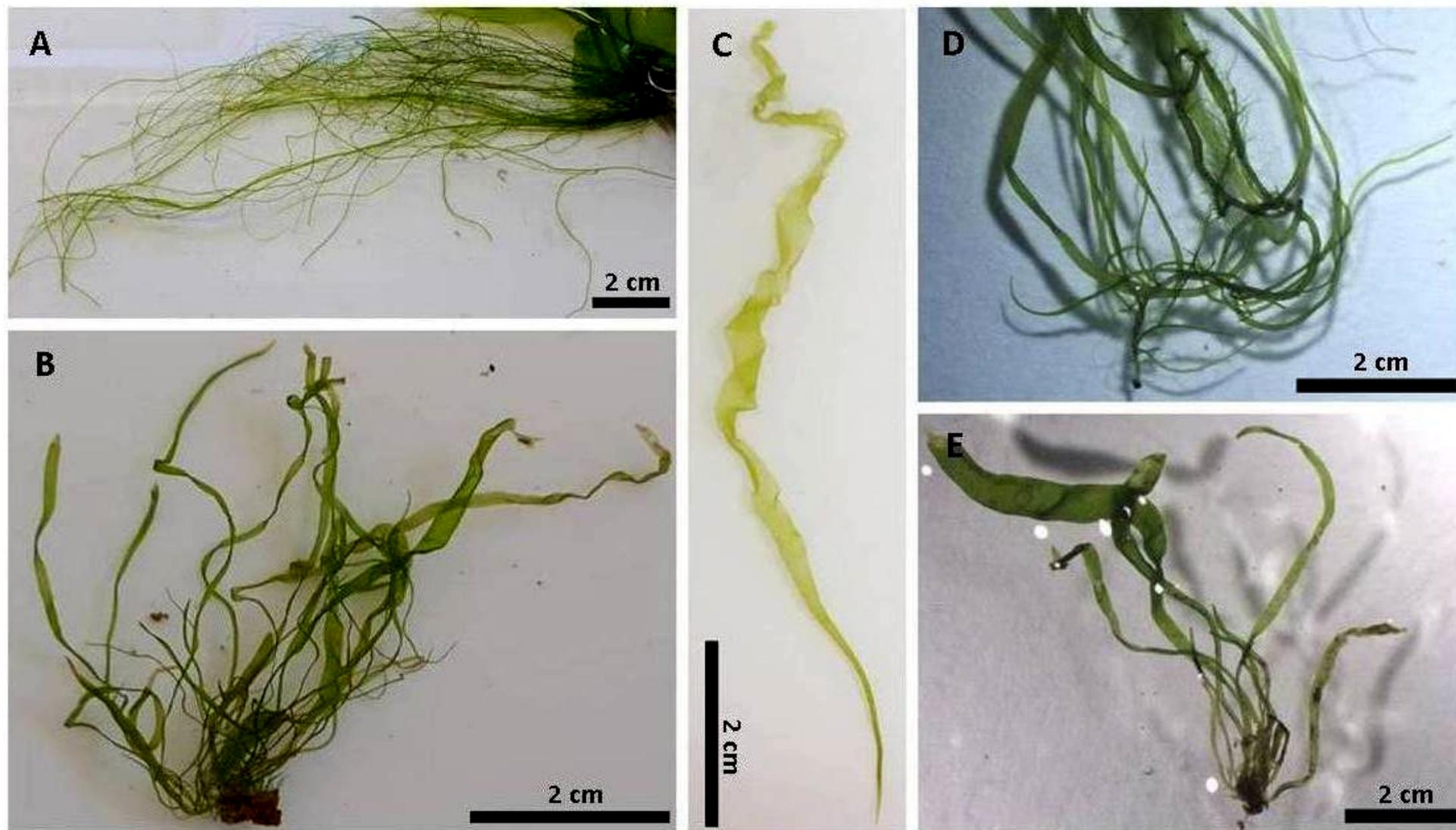


Рисунок 10. Общий вид *Ulva prolifera*. Figure 10. General view of *Ulva prolifera*

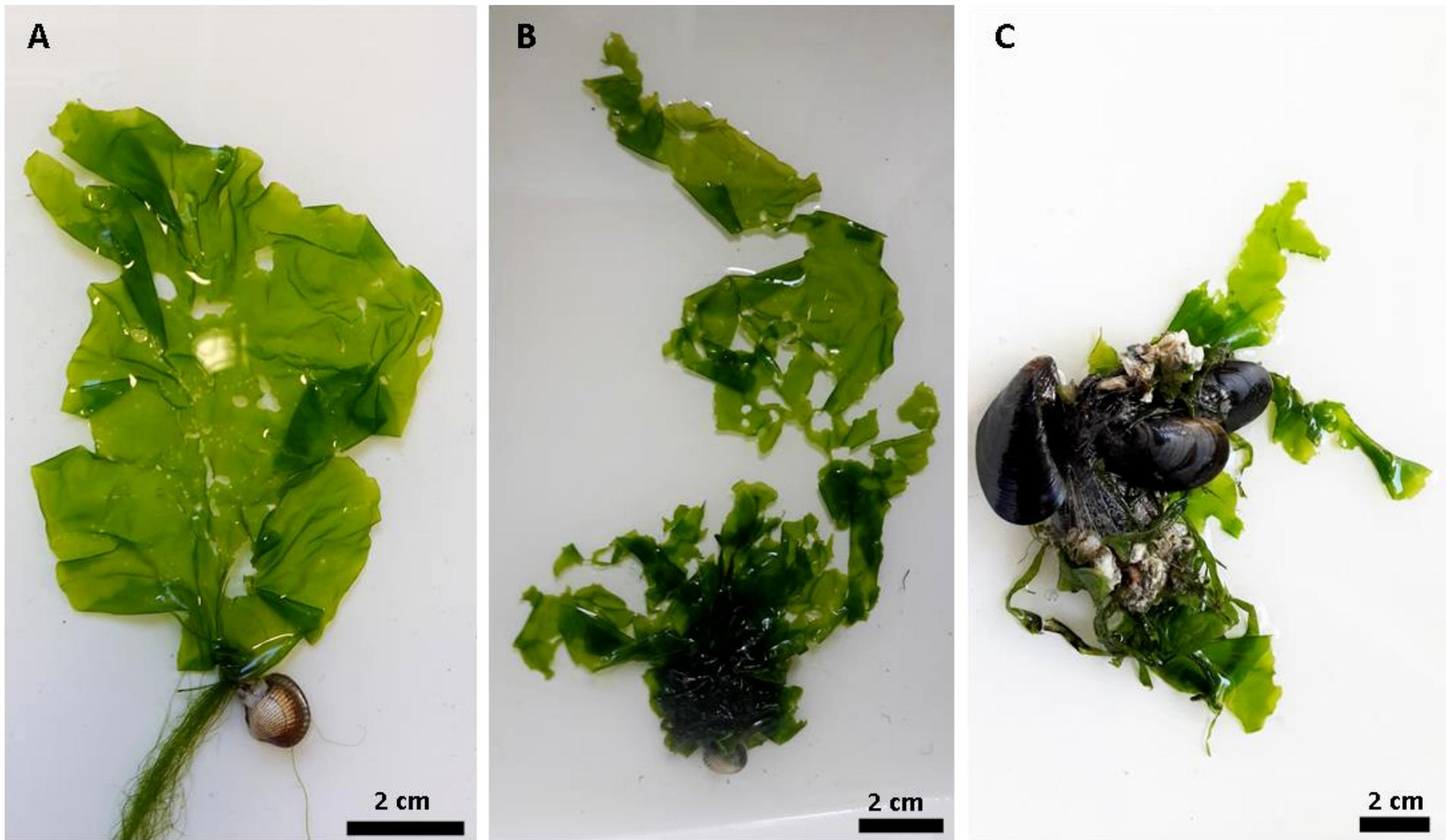


Рисунок 11. Общий вид *Ulva rigida*. Figure 11. General view of *Ulva rigida*.

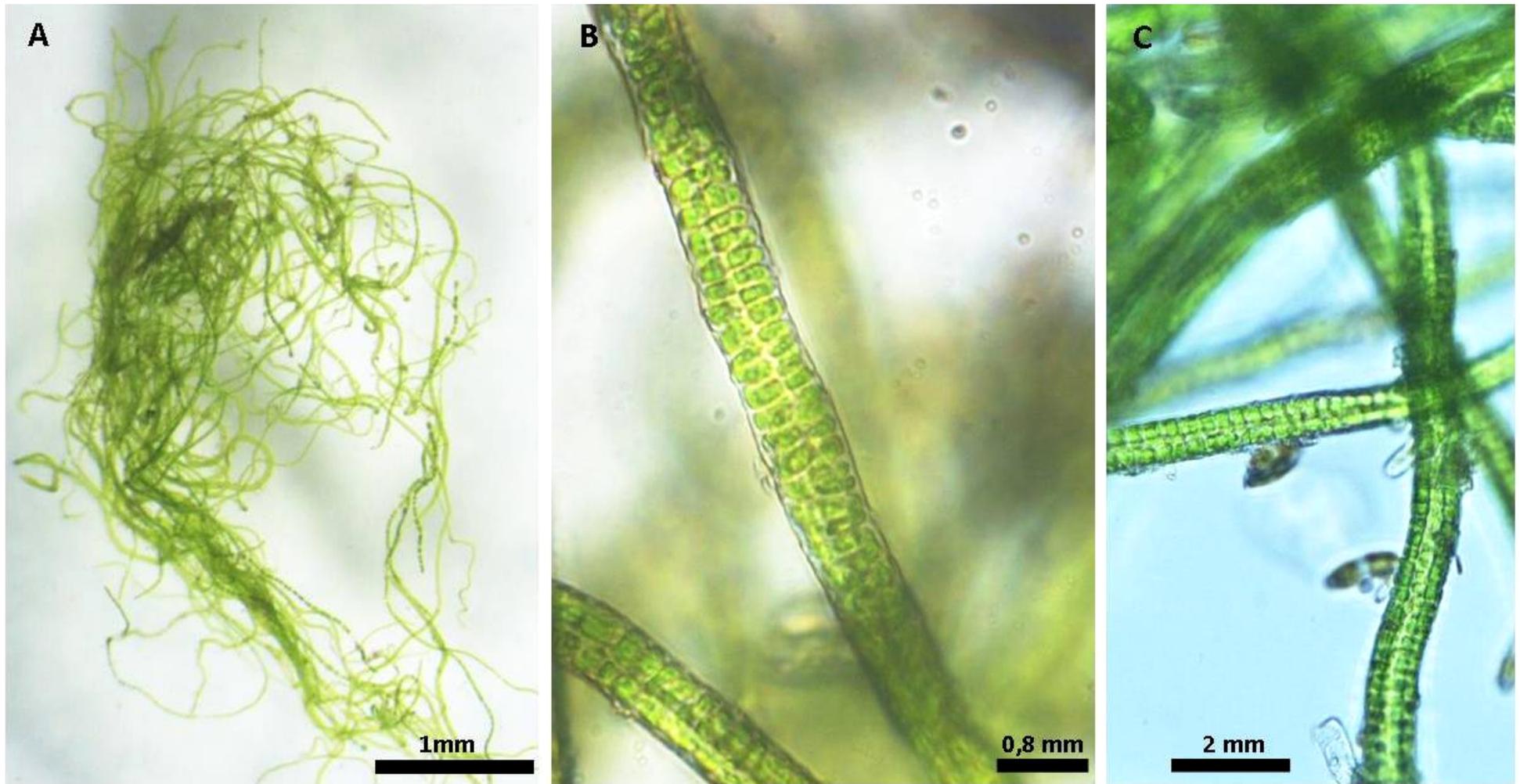


Рисунок 12. Общий вид *Ulva torta*  
Figure 12. General view of *Ulva torta*

## **Авторы**

Афанасьев Дмитрий Федорович  
кандидат биологических наук, доцент  
заведующий лабораторией гидробиологии и прикладной экологии ФГБНУ  
«Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства», Ростов-  
на-Дону, Россия  
e-mail: Dafanas@mail.ru

Камнев Александр Николаевич  
доктор биологических наук, профессор  
ведущий научный сотрудник ФГБОУ ВПО «Московский государственный  
университет им.М.В. Ломоносова», Москва, Россия  
e-mail: dr.kamnev@mail.ru

Сушкова Екатерина Григорьевна  
научный сотрудник ФГБНУ «Азовский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства» Ростов-на-Дону, Россия  
e-mail: ms.tuberosum@mail.ru

Штайнхаген Софи  
сотрудник института Океанических исследований (GEOMAR), Киль,  
Германия  
e-mail: ssteinhagen@geomar.de

## **Authors**

Afanasyev Dmitry  
Ph.D., docent  
head of the laboratory of hydrobiology and applied ecology of the Azov Fisheries  
Research Institute, Rostov-on-Don, Russia  
e-mail: dafanas@mail.ru

Kamnev Alexander  
Dr. Sc., professor  
leading researcher of the biology department of the Lomonosov Moscow State  
University, Moscow, Russia  
e-mail: dr.kamnev@mail.ru

Sushkova Ekaterina  
researcher of the laboratory of hydrobiology and applied ecology of the Azov  
Fisheries Research Institute, Rostov-on-Don, Russia  
e-mail: ms.tuberosum@mail.ru

Steinhagen Sophie  
Ph.D. student, laboratory of the benthos ecology, GEOMAR Helmholtz Centre for  
Ocean Research, Kiel, Germany  
e-mail: ssteinhagen@geomar.de



*Учебное издание*

АФАНАСЬЕВ Дмитрий Федорович  
КАМНЕВ Александр Николаевич  
СУШКОВА Екатерина Григорьевна  
ШТАЙНХАГЕН Софи

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВОДНЫХ ФОТОТРОФНЫХ ОРГАНИЗМОВ.  
ПОЛЕВОЙ ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ВОДОРΟΣЛЕЙ РОДА *ULVA* ЧЕРНОГО,  
АЗОВСКОГО, КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ И ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКИ

51 с.

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

Для заявок: [www.algology.ru](http://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 01.07.2016. Формат 60×90/8.  
Бумага офсетная. Усл. печ. л. 6,375. Тираж 200 экз. Заказ 429.

Отпечатано: ООО «Ай Ду дизайн и полиграфия»  
Москва, Летниковская 11/10 корп.1 Телефон 967-85-50