

УДК 581.526.323(477.75)

РАЗМНОЖЕНИЕ ИНВАЗИОННОГО ВИДА *Bonnemaisonia hamifera* Hariot (Rhodophyta) У ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА (ЧЕРНОЕ МОРЕ)

© 2024 г. С. Е. Садогурский^а,*, Т. В. Белич^а, С. А. Садогурская^а

^аНикитский ботанический сад — Национальный научный центр Российской академии наук, Ялта, Россия

*e-mail: ssadogurskij@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.04.2023 г.

После доработки 14.08.2023 г.

Принята к публикации 24.08.2023 г.

В ходе изучения годового цикла макрофитобентоса аквального компонента заповедника “Мыс Мартыян” выявлено, что спорофиты инвазионного вида—трансформера *Bonnemaisonia hamifera* Hariot (*Trailliella* phase), натурализовавшегося в прибрежно-морских акваториях у Южного берега Крыма (ЮБК), обильно формируют специализированные органы бесполого размножения. Зрелые тетраспорангии зарегистрированы в осенний период на всех горизонтах фитали. Получены данные по их морфологии и морфометрии, имеющие важное диагностическое значение; в спорангии могут превращаться любые клетки талломов, кроме апикальных, максимальное количество образуется в конечных веточках, где наиболее часто встречаются ряды до трех—четырёх штук подряд. Поскольку формирование тетраспорангиев происходит только в узком диапазоне свето-температурных условий короткого дня, характерных для осени и весны, установлено, что у ЮБК благоприятный для этого период продолжается с первой декады октября по вторую декаду декабря. Весной в приглубых открытых акваториях у ЮБК при современных климатических условиях оно лимитируется температурой морской воды, и потому маловероятно. В относительно изолированных мелководных заливах и лагунах, характерных для других прибрежных районов Азово-Черноморского бассейна, формирование тетраспорангиев возможно при локальных прогревах воды в первой половине марта. Однако ключевым фактором, обеспечивающим масштаб и стремительность распространения *B. hamifera* у ЮБК и в Азово-Черноморском регионе в целом, вероятно, остается способность талломов спорофитов к вегетативному размножению путем образования неограниченного количества фрагментов, сохраняющих жизнеспособность и потенциал дальнейшей фрагментации.

Ключевые слова: Черное море, Южный берег Крыма, макрофитобентос, инвазионный вид, *Bonnemaisonia hamifera*, размножение

DOI: 10.31857/S0320965224020136 EDN: xsnvve

ЮБК — обособленная физико-географическая область, расположенная на крайнем юге Крымского п-ова между Главной горной грядой и Черным морем, простирается полосой по ширине 2–12 км от м. Фиолент на западе до м. Ильи на востоке (Ена, 1983). Прилегающая прибрежно-морская акватория образует одноименный гидробиотический район Черного моря, характеризующийся высоким уровнем природного фитообразия (Калугина-Гутник, 1975; Minicheva et al., 2014; Sadogurskiy et al., 2019). В береговой зоне ЮБК сконцентрированы рекреационно-туристическая и транспортная инфраструктуры, что обуславливает все возрастающее антропогенное влияние (Современное..., 2015). Оно увеличивает масштабы угроз природному фи-

тообразию региона как за счет трансформации естественной среды обитания организмов, так и за счет проникновения в нее инвазионных биологических видов. Ранее в природных фитоценозах прибрежно-морских акваторий у ЮБК нами зарегистрировано массовое развитие *Bonnemaisonia hamifera* Hariot (Rhodophyta), первичный ареал которой охватывает северо-западную часть Тихого океана (Sadogurskiy et al., 2023). В ходе дальнейших исследований выявлены специализированные репродуктивные органы этого инвазионного вида, что важно для детализации диагностических признаков, а также уточнения представлений о способах размножения и распространения в новых условиях.

Гидробиотическое исследование выполнено в прибрежно-морской акватории ООПТ “Мыс Мартыян”, функционирующей в структуре

Сокращения: ООПТ — особо охраняемая природная территория, ЮБК — Южный берег Крыма.

Никитского ботанического сада (с 1973 г. в статусе государственного природного заповедника, ныне по факту в статусе природного парка) (рис. 1а). В его границах мониторинг состояния макрофитобентоса в летний период проводят непрерывно с момента организации. Проанализированные в настоящей работе гидробиотические материалы собраны в 2019–2020 гг. посезонно (17.05.2019, 28.08.2019, 19.11.2019, 26.02.2020) в рамках выявления полного годового цикла макрофитобентоса аквального компонента территориально-аквальной экосистемы. Стационарный мониторинговый профиль (координаты в точке пересечения уреза воды — 44°30'20.3 с.ш., 34°14'40.4 в.д.) расположен у подножья 20-метрового абразионного клифа, сложенного верхнеюрскими известняками и сцементированными брекчиями (Панин, 1979) и окаймленного узким глыбово-валунным пляжем (рис. 1б). Дно приглубое, вплоть до глубин 8–10 м (местами до 12 м) сложено глыбовым и глыбово-валунным навалом, за которым простираются пески с незначительной примесью ракушки.

Пробы макрофитобентоса отбирали по общепринятой методике (Калугина-Гутник, 1975) в ходе самостоятельных погружений с использованием легководолазного снаряжения на глубинах/станциях 0 (± 0.25), 0.5, 1.0, 3.0, 5.0 и 8 м (в псевдолиторали на каждой станции по 10 проб, в сублиторали — по 5). Дополнительный отбор проб проводили еженедельно с 27 февраля до 10 апреля 2023 г. на глубинах 0–1.0 м. Исследо-

вали морской макрофитобентос; номенклатура макрофитов дана по “AlgaeBase” (Guiry, Guiry, 2023). Временные препараты водорослей изучали методом светлого поля в проходящем свете с использованием микроскопа Leica DM2500, для захвата изображений применяли камеру Flexacam C1.

Ранее при изучении гидробиотических материалов, отобранных в летние периоды 2015–2021 гг. в десяти прибрежно-морских акваториях у ЮБК, было установлено, что глобальная экспансия нитчатой спорофитной стадии *Bonnemaisonia hamifera* (*Trilliella* phase) к 2017 г. достигла ЮБК, где ныне вселенец зарегистрирован на всех горизонтах фитали (Sadogurskiy et al., 2023). Для таксона характерна гетероморфная смена поколений (Перестенко, 1980; Hoek, 1982), однако гаметофиты в Черном море не найдены. У ЮБК *B. hamifera* развивается в эпифитоне аборигенных видов, угнетая их развитие. В ООПТ “Мыс Мартыан” ее биомасса увеличивается от <1 г/м² на глубинах 0–1 м до 80–90 г/м² на глубинах 5–8 м. В прилегающих акваториях рекреационных участков на глубинах ≥ 5 м вид вошел в число доминантов (632 г/м² или 13.4% общей биомассы макрофитов), изменив облик, структуру и продукционные показатели природных фитоценозов, что позволило отнести его к категории трансформеров (Sadogurskiy et al., 2023). Инвазия развивается стремительно, вероятно, из-за способности спорофитов *B. hamifera* к вегетативному размножению путем неограниченной фрагмента-

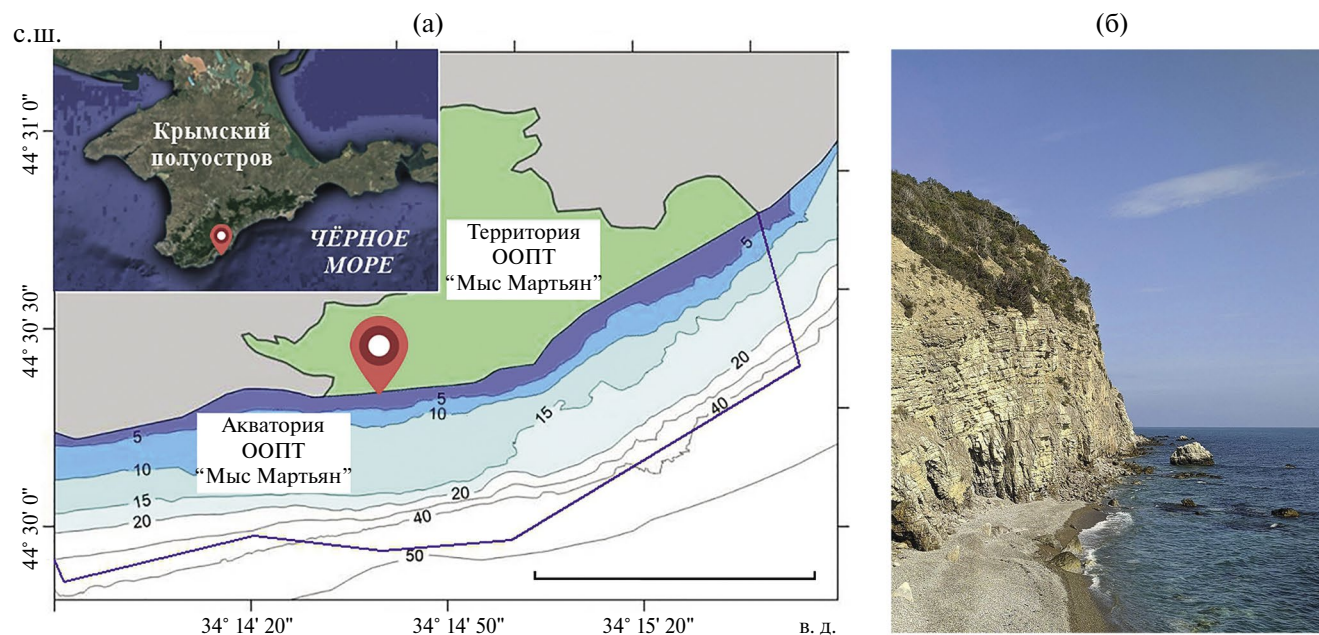


Рис. 1. Район исследований: а — схема расположения стационарного мониторингового профиля (●) в ООПТ “Мыс Мартыан”, б — природный берег ООПТ “Мыс Мартыан” в районе стационарного мониторингового профиля, 21.03.2023 г.

пии их нитчатых талломов. При этом нигде вдоль ЮБК (в том числе и у м. Мартьян) у них не выявлено специализированных репродуктивных органов. Хотя ранее наличие спорангиев было отмечено для побережья Кавказа (Симакова, Смирнов, 2017), которое, по-видимому, стало первичным центром нынешней массовой инвазии, наблюдаемой вдоль ЮБК (Sadogurskiy et al., 2023) и, возможно, в прочих районах Азово-Черноморского бассейна (пока нет опубликованной информации). Это неудивительно, поскольку наблюдения (*in situ*) и эксперименты (*ex situ*) свидетельствуют, что процессы бесполого размножения спорофитов *B. hamifera* иницируются и продолжаются в узком диапазоне свето-температурных условий, сочетающих короткий световой день продолжительностью <12 ч и температуру морской воды 11–18°C (Ноек, 1982; Breeman et al., 1988). Соответственно, спорангии в обилии регистрируют в осенний период, в некоторых случаях — и в весенний. В зависимости от “микrokлиматических” условий, связанных, например, с приливно-отливной активностью, сроки репродуктивной активности *B. hamifera* могут сдвигаться в ту или иную сторону (Breeman, Guiry, 1989). При этом, одним из диагностических признаков таксона считают одиночные тетраспорангии (Перестенко, 1980), хотя в некоторых источниках указывают их группы (Breeman, Guiry, 1989; Saunders, 2023).

Анализ погодно-климатических условий свидетельствует, что у ЮБК для формирования тетраспорангиев благоприятен период с 6–7 октября (продолжительность светового дня в данном районе/широте ~11 ч 30 мин при средней температуре морской воды 19°C, но при минимальной температуре морской воды 17°C) по 15–16 декабря (продолжительность светового дня ~9 ч 30 мин при средней температуре морской воды 11°C, хотя максимальные температуры морской воды $\geq 11^\circ\text{C}$ в отдельные годы регистрируют вплоть до середины января) (Время..., 2023; Температура..., 2023а).

Действительно, изучение сезонных сборов 2019–2020 гг. показало, что у м. Мартьян именно в осенних пробах (19.11.2019 г.) обнаружены органы репродукции *B. hamifera*. Зрелые (без признаков выхода спор на момент отбора проб) тетраспорангии в обилии зарегистрированы на всех обследованных глубинах во всех пробах (рис. 2а). Анализ этих материалов показал, что у однорядных нитчатых талломов *B. hamifera* в спорангии могут превращаться любые клетки, кроме апикальных. При этом, максимальное количество спорангиев образуется в конечных веточках, где они располагаются не только одиночно и попарно, а образуют чаще, чем в других местах, ряды по три-четыре штуки подряд (рис. 2а–2в). Спорангии имеют форму почти правильных шаров, дважды усеченных в местах контактов с клетками

нитей или с соседними спорангиями; их диаметр составляет 53.15 ± 3.80 мкм. Полупрозрачные тетраспоры оранжево-коричневого цвета, имеющие мелкозернистую консистенцию, окружены тонкими прозрачными бесцветными оболочками и прозрачным слабоокрашенным слегка зернистым содержимым, совокупная толщина которых от пяти до 12-ти мкм (обычно 8–10 мкм). При оптическом увеличении $\geq \times 400$ становятся хорошо различимыми борозды, разделяющие отдельные споры внутри спорангиев (см. рис. 2б, 2в).

Несмотря на отсутствие репродуктивных структур спорофитов *B. hamifera* в остальных сборах 2019–2020 гг., можно предположить, что свето-температурные условия у ЮБК, благоприятные для их развития, могут наступать и весной. Так, с 22–23 февраля по 20–21 марта продолжительность светового дня в данном районе возрастает с 10 ч 50 мин до 12 ч 10 мин, однако к концу этого периода средняя температура морской воды достигает лишь 9°C, максимальная — 10°C (Время..., 2023; Температура..., 2023а), т.е. весной формирование тетраспорангиев в приглубых открытых акваториях у ЮБК при современных климатических условиях лимитируется температурой морской воды, и потому маловероятно. Это в определенной мере подтвердило изучение проб, специально отобранных в феврале–апреле 2023 г., когда температура морской воды колебалась в пределах 8.6–10.3°C (Температура..., 2023б). Однако бесполое размножение *B. hamifera* нельзя исключить в относительно изолированных мелководных заливах и лагунах, характерных для других прибрежных районов Азово-Черноморского бассейна, при условии локальных аномальных прогревов воды до температуры морской воды $\geq 11^\circ\text{C}$ в первой половине марта.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе изучения годового цикла макрофитобентоса аквального компонента территориально-аквальной экосистемы ООПТ “Мыс Мартьян” выявлено, что спорофиты инвазионного азиатско-тихоокеанского вида-трансформера *Bonnemaisonia hamifera*, натурализовавшегося в природных фитоценозах прибрежно-морских акваторий у ЮБК, обильно формируют специализированные репродуктивные органы, обеспечивающие бесполое размножение. Зрелые тетраспорангии зарегистрированы в осенний период, в прочие сезоны года они не выявлены. Получены данные по их морфологии и морфометрии, имеющие важное диагностическое значение; показано, что в спорангии могут превращаться любые клетки талломов, кроме апикальных, при этом максимальное количество спорангиев образуется в конечных веточках, где наиболее часто встречаются ряды до трех-четырех штук подряд.

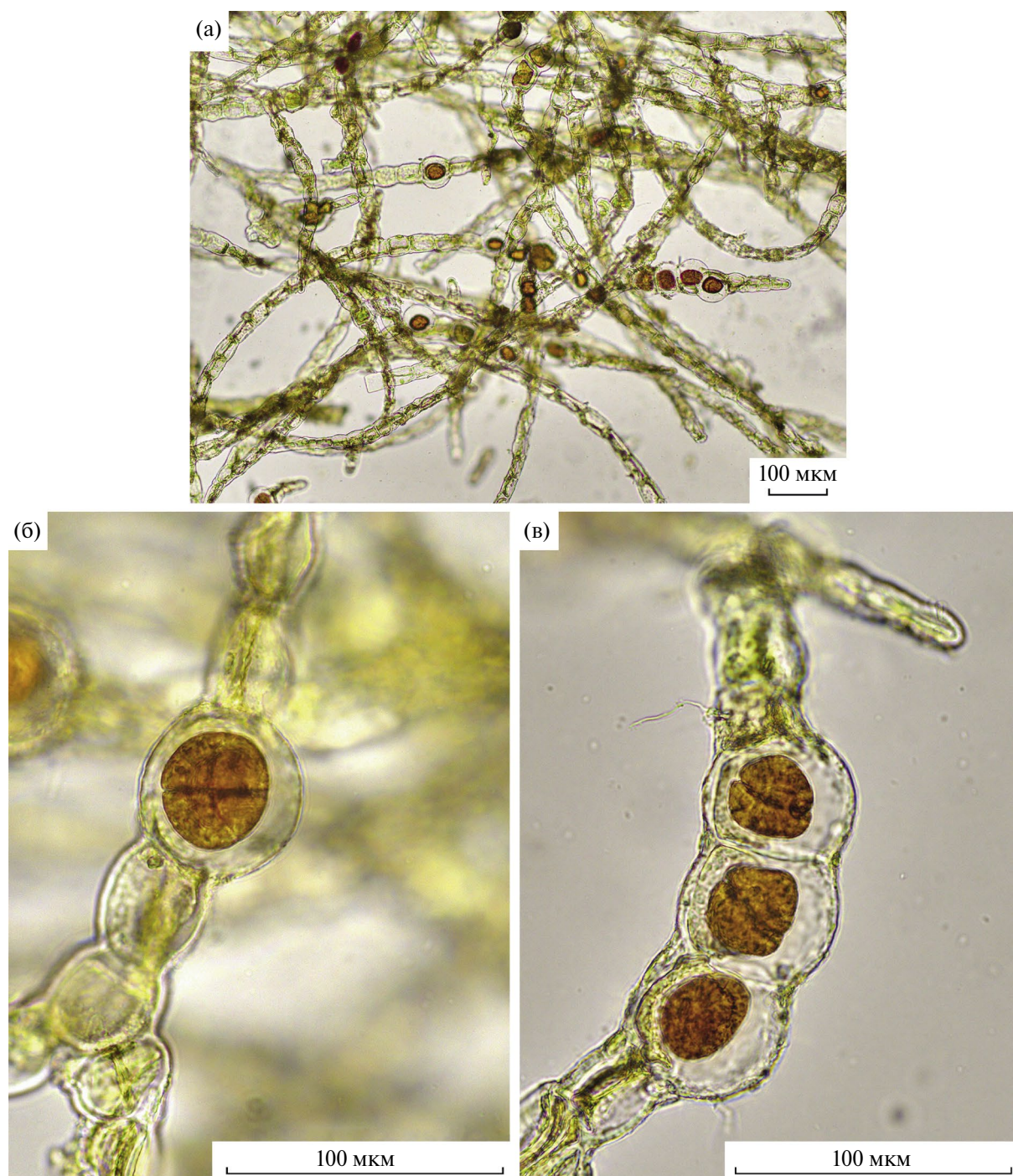


Рис. 2. *Bonnemaisonia hamifera* на стадии спороношения: а — общий вид талломов с тетраспорангиями, б — одиночный тетраспорангий, в — группа тетраспорангиев (ООПТ “Мыс Мартьян”, 19.11.2019 г., глубина 8.0 м).

Учитывая, что формирование спорофитами *B. hamifera* репродуктивных органов происходит только в узком диапазоне свето-температурных условий, характерных для осени и весны, показано, что у ЮБК благоприятный для этого период, вероятно, продолжается с первой декады октября по вторую декаду декабря. Весной в приглубых

открытых акваториях у ЮБК при современных климатических условиях формирование лимитируется температурой морской воды, и потому маловероятно. Однако оно не исключено в относительно изолированных мелководных заливах и лагунах, характерных для других прибрежных районов Азово-Черноморского бассейна, при ло-

кальных прогревах воды в первой половине марта. Вместе с тем, несмотря на обильное спороношение, вероятно ключевым фактором, обеспечивающим масштаб и стремительность распространения *B. hamifera* у ЮБК и в Азово-Черноморском регионе в целом, остается способность талломов спорофитов к вегетативному размножению за счет образования неограниченного количества фрагментов, сохраняющих жизнеспособность и потенциал дальнейшей фрагментации. Для уточнения сроков и динамики процессов репродукции вселенца в условиях ЮБК необходим анализ гидробиотических проб, еженедельный отбор которых запланирован в акватории ООПТ “Мыс Мартыан” в осенне-зимний период.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 1023042800079–0–1.6.11;1.5.8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Время восхода и захода солнца в Ялте. 2023. <https://voshod-solnca.ru/sun/%D1%8F%D0%B%D1%82%D0%B0>; searched on 19.04.2023.
- Ена В.Г. 1983. Заповедные ландшафты Крыма. Симферополь: Таврия.
- Калугина-Гутник А.А. 1975. Фитобентос Черного моря. Киев: Наук. думка.
- Панин А.Г. 1979. Ландшафтная структура территории заповедника “Мыс Мартыан” на Южном берегу Крыма // Физическая география и геоморфология. Вып. 22. С. 75.
- Перестенко Л.П. 1980. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука.
- Симакова У.В., Смирнов И.А. 2017. Распространение и экология инвазивного вида *Bonnemaisonia hamifera* Hariot в Черном море // Тр. VI Междунар. науч.-практ. конф. “Морские исследования и образование (MARESEDU-2017)”. (Москва, 30.10–02.11 2017 г.). С. 419.
- Современное состояние береговой зоны Крыма. 2015. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Температура воды в Ялте. 2023а. https://world-weather.ru/pogoda/russia/yalta_1/water/; searched on 19.04.2023.
- Температура воды Ялта (С°) за 2023 год. 2023б. http://blacksea-map.ru/sst/doc/yalta_2023.html; searched on 19.04.2023.
- Breeman A.M., Guiry M.D. 1989. Tidal influences on the photoperiodic induction of tetrasporogenesis in *Bonnemaisonia hamifera* (Rhodophyta) // Mar. Biol. V. 102. Iss. 1. P. 5. <https://doi.org/10.1007/BF00391318>
- Breeman A.M., Meulenhoff E.J.S., Guiry M.D. 1988. Life history regulation and phenology of the red alga *Bonnemaisonia hamifera* // Helgolander Meeresunters. V. 42. P. 535. <https://doi.org/10.1007/BF02365625>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2023. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 19.04.2023.
- Hoek van den C. 1982. Phytogeographic distribution groups of benthic marine algae in the North Atlantic Ocean. A review of experimental evidence from life history studies // Helgolander Meeresunters. V. 35. P. 153. <https://doi.org/10.1007/BF01997551>
- Minicheva G., Afanasyev D., Kurakin A. 2014. Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos. https://emblasproject.org/wp-content/uploads/2013/12/Manual_macrophytes_EMBLAS_ann.pdf; searched on 19.04.2023.
- Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V., Sadogurskaya S.A. 2019. Macrophytes of the marine water areas of the nature reserves in the Crimean Peninsula (Black Sea and Azov Sea) // Int. J. Algae. V. 21. № 3. P. 253. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v21.i3.50>
- Sadogurskiy S.Ye., Belich T.V., Sadogurskaya S.A. 2023. The invasion of the alien species *Bonnemaisonia hamifera* Hariot in coastal phytocenoses near the Southern Coast of Crimea (the Black Sea) // Inland Water Biol. V. 16. № 1. P. 65. <https://doi.org/10.1134/S1995082923010145>
- Saunders G.W. 2023. The Seaweed of Canada: guide pages to assist with species confirmation. *Bonnemaisonia hamifera* Hariot. <https://seaweedcanada.wordpress.com/bonnemaisonia-hamifera-hariot-a/>; searched on 19.04.2023

Reproduction of the Invasive Species *Bonnemaisonia hamifera* Hariot near the Southern Coast of Crimea (Black Sea)

S. Ye. Sadogurskiy^{1,*}, T. V. Belich¹, and S. A. Sadogurskaya¹

¹Nikitsky Botanical Gardens — National Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia

*e-mail: ssadogurskij@yandex.ru

During the study of the macrophytobenthos annual cycle of the aquatic component in the Cape Martyan Reserve, it has been found that sporophytes of the invasive transforming species *Bonnemaisonia hamifera* Hariot (*Trailliella* phase), naturalized in coastal waters off the Southern Coast of Crimea (SCC), abundantly form specialized organs of asexual reproduction. Mature tetrasporangia were registered in autumn at every zone of the phytal. Their morphology and morphometry, which have an important diagnostic value, were

identified and measured. It was found that any thalli cells (except apical ones) could turn into sporangia, with the maximum number being formed in the terminal branches, where rows of up to 3–4 pcs are most common. Considering the fact that the formation of tetrasporangia occurs only in a narrow range of light-temperature conditions of a short day typical for autumn and spring, we showed that in the SCC the favorable period for this process lasts from the first decade of October to the second decade of December. In spring, in deep open water areas near the SCC, under modern climatic conditions, the formation of tetrasporangia is limited by water temperature, and therefore is unlikely. However, in relatively isolated shallow bays and lagoons, characteristic of other coastal regions of the Azov-Black Sea basin, it is possible due to local water temperature rise in the first half of March. Still, the ability of sporophyte thalli for vegetative reproduction by forming an unlimited number of fragments, that retain their viability and the potential for further fragmentation, remains likely the key factor ensuring the scale and rapid spread of *B. hamifera* in the SCC and in the Azov-Black Sea region as a whole.

Keywords: the Black Sea, Southern Coast of Crimea, macrophytobenthos, invasive species, *Bonnemaisonia hamifera*, reproduction