

Національна академія наук України
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національна академія наук України
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

САДОГУРСЬКА СОФ'Я СЕРГІЇВНА

УДК 582.272.74 + 581.526.323.3 (262.5+262.2)

ДИСЕРТАЦІЯ

Рід *Cystoseira* s.l. у Чорному морі та
Левантійському басейні Середземного моря

091 – Біологія

09 – Біологія

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

 С.С. Садогурська

Науковий керівник: Виноградова Оксана Миколаївна, доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

Київ – 2021

Всі примірники ідентичні 

АНОТАЦІЯ

Садогурська С.С. Рід *Cystoseira* s.l. у Чорному морі та Левантійському басейні Середземного моря. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 «Біологія». – Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ, 2021.

Дисертаційна робота присвячена вивченню таксономічного статусу та філогенетичних зв'язків морських бурих водоростей з роду *Cystoseira sensu lato* (*Cystoseira sensu stricto*, *Gongolaria* Boehmer та *Ericaria* Stackhouse) у Чорному морі та Левантійському басейні Середземного моря з метою уточнення відомостей про їхнє таксономічне різноманіття і розповсюдження в межах Середземноморського басейну, а також вдосконалення заходів охорони утворюваних ними угруповань і оселищ.

За результатами досліджень розроблені методичні аспекти консервування та обробки матеріалу, а також модифікований протокол виділення ДНК із бурих водоростей на основі фенол-хлороформного методу. Показано, що маркерна послідовність mt-spacer (мітохондріальний міжгенний спейсер 23S-tRNA^{Val}) є найбільш перспективною для баркодингу цистозір.

За результатами порівняльно-морфологічного та молекулярно-філогенетичного аналізу встановлено, що у Чорному морі водорості із роду *Cystoseira* s.l. представлені видами, які філогенетично належать до родів *Ericaria* та *Gongolaria*. На основі морфологічного аналізу підтверджено перенесення *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze до роду *Gongolaria*, яке попередньо було запропоноване виключно на основі молекулярних даних. Показано, що розділення прикріпленої *Gongolaria barbata* на окремі внутрішньовидові таксони не має під собою підґрунтя, адже морфологічна мінливість цього

таксону є результатом сезонних змін та екологічної пластичності. Для неприкріпленої форми *Gongolaria barbata* запропоновано нову номенклатурну комбінацію – *Gongolaria barbata* f. *repens* (A.D. Zinova & Kalugina) S.S. Sadogurska *comb. nov.* Спростовано уявлення про синонімічність останнього таксону до виду *Cystoseira aurantia* Kützing sensu Orellana et al., 2019.

За результатами аналізу мітохондріальних маркерів зразків чорноморського таксону *Cystoseira bosphorica* Sauvageau встановлено його приналежність до роду *Ericaria* та конспецифічність із середземноморськими видами *Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry та *Ericaria barbatula* (Kützing) Molinari & Guiry. Враховуючи унікальні морфологічні ознаки і географічну ізоляцію підтверджено його ендемічність для Чорного моря і запропоновано нову комбінацію – *Ericaria crinita* f. *bosphorica* (Sauvageau) S.S. Sadogurska, J. Neiva et A. Israel. Запропоновано розглядати як синоніми до цього таксону номенклатурні комбінації *Cystoseira barbata* var. *flaccida* (Kützing) Woronichin та *Cystoseira barbata* f. *hoppei* × *flaccida* Woronichin.

За результатами номенклатурно-таксономічної ревізії показано, що комбінації *Cystoseira concatenata* f. *repens* A.D. Zinova & Kalugina та *Cystoseira barbata* f. *hoppei* (C. Agardh) Woronichin є невалідними.

Результати номенклатурно-таксономічної ревізії показали приналежність таксонів з Левантійського басейну до родів *Cystoseira* s. s. та *Gongolaria*. До роду *Cystoseira* s.s. віднесений широкопоширений вид *Cystoseira compressa* (Esper) Gerloff & Nizamuddin, а також рідкісні таксони *Cystoseira foeniculacea* (Linnaeus) Greville (перша задокументована знахідка за останні 25 років) та *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* Ercegović. Останній таксон вперше вказаний для середземноморської акваторії Ізраїля; на основі даних молекулярно-філогенетичного аналізу показана його приналежність до виду *Cystoseira humilis* Schousboe ex Kützing та запропоновано нову комбінацію – *Cystoseira humilis* subsp. *pustulata* (Ercegović) S.S. Sadogurska et A. Israel *comb. nov.*

На основі результатів молекулярно-філогенетичного та морфологічного аналізу зразків показана приналежність ендемічного левантійського виду

Cystoseira rayssiae Ramon до роду *Gongolaria*. Вперше описано морфологічну мінливість, що найбільш виражена між екземплярами, які зростають у субліторалі та літоралі. Уточнено уявлення про ключові морфологічні ознаки та екологічну приуроченість виду, що дозволило вдосконалити видовий діагноз. За результатами аналізу гербарних зразків, доведено, що на початку ХХ ст. в Ізраїлі також траплялися види *Gongolaria barbata* та *Ericaria barbatula*, які нині можна вважати ймовірно зниклими.

З урахуванням нових таксономічних перебудов та філогенетичних даних переглянуті уявлення про біогеографію роду *Cystoseira* s.l. в досліджених регіонах та в Середземноморському басейні в цілому. Показано, що його розділення на окремі роди ймовірно відбулося ще в Атлантиці до Мессінської кризи солоності, а проникнення до Середземного моря і подальше розселення представників родів *Ericaria*, *Gongolaria* та *Cystoseira* s.s відбувалося незалежно одне від одного. Обґрунтоване припущення, що проникнення і розселення цистозір у Чорному морі відбувалося неодноразово услід із чергуванням його трансгресивних і регресивних фаз. Згідно із даними біостратиграфії, останнє проникнення у Чорне море ймовірно відбулося близько 6-7 тис. р.т., в Азовське – 3-4 тис. р.т.

Серед двох досліджених ендемічних представників *Cystoseira* s.l. лише для *Gongolaria rayssiae* підтверджено видовий статус. Зважаючи, що за даними молекулярно-філогенетичного аналізу вид є досить древнім і чітко відокремлюється від інших таксонів, висунуто припущення, що його ендемізм обумовлений скороченням ареалу, а не виникненням у межах саме Левантійського басейну. Встановлено, що ендемічна форма *Ericaria crinita* f. *bosphorica* за дослідженими мітохондріальними маркерами навпаки є конспецифічною із Середземноморськими таксонами, що вказує на відносно нещодавнє виникнення таксону, ймовірно вже після формування сучасного басейну Чорного моря.

Проведене гідроботанічне дослідження нового локалітету *Gongolaria barbata* в акваторії Джарилгацького національного природного па-

рку (НПП). Встановлено, що рослинний покрив субліторалі сформований полідомінантним угрупованням *Gongolaria barbata* – *Codium vermilara* + *Laurencia coronopus* (вперше описаним для узбережжя України) і монодомінантним угрупованням *Codium vermilara* (Olivi) Delle Chiaje. В цілому виявлено 30 видів макроводоростей, майже половина з яких належить до категорії рідкісних. Результати еколого-флористичного аналізу складу макроальгофлори свідчать про поліпшення екологічного стану морського середовища в Джарилгацькій затоці. Водночас зазначені угруповання підлягають особливій охороні, у зв'язку з чим рекомендовано збільшити площу заповідної акваторії НПП.

Критичний стан популяцій представників *Cystoseira* s.l. та зникнення їхніх угруповань у багатьох районах Чорного моря свідчать про нагальну необхідність охорони. З метою забезпечення на національному та міжнародному рівнях охорони угруповань і біотопів, що сформовані представниками *Cystoseira* s.l., та інших прибережно-морських оселищ, обґрунтовано включення 16 нових об'єктів до структури Смарагдової мережі України. Доцільним є включення *Ericaria crinita* f. *bosphorica* в регіональні та національні червоні списки.

Отримані у ході дослідження результати доповнюють відомості щодо різноманіття та поширення таксонів роду *Cystoseira* s.l. у Чорному морі та Левантійському басейні Середземного моря і можуть бути використані при уточненні ключів для визначення таксонів роду *Cystoseira* s.l. у флорі України, Ізраїлю та інших країн і регіонів Середземноморського басейну. Отримані генетичні послідовності зразків макроводоростей депоновані у базі даних GenBank (MT978052–MT978063). Результати дослідження угруповань *Cystoseira* s.l. в Джарилгацькому НПП передані в наукову частину цієї установи для включення до «Літопису природи» і використані в клопотанні про необхідність розширення заповідної акваторії НПП.

Ключові слова: бурі водорості, *Cystoseira* s.l., *Ericaria*, *Gongolaria*, Чорне море, Середземне море, Левантійський басейн, поширення, таксономія, номенклатура, молекулярна філогенія.

SUMMARY

Sadogurska S.S. The genus *Cystoseira* s.l. in the Black Sea and the Levantine basin of the Mediterranean Sea. – Qualifying scientific work, manuscript.

Thesis submitted to obtain the Degree of Doctor of Philosophy (PhD) in specialty 091 «Biology». – M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2021.

The PhD thesis is devoted to the study of the taxonomic status and phylogenetic relationships of marine brown algae of the genus *Cystoseira* sensu lato (*Cystoseira* sensu stricto, *Gongolaria* Boehmer and *Ericaria* Stackhouse) in the Black Sea and the Levantine basin of the Mediterranean Sea to clarify information on their taxonomic diversity and distribution within the Mediterranean basin, as well as to improve protection measures for habitats formed by them.

Based on the research results, methodological aspects of material preservation and processing have been developed, as well as a modified protocol for DNA extraction from brown algae based on the phenol-chloroform method. It is shown that the genetic marker mt-spacer (23S-tRNA^{Val} mitochondrial intergenic spacer) is the most promising for *Cystoseira* s.l. barcoding.

According to the results of comparative morphological and molecular phylogenetic analysis, the genus *Cystoseira* s.l. in the Black Sea is represented by taxa that belong to genera *Ericaria* and *Gongolaria*. The morphological data support the transition of *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze to the genus *Gongolaria*, which was previously proposed based solely on genetic data. The recognition of the separate intraspecific taxa in attached *Gongolaria barbata* is unreasonable because the morphological variability of this taxon results from seasonal changes and ecological plasticity. A new nomenclature combination, *Gongolaria barbata* f. *repens* (A.D. Zinova & Kalugina) S.S. Sadogurska *comb. nov.*, has been proposed for the

unattached form of *Gongolaria barbata*. The synonymy of this taxon and the species *Cystoseira aurantia* Kützinger sensu Orellana et al., 2019 was rejected.

The molecular analysis of the Black Sea endemic *Cystoseira bosphorica* Sauvageau showed its affiliation to the genus *Ericaria* and conspecificity with the Mediterranean species *Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry and *Ericaria barbata* (Kützinger) Molinari & Guiry. Given the unique morphological features and geographical isolation, its endemicity was confirmed, and a new combination *Ericaria crinita* f. *bosphorica* (Sauvageau) S.S. Sadogurska, J. Neiva et A. Israel was proposed. The nomenclature combinations *Cystoseira barbata* var. *flaccida* (Kützinger) Woronichin and *Cystoseira barbata* f. *hoppei* × *flaccida* Woronichin were proposed to consider as synonyms for this taxon.

As a result of the nomenclature-taxonomic revision, it was shown that nomenclature combinations *Cystoseira concatenata* f. *repens* A.D. Zinova & Kalugina and *Cystoseira barbata* f. *hoppei* (C.Agardh) Woronichin are invalid.

The nomenclature-taxonomic revision showed that taxa from the Levantine Basin belong to genera *Cystoseira* s.s. and *Gongolaria*. Three taxa belong to the genus *Cystoseira* s.s.: widespread species *Cystoseira compressa* (Esper) Gerloff & Nizamuddin, and two rare taxa – *Cystoseira foeniculacea* (Linnaeus) Greville (the first well-documented finding in the last 25 years) and *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* Ercegović. The latter taxon was mentioned for the Israeli seashore for the first time. Based on molecular phylogenetic analysis data, its affiliation to the species *Cystoseira humilis* Schousboe ex Kützinger was shown, and a new combination *Cystoseira humilis* subsp. *pustulata* (Ercegović) S.S. Sadogurska et al. A.Israel comb. nov. was proposed.

Molecular phylogenetic and morphological analysis showed that the endemic Levantine species *Cystoseira rayssiae* Ramon belongs to the genus *Gongolaria*. Morphological variability of this taxon, which is most pronounced between specimens growing in the sublittoral and littoral zones, was described. The description of key morphological features was provided and ecological preferences of the species were clarified, which allowed to improve the species diagnosis. The analysis of herbarium

specimens proved that in the early XX century, *Gongolaria barbata* and *Ericaria barbata* species also occurred in Israel, but currently they are most certainly extinct.

The understanding about the *Cystoseira* s.l. biogeography in the studied regions and the Mediterranean basin was reviewed, taking into account new taxonomic rearrangements and phylogenetic data. It was shown that the separation of *Ericaria*, *Gongolaria*, and *Cystoseira* s.s. probably took place in the Atlantic before the Messinian salinity crisis. Entering into the Mediterranean Sea and further resettlement of these three genera took place independently. There is a reasonable assumption that the penetration and settlement of *Cystoseira* s.l. in the Black Sea occurred several times following the alternation of its transgressive and regressive phases. According to biostratigraphy, the last penetration into the Black Sea probably occurred about 6-7 thousand years ago, and in the Sea of Azov – 3-4 thousand years ago.

Among the two studied endemic *Cystoseira* s.l. taxa, the species rank was confirmed only for *Gongolaria rayssiae*. Given that according to molecular phylogenetic analysis the species is quite ancient and is clearly separated from other taxa, its endemism is probably due to the reduction of range rather than its emergence within the Levantine Basin. On the contrary, it was shown that the endemic taxon *Ericaria crinita* f. *bosphorica* is conspecific with Mediterranean taxa. It indicates a relatively recent emergence of the taxon, most probably after the formation of the modern Black Sea basin.

A hydrobotanical study of a new locality of *Gongolaria barbata* in the Dzharylhach National Nature Park (NNP) was carried out. It was found that the vegetation cover of the sublittoral zone is formed by the polydominant community *Gongolaria barbata* - *Codium vermilara* + *Laurencia coronopus* (for the first time indicated on the Ukrainian coast) and the monodominant community of *Codium vermilara* (Olivi) Delle Chiaje. A total of 30 macroalgae species were identified, about half of which belong to the category of rare species. The results of ecological-floristic analysis indicate the improvement of the ecological condition of the marine environment in of Dzharylhach Bay. However, these algal communities are subject to

special protection, and therefore it is recommended to enlarge the area of the marine protected area of Dzharylhach NNP.

The critical condition of the *Cystoseira* s.l. populations and the disappearance of their communities in many parts of the Black Sea indicate the urgent need for their protection. To ensure the protection of communities and habitats, formed by *Cystoseira* s.l. taxa, and other marine habitats at the national and international levels, the 16 new sites were proposed for the Emerald Network of Ukraine. It is recommended to include *Ericaria crinita* f. *bosporica* in the regional and national red lists.

The results obtained during the study complement the information on the diversity and distribution of *Cystoseira* s.l. taxa in the Black Sea and the Levantine Basin of the Mediterranean Sea and can be used to update the identification keys of *Cystoseira* s.l. taxa in Ukraine, Israel and other countries and regions of the Mediterranean basin. The obtained sequences are partially deposited in the GenBank database (MT978052 – MT978063). The results of the study of *Cystoseira* s.l. communities in Dzharylhach NNP were sent to the scientific part of this institution for inclusion in the «Chronicles of Nature» and also were used in the official request to increase the marine protected area.

Key words: *brown algae, Cystoseira s.l., Ericaria, Gongolaria, Black Sea, Mediterranean Sea, Levantine Basin, distribution, taxonomy, nomenclature, molecular phylogeny.*

ПЕРЕЛІК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових виданнях, що індексовані у наукометричних базах даних Web of Science та Scopus:

1. **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. *bosporica* comb. nov. *Phytotaxa*, 480

(1), 1-2. DOI: 10.11646/phytotaxa.480.1.1 (*Особистий внесок: ідея та концепція роботи належить здобувачеві, здобувачем проведено збір матеріалу в природі, морфологічне опрацювання, молекулярно-філогенетичні дослідження (частково), взято участь у обговоренні результатів та написанні тексту*).

2. Mulas, M., Neiva J., **Sadogurska S.S.**, Ballesteros E., Serrao E.A., Rilov G., Israel A. (2020). Genetic affinities and biogeography of putative Levantine-endemic seaweed *Treptacantha rayssiae* comb. nov. *Cryptogamie Algologie*, 41 (10): 91-103. DOI: 10.5252/cryptogamie-algologie2020v41a10 (*Особистий внесок: ідея та концепція роботи належить здобувачеві (частково), здобувачем проведено збір матеріалу в природі, морфологічне опрацювання, молекулярно-філогенетичні дослідження (частково), взято участь у обговоренні результатів та написанні роботи (частково)*).

3. Sadogurskiy S.Ye., **Sadogurska S.S.**, Belich T.V., Sadogurskaya S.A. (2020). Distribution of *Cystoseira* s. l. species in the Sea of Azov. *International Journal on Algae*, 22 (4): 327-346. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v22.i4. (*Особистий внесок: участь у підготовці основної частини тексту та розділу, що присвячений біогеографії, узагальнення та висновки*).

4. **Sadogurska S.S.** (2019). *Cystoseira barbata* and *Codium vermilara* communities in the Coastal area of Dzharylgach National Nature Park (the Black Sea, Ukraine). *International Journal on Algae*, 21 (2): 101-110. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v21.i2.10

Розділи у колективних монографіях:

5. Борисенко К.Б., Бронсков О.І., Бронскова О.М., Бузунко П.А., Василюк О.В., Вашеняк Ю.А., Винокуров Д.С., Вітер С.Г., Гольдін П.Є., Головка О.В., Кіш Р.Я., Коломійчук В.П., Куземко А.А., Куцоконь Ю.К., Манюк Вад.В., Марущак О.Ю., Мойсієнко І.І., Некрасова О.Д., Панченко С.М., Пархоменко В.В., Русін М.Ю., **Садогурська С.С.**, Скоробогатов В.М., Спінова Ю.О., Чегорка П.Т., Шаповал В.В., Ширяєва Д.В. (2020). Території, що пропонуються до

включення у мережу Емеральд (Смарагдову мережу) України («тіньовий список», частина 3). Чернівці: «Друк Арт». 408 с. (Особистий внесок: здобувачем підготовлено обґрунтування для нових об'єктів, що мають у складі морську акваторію, взято участь у обговоренні результатів та написанні тексту).

6. Василюк О.В., Вашеняк Ю.А., Куземко А.А., Куцоконь Ю.К., Леснік В.В., Марущак О.Ю., Мойсієнко І.І., Оскирко О.С., **Садогурська С.С.** (2019). *Території, що пропонуються до включення у мережу Емеральд (Смарагдову мережу) України («тіньовий список», частина 2)*. Київ: «LAT & K»: 234 с. (Особистий внесок: здобувачем підготовлено обґрунтування для нових об'єктів, що мають у складі морську акваторію, взято участь у обговоренні результатів та написанні тексту).

7. **Садогурська С.С.** (2018). Морські біотопи. В кн. Куземко А.А., Дідух Я.П., Онищенко В.А., Шеффер Я. (Ред.). *Національний каталог біотопів України*. Київ: ФОП Клименко, 13-36. (Особистий внесок: здобувачем підготовлено описи морських оселищ, взято участь у обговоренні результатів та написанні тексту).

8. Куземко А.А., **Садогурська С.С.**, Василюк О.В. (2017) *Тлумачний посібник оселищ Резолюції №4 Бернської конвенції, що знаходяться під загрозою і потребують спеціальних заходів охорони. Перша версія адаптованого неофіційного перекладу з англійської (третього проекту офіційної версії 2015 року)*. Київ: 124 с. (Особистий внесок: здобувачем опрацьовані описи морських оселищ, взято участь у обговоренні результатів та написанні тексту).

Матеріали конференцій та наукових семінарів:

9. **Sadogurska S.S.**, Neiva J., Falace A., Serrao E.A., Israel A. (2021, March). *Morphological variability and molecular taxonomy of the Cystoseira s.l. taxa in the Black Sea*. Abstract book of the 12th International Phycological Congress – IPC2021, Chile, p. 172.

10. **Садогурська С.С.** (2020). *Смарагдова мережа як інструмент охорони угруповань *Cystoseira s.l.* в Україні*. Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні: Прикладні аспекти моніторингу та охорони біорізноманіття. Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 16. Т. 3). Київ; Чернівці: Друк Арт, 427–424.

11. Василюк О., Марущак О., **Садогурська С.**, Куземко А., Борисенко К., Кіш Р., Куцоконь Ю., Мойсієнко І., Спінова Ю., Шаповал В., Старовойтова Т., Вітер С., Коломицев Г. *Shadow list of Emerald Network of Ukraine #3: огляд внеску українських науковців у розробку мережі Емеральд станом на 2020 рік*. 2020. Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні: Прикладні аспекти моніторингу та охорони біорізноманіття. Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 16. Т. 3). Київ; Чернівці: Друк Арт, 315–327

12. **Садогурська С.С.** (2018, вересень). *Макрофітобентос Джарилгацької затоки (Чорне море)*. Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології», Кирилівка, Київ: 24–25.

13. **Садогурська С.С.** (2018, червень). *Червонокнижні види в угрупованнях *Cystoseira barbata* (Stackh.) C.Agardh Джарилгацького національного природного парку*. Матеріали V Міжнародної конференції «Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин». Херсон: ФОП Вишемирський В., 124–125.

14. **Sadogurska S.** (2017, May). *The diversity of macrophytes of the Tarkhankut peninsula (western Crimea, the Black Sea)*. Book of abstracts of the «First European Symposium: Research, conservation and management of biodiversity in the European seashores, RCMBES-2017». Bulgaria, Primorsko: Avangard Prima, p. 21

15. **Садогурська С.С.** (2017, березень). *Макрофітобентос акваторії острова Джарилгач та проблема збереження цистозірових ценозів його прибережжя*. Заповідна справа у Степовій зоні України (до 90-річчя від створення Надморських заповідників). Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 2. Т. 2). Урзуф, Київ, 207–213.

16. Садогурська С.С. (2017, лютий). *Перспективи охорони цистозірових угруповань в рамках створення природоохоронних морських об'єктів Натура 2000 та Смарагдової мережі України. Мережа NATURA 2000 як інноваційна система охорони рідкісних видів та оселищ в Україні. Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 1.). Київ, 204–207.*

17. Садогурська С.С. (2017, квітень). *До питання різноманіття роду Cystoseira C.Agardh у північній частині Чорного моря. Матеріали XIV з'їзду Українського ботанічного товариства. Електронний додаток до Українського ботанічного журналу. Київ: Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, с. 110*

18. Садогурська С.С. (2016, квітень). *Морфологія гаметофітів чорноморських бурих водоростей Cystoseira barbata та C. crinita. Матеріали XII міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології». Львів: Львівський національний університет ім. І. Франка, 106–107.*

19. Садогурська С.С. (2016, липень) *Ультраструктурні відмінності поверхні гаметофітів та кори чорноморських бурих водоростей Cystoseira crinita та Cystoseira barbata. У зб.: Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології». Херсон, с. 28*

20. Садогурська С.С. (2015, грудень). *Морфологічна мінливість рецентакулів та повітряних пухирів чорноморських Cystoseira barbata та Cystoseira crinita. Матеріали X міжнародної наукової конференції молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери». Харків: Харківський національний університет ім. В.Н.Каразіна, 161–162.*

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ	17
ВСТУП	19
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ	26
1.1 Сучасні погляди на положення роду <i>Cystoseira</i> s.l. у філогенетичних системах бурих водоростей	26
1.2 Історія досліджень роду <i>Cystoseira</i> s.l. в Середземноморському басейні	29
1.3 Рід <i>Cystoseira</i> s.l. в Чорному морі	36
1.3.1 Таксони роду <i>Cystoseira</i> s.l. в Чорному морі	36
1.3.2 Еколого-флористичні та созологічні дослідження угруповань роду <i>Cystoseira</i> s.l. в Чорному морі	39
1.4 Рід <i>Cystoseira</i> s.l. в Левантійському басейні Середземного моря	44
РОЗДІЛ 2. ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ.	50
РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	59
3.1. Відбір матеріалу для таксономічних досліджень	59
3.2. Відбір матеріалу для флористичних досліджень	61
3.3. Вивчення гербарних колекцій	63
3.4. Порівняльно-морфологічний аналіз зразків	63
3.5. Молекулярно-філогенетичний аналіз зразків	64
3.5.1 Підготовка матеріалу для молекулярно-філогенетичного аналізу	64
3.5.2 Виділення ДНК, ПЛР ампліфікація та секвенування	65
3.5.3 Філогенетичний аналіз	67
РОЗДІЛ 4. ПОРІВНЯЛЬНО-МОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ ТАКСОНІВ РОДУ <i>CYSTOSEIRA</i> S.L. В ЧОРНОМУ МОРІ ТА ЛЕВАНТІЙСЬКОМУ БАСЕЙНІ	70
4.1 Макро- та мікроморфологічні особливості таксонів роду <i>Cystoseira</i> s.l. в Чорному морі	71
4.1.1 Вегетативні органи	71

	15
4.1.2 Генеративні органи	76
4.1.3 Анатомічна характеристика	80
4.1.4 Порівняльно-морфологічний аналіз	81
4.2 Макро- та мікроморфологічні особливості таксонів роду <i>Cystoseira</i> s.l. Левантійського басейну	87
4.2.1 Вегетативні органи	87
4.2.2 Генеративні органи	93
4.2.3 Анатомічна характеристика	95
4.2.4 Порівняльно-морфологічний аналіз	96
РОЗДІЛ 5. МОЛЕКУЛЯРНО-ФІЛОГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ТАКСОНІВ РОДУ <i>CYSTOSEIRA</i> S.L. В ЧОРНОМУ МОРІ ТА ЛЕВАНТІЙСЬКОМУ БАСЕЙНІ	102
5.1 Особливості виділення ДНК та молекулярно-філогенетичного аналізу цистозір	102
5.2 Молекулярно-філогенетичний аналіз таксонів роду <i>Cystoseira</i> s.l. на основі порівняння послідовностей мітохондріальної ДНК	111
5.2.1 Молекулярно-філогенетичний аналіз на основі порівняння послідовностей гену 23S рДНК	111
5.2.2 Молекулярно-філогенетичний аналіз на основі порівняння послідовностей гену COI	119
5.2.3 Молекулярно-філогенетичний аналіз на основі порівняння послідовностей ділянки мітохондріального міжгенного спейсеру mt-spacer	130
5.2.4 Молекулярно-філогенетичний аналіз на основі порівняння комбінованих послідовностей мітохондріальної ДНК	139
РОЗДІЛ 6. КРИТИКО-ТАКСОНОМІЧНИЙ АНАЛІЗ РОДУ <i>CYSTOSEIRA</i> S.L. В ЧОРНОМУ МОРІ ТА ЛЕВАНТІЙСЬКОМУ БАСЕЙНІ	146
6.1 Критико-таксономічний аналіз роду <i>Cystoseira</i> s.l. в Чорному морі	146

6.2 Критико-таксономічний аналіз роду <i>Cystoseira</i> s.l. в Левантійському басейні	154
РОЗДІЛ 7. БІОГЕОГРАФІЯ РОДУ <i>CYSTOSEIRA</i> S.L. ТА ПИТАННЯ ЕНДЕМІЗМУ ОКРЕМИХ ТАКСОНІВ	165
РОЗДІЛ 8. УГРУПОВАННЯ <i>CYSTOSEIRA</i> S.L. В АКВАТОРІЇ ДЖАРИЛГАЦЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ	182
РОЗДІЛ 9. МЕТОДОЛОГІЧНІ ЗАСАДИ ОХОРОНИ ТАКСОНІВ РОДУ <i>CYSTOSEIRA</i> S.L. ТА ПИТАННЯ ЇХ ЗБЕРЕЖЕННЯ У ПІВНІЧНІЙ ЧАСТИНІ ЧОРНОГО МОРЯ	191
9.1 Підходи до охорони угруповань <i>Cystoseira</i> s.l. в Чорному та Середземному морях	191
9.2 Смарагдова мережа в Україні як інструмент охорони угруповань <i>Cystoseira</i> s.l. та інших морських оселищ	193
9.3. Пропозиції включення до складу Смарагдової мережі нових акваторій Чорного та Азовського морів	198
ВИСНОВКИ	204
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	207
ДОДАТОК А. Список публікацій за темою дисертації та відомості про апробацію результатів дисертації	247
ДОДАТОК Б. Протокол виділення ДНК	251
ДОДАТОК В. Зразки <i>Cystoseira</i> s.l. та близькоспоріднених родів, проаналізовані в даній роботі	253
ДОДАТОК Г. Еволюційні дистанції між нуклеотидними послідовностями таксонів <i>Cystoseira</i> s.l.	266
ДОДАТОК Д. Видовий склад водоростей-макрофітів угруповання <i>Gongolaria barbata</i> з морської акваторії Джарилгацького НПП	272
ДОДАТОК Е. Вибрані гербарні зразки видів роду <i>Cystoseira</i> s.l. з узбережжя Ізраїлю, що зберігаються в фондах Ізраїльського національного гербарію Єврейського університету у Єрусалимі (HUJ)	274

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

- 18S рДНК – ядерний ген, що кодує 18S рибосомальну РНК малої субодиниці рибосоми;
- 23S рДНК – мітохондріальний ген, що кодує 23S рибосомальну РНК великої субодиниці рибосоми;
- +G – гамма-розподілення для оцінки варіації частот між сайтами генетичних послідовностей;
- +I – параметр, що враховує долю інваріантних сайтів в генетичній послідовності;
- A – нуклеотид аденін;
- ДНК – дезоксирибонуклеїнова кислота
- екз. – екземпляр;
- мтДНК – мітохондріальна дезоксирибонуклеїнова кислота;
- НПП – національний природний парк;
- о. – острів;
- Об. – об’єктив мікроскопа;
- Ок. – окуляр мікроскопа;
- ПАК – прибережний аквальний комплекс;
- ПЗФ – природно-заповідний фонд;
- ПЗЧМ – північно-західна частина Чорного моря;
- ПЛР – полімеразна ланцюгова реакція;
- ПП – проєктивне покриття;
- р.т. – років тому ;
- рДНК – ділянка ДНК, що кодує рибосомну РНК;
- рРНК – рибосомна рибонуклеїнова кислота;
- T – нуклеотид тимін;
- a – антеридії;
- AIC – Akaike information criterion, інформаційний критерій Акаїке;
- BI – (Bayesian inference) байєсівський підхід;

- BOLD – The Barcode of Life Data System, відкрита база даних для публікації нуклеотидних послідовностей, отриманих в результаті баркодингу;
- BS – бутстреп-підтримка;
- c – кора;
- C – нуклеотид цитозин;
- COI – мітохондріальний ген, що кодує субодиницю I цитохром с-оксидази;
- EUNIS класифікація – класифікація оселищ як частина Європейської системи інформації про природу (European nature information system – EUNIS);
- G – нуклеотид гуанін;
- GenBank – Генбанк, відкрита база даних для публікації нуклеотидних послідовностей;
- GTR – генералізована оборотна-часова модель;
- HKY – модель Хасегава-Кішино-Яно (Hasegawa-Kishino-Yano);
- ITS1 та ITS2 – некодуючі міжгенні ділянки ядерної ДНК, внутрішнього транскрибуючого спейсера;
- m – медула;
- ML – (Maximum likelihood) метод максимальної правдоподібності;
- mt – меристодерма;
- mt-spacer – мітохондріальний міжгенний спейсер, який розташований між генами 23S рДНК та tRNA-Val (ділянка 23S-tRNA^{Lys}-tRNA^{Val}).
- NCBI – Національний центр біотехнологічної інформації;
- o – оогонії;
- p – парафізи;
- psbA – хлоропластний ген, що кодує білок D1 фотосистеми II;
- PP – апостеріорна (байєсівська) ймовірність;
- rbcL* – хлоропластний ген, що кодує велику субодиницю ферменту рибулозобіфосфаткарбоксилази – RuBisCo;
- s.l. – sensu lato, таксон у «широкому розумінні»;
- s.s. – sensu stricto, таксон у «вузькому розумінні».

ВСТУП

Актуальність теми. Бурі водорості з роду *Cystoseira* s.l. є ключовими ценозоутворюючими видами у 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 у всьому Середземноморському регіоні, тому практично всі види цистозір перебувають під охороною (Convention, 1975; Dumont, 1999).

Вже декілька десятиліть увага вчених сфокусована на угрупованнях та оселищах, які цистозіри утворюють в Атлантично-Середземноморському регіоні. При цьому останні дослідження засвідчили поліфілетичність атлантично-середземноморських цистозір (Draisma et al., 2010; Bruno de Sousa et al., 2019). А пізніше, за результатами молекулярно-філогенетичного аналізу, а також на основі морфологічних та анатомічних ознак, рід був розділений на три окремі роди: *Cystoseira* sensu stricto, *Gongolaria* Boehmerta *Ericaria* Stackhouse, що призвело до низки нових номенклатурних комбінацій багатьох видів (Orellana et al., 2019; Molinari, Guiry, 2020). Взагалі, останнє десятиріччя ознаменувалось істотним прогресом у використанні молекулярно-філогенетичних методів до вивчення цистозір, що дозволило відповісти на багато запитань щодо філогенії, таксономії та біогеографії цих водоростей. З іншого боку, у цих дослідженнях є суттєві прогалини. Зокрема, всі означені наукові проекти були приуроченими виключно до Атлантичного та Середземноморського узбережжя Європи в межах Британії, Франції, Португалії, Іспанії, Італії, Хорватії (Rousseau et al., 1997; Susini, 2006; Susini et al., 2007; Draisma et al., 2010; Rožić et al., 2012; Chiarore, 2017; Bruno de Sousa et al., 2019; Orellana et al., 2019; Jódar-Pérez et al., 2020). Аналіз матеріалу, що використано в цих публікаціях, свідчить, що до «білих плям» на карті молекулярно-філогенетичних досліджень

роду *Cystoseira* s.l. у Середземноморсько-Атлантичному регіоні належать північне узбережжя Африки, Левантійський басейн, а також Чорне та Азовське моря, для яких відсутні будь-які відомості щодо досліджень послідовностей ДНК.

При цьому, саме в східній частині басейну Середземного моря зустрічаються два ендемічні види роду *Cystoseira* s.l. (серед лише кількох відомих): *Cystoseira rayssiae* Ramon, з прибережних районів Ізраїлю (Ramon, 2000), та *Cystoseira bosphorica* Sauvageau, з Чорного моря (Зинова, 1967; Verov et al., 2015). Відносна географічна ізоляція та унікальні кліматичні умови роблять ці райони ще цікавішими для вивчення процесів видоутворення та ендемізму у цистозір, що може суттєво доповнити загальну картину філогенії і сучасного розповсюдження представників роду *Cystoseira* s.l.. Крім того, ці відомості дозволять вдосконалити заходи щодо збереження та відновлення угруповань і оселищ, що утворюють цистозіри.

Мета і завдання дослідження. *Мета роботи* – за результатами комплексного дослідження із застосуванням методів морфологічного та молекулярно-філогенетичного порівняльного аналізу, встановити таксономічний статус та філогенетичні зв'язки представників роду *Cystoseira* s.l. у Чорному морі та Левантійському басейні Середземного моря для уточнення відомостей про їхнє таксономічне різноманіття і розповсюдження в межах Середземноморського басейну, а також вдосконалення заходів охорони утворюваних ними угруповань і оселищ.

Для досягнення поставленої мети необхідно було вирішити такі *завдання*:

1. Виявити морфологічні особливості таксонів роду *Cystoseira* s.l. з Чорного моря та з Левантійського басейну Середземного моря, порівняти їх з ознаками таксонів цього роду з інших районів Середземного моря.

2. Провести молекулярно-філогенетичний аналіз зразків представників роду *Cystoseira* s.l. на основі послідовностей трьох мітохондріальних генетичних маркерів і визначити приналежність чорноморських та левантійських таксонів до одного з нині виділених родів – *Cystoseira* s.s., *Gongolaria* та *Ericaria*.

3. За результатами морфологічного та молекулярно-філогенетичного порівняльного аналізу, провести критико-таксономічну і номенклатурну ревізію роду *Cystoseira* s.l. у Чорному морі та в Левантійському басейні Середземного моря.

4. Переглянути існуючі уявлення про біогеографію роду *Cystoseira* s.l. в обстежених районах та Середземноморському басейні загалом.

5. Проаналізувати поширення представників *Cystoseira* s.l. у північно-західному районі Чорного моря, доповнити їх новими відомостями про локалітети, видовий склад і структуру угруповань, дати еколого-флористичну і соціологічну характеристику.

6. На основі комплексу нових даних про таксономічне різноманіття і розповсюдження, обґрунтувати доцільність включення конкретних прибережних акваторій Чорного та Азовського морів як нових об'єктів до складу Смарагдової мережі з метою забезпечення їхнього збереження і відновлення на регіональному і міжнародному рівнях.

Об'єкт дослідження – таксони роду *Cystoseira* s.l. басейну Середземного моря.

Предмет дослідження – морфолого-анатомічні, молекулярно-філогенетичні характеристики, філогенетичні, фітогеографічні та номенклатурно-таксономічні особливості представників роду *Cystoseira* s.l. у Чорному морі та в Левантійському басейні Середземного моря.

Методи дослідження Матеріал для цього дослідження склали зразки 12 таксонів роду *Cystoseira* s.l., зокрема 122 зразки з Чорного моря (відібрані в 17 пунктах упродовж 2012-2020 рр.), 72 зразки із Левантійського басейну (відібрані у 9 пунктах в 2019 р.), 7 зразків із інших ділянок Середземного моря та 250 гербарних аркушів із гербаріїв KW-A, IOLR, HUI. Всього отримано і проаналізовано 106 оригінальних нуклеотидних послідовностей трьох мітохондріальних генетичних маркерів із 53 зразків з території України, Болгарії, Італії, Ізраїлю, Іспанії, Мальти та Греції. Для опрацювання та аналізу матеріалу залучено методи: світлової мікроскопії; порівняльно-морфологічний; морфолого-

анатомічний; молекулярно-філогенетичні (виділення ДНК, ПЛР, секвенування); біоінформатичні (редагування, вирівнювання та аналіз отриманих послідовностей); молекулярно-філогенетичного аналізу, а також загальноприйняті гідроботанічні методи дослідження макроводоростей та підходи еколого-флористичного аналізу.

Наукова новизна отриманих результатів. Вперше виконано молекулярно-філогенетичні дослідження представників роду *Cystoseira* s.l. із Чорного моря, за результатами яких показана приналежність чорноморських таксонів до родів *Ericaria* і *Gongolaria* та запропоновані дві нові номенклатурні комбінації. Вперше проведено номенклатурно-таксономічну ревізію цистозір із Левантійського басейну Середземного моря, за результатами якої показано їхню приналежність до родів *Cystoseira* s.s. та *Gongolaria*. Для Ізраїлю вказано три нових таксони (два види ймовірно зникли з акваторії Ізраїлю), для одного з трьох нових таксонів запропонована нова комбінація. Для ендемічного левантійського виду *Gongolaria rayssiae* вперше описано морфологічну мінливість та уточнено дані щодо екологічної приуроченості, що дозволило вдосконалити таксономічний діагноз. З урахуванням нових таксономічних перебудов та філогенетичних даних, переглянуті уявлення про біогеографію роду *Cystoseira* s.l. в Середземноморському басейні, зокрема показано що розділення на окремі роди, ймовірно, відбулося ще в Атлантиці до Мессінської кризи солоності, а заселення Середземного моря представниками трьох родів відбувалося незалежно один від одного. За результатами гідроботанічного дослідження морської акваторії Джарилгацького НПП, вперше для України описано угруповання *Gongolaria barbata* – *Codium vermilara* + *Laurencia coronopus*. До включення у Смарагдову мережу запропоновані 16 нових об'єктів, які можуть забезпечити охорону угруповань і оселищ, утворених цистозірами.

Практичне значення отриманих результатів. Отримані у ході дослідження результати доповнюють відомості щодо різноманіття та поширення таксонів роду *Cystoseira* s.l. у Чорному морі та Левантійському басейні Середземного моря. Відомості щодо різноманіття роду *Cystoseira* s.l. у Чорному

морі будуть використані при підготовці продромусу альгобріоліхенобіоти України. Результати порівняльно-морфологічного та анатомічного аналізу можуть бути використані для уточнення ключів для визначення таксонів роду *Cystoseira* s.l. у флорі України та Ізраїлю. Отримані генетичні послідовності зразків макроводоростей депоновані у базі даних GenBank (MT978052–MT978063). Гербарні аркуші передано до колекції гербарію макроводоростей Альготеки Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного та гербарію морських макрофітів Національного інституту океанографічних та лімнологічних досліджень в Ізраїлі (IOLR). Результати дослідження угруповань *Cystoseira* s.l. в Джарилгацькому НПП передані в наукову частину цієї установи для включення до «Літопису природи» і використані в клопотанні про необхідність розширення заповідної акваторії НПП. За результатами досліджень підготовлено описи 16 нових об'єктів для включення у Смарагдову мережу України.

Особистий внесок здобувача. Робота є самостійним науковим дослідженням здобувача. Особистий внесок полягав у зборі зразків із акваторії Чорного моря та Левантійського басейна Середземного моря під час самостійних занурень, їх ідентифікації, проведенні морфологічного, молекулярно-філогенетичного і номенклатурно-таксономічного аналізу, інтерпретації отриманих даних та формулюванні висновків. Написання опублікованих наукових статей та тез доповідей здійснено автором самостійно або у співпраці зі співавторами робіт. У працях, опублікованих у співавторстві, дисертант є повноправним учасником авторського колективу, права співавторів не порушені.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертації представлені та обговорені на засіданнях відділу фікології, ліхенології та бріології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, відділу морської біології та біотехнології Національного інституту океанографічних та лімнологічних досліджень (м. Хайфа, Ізраїль), а також під час всеукраїнських та міжнародних наукових та науково-практичних конференцій та семінарів, у т.ч.: Міжнародні конференції молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 2015), «Молодь і поступ біології» (Львів, 2016) «Актуальні проблеми ботаніки

та екології» (Херсон, 2016; Кирилівка, 2018), XIV з'їзд Українського ботанічного товариства (Київ, 2017), Всеукраїнська науково-практична конференція «Заповідна справа у степовій зоні України (до 90-річчя від створення Надморських заповідників)» (Урзуф, 2017), Науково-практичний семінар «Мережа NATURA 2000 як інноваційна система охорони рідкісних видів та оселищ в Україні» (Київ, 2017), Перший європейський симпозиум «*Research, conservation and management of biodiversity in the European seashores, RCMBES-2017*» (Болгарія, 2017), V Міжнародна конференція «Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин» (Херсон, 2018), Всеукраїнська науково-практична конференція «Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні» (Київ, 2020) та Міжнародний конгрес «*International Phycological congress, IPC-2021*» (Чилі, 2021).

Публікації. За матеріалами дисертаційного дослідження опубліковано 20 праць, серед яких 4 статті у виданнях, що індексовані у наукометричних базах Web of Science та Scopus, розділи у 4 колективних монографіях, а також 12 тез доповідей та матеріалів конференцій (Додаток А).

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дослідження проведено у рамках фундаментальних наукових тем «Критико-таксономічне та морфолого-флористичне вивчення водоростей флори України» (номер ДР 0113U000044) і «Продромус альгофлори, бріофлори та ліхенобіоти України» (номер ДР 0118U003009).

Структура і обсяг роботи. Дисертація складається із переліку умовних позначень, вступу, 9 розділів, висновків, списку використаних джерел і 6 додатків. Обсяг основного тексту дисертації складає 246 сторінок друкованого тексту (включно з додатками – 282 сторінки). Робота ілюстрована 4 таблицями та 60 рисунками.

Подяки. Авторка висловлює глибоку подяку науковому керівнику д.б.н. Виноградовій О.М. за всебічну підтримку протягом навчання у аспірантурі, а також др. Анналісі Фалаче (Університет Трієсту, Італія), др. Жоао Нейва та др. Естер А. Серрао (CCMAR, Португалія), які своїми матеріалами, знаннями та порадами долучилися до підготовки публікації із ревізією роду *Cystoseira* s.l. у Чорному морі. Молекулярно-філогенетичний аналіз та таксономічні дослідження цистозір Левантійського басейну проведені під час стажування в Національному інституті океанографічних та лімнологічних досліджень Ізраїля (Israel Oceanographic & Limnological Research – IOLR) під керівництвом др. Альваро Ізраеля, якому авторка щиро вдячна за поради та підтримку досліджень. Ми також висловлюємо подяку іншим колегам із IOLR (Buki Rinkevich, Guy Paz, Jacob Douek, Yana Yudkovsky, Gil Rilov, Nimrod Krupnik, Martina Mulas, Simona Noè, Ayala Porat, Maura Schonwald, Doron Ashkenazi, Andrei Aharonov) за їхню безцінну допомогу у відборі матеріалу та проведенні лабораторних досліджень, співробітникам Ізраїльського національного гербарію Єврейського університету у Єрусалимі за допомогу при роботі у фондах гербарію, а також Катерині Калашник та Юлії Красиленко за допомогу у зборі деяких зразків із Чорного моря.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1.1 Сучасні погляди на положення роду *Cystoseira* s.l. у філогенетичних системах бурих водоростей

Бурі водорості роду *Cystoseira* s.l. вперше описані у 1820 р. К.А. Агардом (Agardh, 1821) (сучасні уявлення про обсяг роду будуть обговорені нижче). Зараз цистозіри відносять до родини *Sargassaceae* Kützing порядку *Fucales* Bory de Saint-Vincent підкласу *Fucophycidae* Cavalier-Smith класу *Phaeophyceae* Kjellman відділу *Ochrophyta* Cavalier-Smith (Silberfeld et al., 2014; Guiry, Guiry, 2021).

Класифікація та філогенія бурих водоростей є предметом численних наукових досліджень і за останні роки зазнала істотних змін. Досить довгий період бурі водорості розглядалися як окремий відділ (*Phaeophyta*) (Tsarenko et al., 2006), однак питання їхнього філогенезу залишалося відкритим. Наприкінці ХХ століття, завдяки молекулярно-філогенетичним методам аналізу ДНК, було встановлено, що бурі водорості найбільшою мірою споріднені з групою жовто-зелених водоростей (клас *Xanthophyceae*) (Ariztia, 1991). Таким чином, зараз бурі водорості у ранзі класу *Phaeophyceae*, разом з золотистими (*Chrysophyceae*), жовто-зеленими (*Xanthophyceae*), діатомовими (*Bacillariophyceae*) та іншими відносять до відділу *Ochrophyta* (Adl et al., 2005; Guiry, Guiry, 2021; Rousseau et al., 1997; Silberfeld et al., 2014).

Вперше поділ бурих водоростей на порядки в сучасному розумінні був запропонований Олтманнсом у 1922 р. (Oltmanns, 1922). В подальшому всі варіанти традиційної класифікації бурих водоростей і поділ на порядки базувалися на системі, яка була розроблена Кюліном в 1933 р. (Kylin, 1933), на основі чотирьох головних характеристик: тип життєвого циклу (ізоморфний чи гетероморфний), тип статевого процесу (ізогамія, анізогамія або оогамія), спосіб росту (термінальний, інтеркалярний або трихоталічний) та будова талому

(тканинна (паренхіматозна) чи псевдопаренхіматозна) (Fritsch, 1945; Papenfuss, 1951; Scagel, 1966; Nakamura, 1972; Wynne & Loiseaux, 1976).

При цьому, філогенія багатьох груп бурих водоростей залишалася дискусійною. Стало очевидно, що існуюча система бурих водоростей потребує детального перегляду та використання нового підходу (Kawai, 1991).

Нові методи та покращення комп'ютерних потужностей дозволили застосувати кладистичний підхід для класифікації бурих водоростей (Reviere et al., 2007). Використання молекулярно-філогенетичних методів показало можливість дослідження еволюційних відносин бурих водоростей на основі аналізу послідовностей ДНК (Lim et al., 1986; Saunders, Druehl, 1992). Перші дослідження послідовностей 18S рДНК (ядерний ген, що кодує РНК малої субодиниці рибосоми 18S) одразу продемонстрували поліфілетичність та парафілетичність багатьох порядків і дали можливість по-новому подивитися на класифікацію бурих водоростей (Tan, Druehl, 1993; Druehl et al., 1997). Молекулярні дослідження показали, що ультраструктурні ознаки, такі як наявність або відсутність піреноїда та стигми на певних стадіях розвитку, а також ультраструктура пластид є важливими характеристиками для розмежування порядків (Reviere, Rousseau, 1999).

Перша спроба побудови загальної філогенії бурих водоростей з використанням ділянок ДНК, що кодують рРНК малої та великої субодиниць, була запропонована Руссо із співавторами (Rousseau et al., 2001). Майже одразу були опубліковані результати дослідження Дреїзми із колегами, де автори незалежно отримали практично ті самі результати, використовуючи для аналізу 18S та 26S рДНК та додатково послідовності хлоропластного гену *rbcL* (що кодує велику субодиницю ферменту рибулозобіфосфаткарбоксилази – RuBisCo) (Draisma et al., 2001). Для більшості прийнятих на той час порядків була підтверджена монофілетична природа, однак *Laminariales*, *Tilopteridales* та *Sphacelariales* виявилися полі- і парафілетичними групами. Дослідження також показали, що *Dictyotales* є найбільш древньої групою і разом зі *Sphacelariales* та *Syringodermatales* від основного дерева вони відділилися на ранніх етапах еволюції бурих водоростей. Всі

інші порядки формують кластер із політомією та невизначеними взаємозв'язками таксонів (poorly resolved polytomy), яка отримала назву «корова радіація бурих водоростей» (brown algal crown radiation – BACR). BACR охоплює 10 із 17 визнаних на той момент порядків бурих водоростей (Reviere, Rousseau, 1999; Draisma et al., 2001; Rousseau et al., 2001).

Найновіша і найбільш повна класифікація бурих водоростей представлена у статтях Сільберфельда з колегами (Silberfeld et al., 2010; 2014). Мульти-маркерна філогенія була побудована з використанням 10 різних ділянок мітохондріального, пластидного та ядерного геномів (>10,000 nt) із 72 таксонів, що дозволило отримати філогенетичні дерева із високою роздільною здатністю в межах BACR. Використання байєсівського аналізу із застосуванням методу молекулярного годинника показало, що BACR представляє собою скоріше поступову диверсифікацію порядків бурих водоростей протягом періоду нижньої крейди, ніж раптову радіацію (Silberfeld et al., 2010).

Таким чином, відповідно до сучасних уявлень, бурі водорості поділяють на 18 (за даними AlgaeBase – 20) порядків (Silberfeld et al., 2014; Guiry, Guiry, 2021). Порядок *Fucales* є одним з найбільших у класі *Phaeophyceae*. Він включає водорості, розповсюджені по всьому світу, які мають велику морфологічну різноманітність (Rousseau et al., 1999; Cho et al., 2006). У цьому контексті, нині представники порядку *Fucales* характеризуються як паренхіматозні водорості, у яких наростання таломів відбувається шляхом поділу однієї або декількох апікальних клітин, репродуктивні органи завжди представлені концептакулами, життєвий цикл диплофазний, мейоз відбувається під час гаметогенезу, а статевий процес – оогамія (Nizamuddin, 1962; Rousseau, Reviere, 1999).

Численні дослідження філогенії бурих водоростей на рівні порядків і родин підтверджують монофілетичність *Fucales* (Tan, Druehl, 1993; Druehl et al., 1997; Rousseau et al., 2001; Draisma et al., 2001; Silberfeld et al., 2014). Однак еволюційні відносини таксонів в середині порядку і його окремих родів наразі знаходяться в процесі постійного перегляду. Зокрема, раніше цистозіри відносили до окремої родини *Cystoseiraceae* De Toni (1891) (Gómez Garreta et al.,

2001; Tsarenko, 2006). Відповідно до традиційної класифікації, основаної на морфологічних характеристиках, від родини *Sargassaceae* Kützing (1843) представників родини *Cystoseiraceae* De Toni (1891) відрізняє положення рецептакулів і повітряних пухирів (аксиллярні у *Sargassaceae* та аксиальні у *Cystoseiraceae*) та процес формування яйцеклітин в оогоніях (Gómez Garreta et al., 2001).

Однак молекулярно-філогенетичні дослідження представників багатьох родів *Fucales* з різних географічних районів показали монофілію групи *Cystoseiraceae/Sargassaceae*: дослідження на основі аналізу ядерних генів, що кодують рРНК малої субодиниці рибосоми матеріалу з Австралії (Saunders, Kraft, 1995) та Японії (Horiguchi, Yoshida, 1998), а також ядерних генів, що кодують рРНК великої субодиниці рибосоми європейських видів (Rousseau et al., 1997). Було продемонстровано, що представники *Cystoseiraceae* потрапляють в різні гілки в середині родини *Sargassaceae*, а отже *Cystoseiraceae* є парафілетичною групою і не може розглядатися як окремий таксон. На основі комплексних досліджень ядерних генів, що кодують рРНК великої і малої субодиниць рибосоми, та хлоропластного гену *psaA* (кодує білок фотосистеми I) представників порядку *Fucales*, було запропоновано злиття цих родин у єдину родину *Sargassaceae* Kützing 1843 *emend.* De Toni (1895) (Rousseau, Reviere, 1999; Cho et al., 2006).

1.2 Історія досліджень роду *Cystoseira* s.l. в Середземноморському басейні

Викопні рештки *Sargassaceae* є одними з найдавніших, що відомі для бурих водоростей. Це, в першу чергу, знахідки цистозіроподібних водоростей з міоцену (6-17 мільйоні років тому): *Cystoseira occidentalis* Gardner з Каліфорнії (Gardner, 1924) та *Cystoseira partschii* Sternb. з міоценових відкладів Східного Кавказу (Росія), Західних Балкан (Болгарія) та Карпат (Румунія та Україна) (Дмитриева и др., 1959; Givulescu, 1975; Molhanov, 2014; Мамчур, 2014).

Відомі також давніші знахідки цистозіроподібних водоростей з еоценових відкладів Швейцарії (34-56 мільйонів р. т.), однак ці знахідки є фрагментарними та сумнівними, наприклад, *Cystoseira helvetica* Heer (Heer, 1877).

Щодо середземноморських видів цистозір, то вважається, що вони походять від таксонів, які проникли в Середземне море з Атлантичного океану після Мессінської кризи солоності і еволюціонували протягом останніх шести мільйонів років (Hsü, 1982; Draisma et al., 2010).

Попри велику кількість досліджень, що присвячені поширенню видів, угрупованням цистозір, питанням їхнього відновлення та практичного використання, таксономічна класифікація в межах роду *Cystoseira* s.l. досі є складною та суперечливою (Gómez-Garreta et al., 2001; Cormaci et al., 2012; Bruno de Sousa et al., 2019). Традиційно вона базувалася на морфологічних ознаках – будові талому, кількості основних стовбурів, формі рецептакулів та повітряних пухирів, наявності придатків («листіків», шипиків, тощо) та особливостях статевого розмноження (Зинова, 1967; 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, 2021). 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).

Однак, через широкий діапазон екологічної та морфологічної пластичності, використання виключно морфологічних критеріїв для розмежування видів цистозір є проблемним (Калугина-Гутник, 1975; Тоичкин, 2008; Falace, Bresan, 2006). Більш того – деякі дослідники припускають можливість утворення гібридів між близькоспорідними видами цистозір (Amico et al., 1988; Bouafif et al., 2014; Bruno de Sousa et al., 2019). Саме тому закономірно постає питання про пошук нових критеріїв для коректного визначення видової приналежності цих водоростей.

Перші спроби пошуку додаткових критеріїв для класифікації цистозір базувалися на морфологічних ознаках. В результаті цього було запропоновано

декілька варіантів поділу роду на морфологічні групи на основі анатомічних характеристик та особливостей ембріогенезу (Colombo et al., 1982; Amico et al., 1985; Bruno de Sousa et al., 2019). Пізніше були зроблені спроби хемотаксономічної класифікації, засновані на наявності або відсутності певних хімічних речовин (наприклад, меротерпеноїдів) (Piattelli, 1990; Valls et al., 1993; Amico, 1995).

Всі ці підходи підкреслювали гетерогенність роду *Cystoseira*, однак вони не давали чітких критеріїв, які б допомогли класифікувати цистозіри та відобразити філогенію роду. Перші ж молекулярно-філогенетичні дослідження показали ймовірну поліфілетичність роду *Cystoseira* (Rousseau et al., 1997). Пізніше це було підтверджено у дисертаційній роботі Марії-Люсії Сусіні, яка дослідила декілька видів із Середземного моря та на основі аналізу хлоропластного гену *rbcL* виділила 4 окремих клади (Susini, 2006; Susini et al., 2007). Ці дослідження створили підґрунтя для комплексного аналізу Стефано Дреїзма із співавторами, які дослідили хлоропластні та мітохондріальні гени (*psbA*, 23S рДНК та *mt-spacer*) 63-х видів, що належать до 19 із 24 нині відомих родів родини *Sargassaceae*. Виявилось, що рід *Cystoseira* включає в себе 6 окремих еволюційних гілок (Draisma et al., 2010). Однак, лише три з них на основі морфології, ембріотичного розвитку та генетичних даних у 2010 році були перенесені в окремі роди: *Sirophysalis* Kützing (тропічна зона Індійського океану та західної частини Тихого океану), *Polycladia* Montagne (східна частина Індійського Океану) та *Stephanocystis* Trevisan (північ Тихого океану). Всі інші види цистозір є виключно атлантично-середземноморськими (рис 1.1). Не дивлячись на те, що вони формують три окремі монофілетичні групи, на той момент за ними була залишена оригінальна назва – *Cystoseira*.

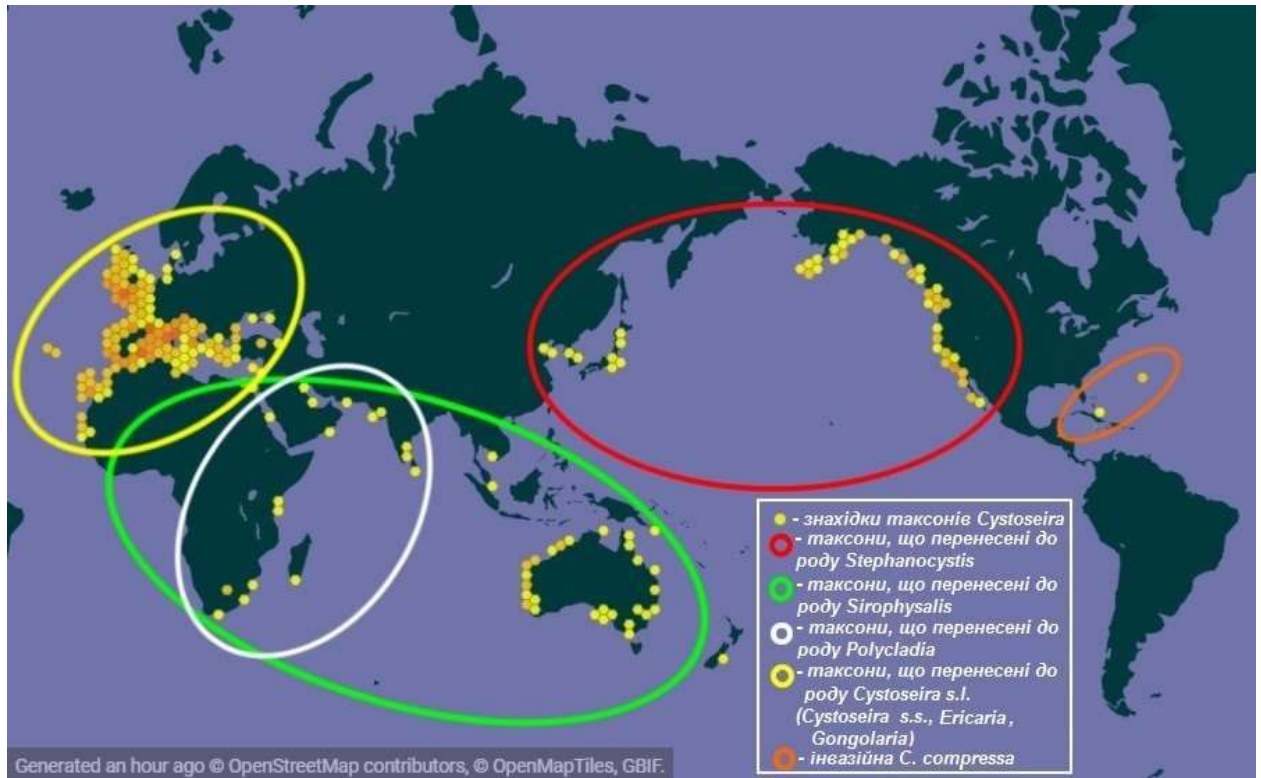


Рис. 1.1. Карта-схема поширення таксонів, що належали до роду *Cystoseira* (за результатами аналізу онлайн-бази біорізноманіття GBIF (<https://www.gbif.org/>) за запитом «*Cystoseira*»).

В 2019 році майже одночасно були опубліковані статті, що представляли результати двох незалежних досліджень комплексу атлантично-середземноморських цистозір. Бруно де Соуза із колегами проаналізували три ділянки мітохондріального геному (COI, 23S рДНК та mt-spacer) 22 видів цистозір і підтвердили поліфілію групи і її поділ на три чітко визначені клади, які повинні розглядатися як окремі роди (Bruno de Sousa et al., 2019). Майже ідентичні філогенетичні дерева отримали Ореллана із співавторами на основі аналізу чотирьох ділянок геному цистозір (мітохондріальних – 23S рДНК, COI, nad1 та пластидної – psbA) із Західної Атлантики та Середземномор'я (Orellana et al., 2019). За результатами молекулярно-філогенетичного аналізу, а також на основі морфологічних та анатомічних ознак, вони запропонували розділити атлантично-середземноморські цистозіри на три роди: *Cystoseira* sensu stricto, *Treptacantha* Kützinger та *Carpodesmia* Greville.

Однак пізніше, Molinari та Guiry (2020) показали, що правильними назвами для двох останніх клад є *Gongolaria* Boehmer та *Ericaria* Stackhouse відповідно. Таким чином, наразі для означення комплексу саме цих трьох родів (*Gongolaria*, *Ericaria* та *Cystoseira* s.s.) прийнято використовувати термін *Cystoseira sensu lato* (Orellana et al., 2019; Molinari, Guiry, 2020) і саме в цьому обсязі ми надалі будемо використовувати його у нашій роботі.

Використання молекулярних маркерів показало свою ефективність не тільки для побудови загальної філогенії цистозір, але і для ідентифікації окремих таксонів цистозір (Draisma et al., 2010; Bruno de Sousa et al., 2019). В цьому контексті найкращі результати демонструє саме мітохондріальна ДНК цистозір. ДНК мітохондрій характеризується порівняно високою швидкістю накопичення мутацій, що призводить до формування відмінностей у послідовностях мітохондріальних генів між популяціями і всередині популяцій за порівняно короткі (в еволюційному плані) часові відрізки (Лукашов, 2009). Зокрема, ділянки мітохондріальних маркерів COI та mt-spacer показали себе, як маркери, що можна використовувати для розрізнення близькоспоріднених видів (Bruno de Sousa et al., 2019). Наприклад, порівняння послідовності mt-spacer цистозір з Адріатичного моря із послідовностями, депонованими у NCBI, показали відокремлення адриатичних зразків в окремий кластер і приналежність до видів *Cystoseira spinosa* Sauvageau і *Cystoseira squarrosa* De Notaris (Rožić et al., 2012).

В той же час, дослідження ядерних генів, які часто використовуються для баркодингу рослин, у цистозір дає погані результати. Зокрема, у дисертаційній роботі Антоніі Чіароре для аналізу цистозір з Італії були використані хлоропластна (*psbA*) та ядерні послідовності (ITS1 та ITS2) (Chiarore, 2017). В результаті аналізу показано, що лише невелика частина ампліфікацій ділянок ITS1 та ITS2 була успішною, а вирівнювання послідовностей виявило велику кількість пропусків (*gaps*) та не було інформативним. Аналіз ділянки ITS також був використаний для побудови філогенії цистозір із Середземноморського узбережжя Туреччини (Tuney-Kizilkaya, Sukatar, 2018). Однак через те,

що отримані результати не узгоджуються із жодним попереднім дослідженням, а послідовності не були депоновані у онлайн-базах, ми не можемо вважати це дослідження надійним.

Окремо варто згадати дослідження мікросателітів у цистозір. Мікросателіти (або короткі тандемні повтори – short tandem repeats, STR) – це короткі ділянки ДНК, які можуть повторюватися від 5 до 50 разів. За рахунок того, що ці ділянки є поліморфними, некодуючими, а кількість повторів може сильно варіювати між індивідами, їх використовують для досліджень в популяційній генетиці цистозір (Engelen et al., 2017). Перші ж дослідження мікросателітів середземноморського ендемічного таксону *Cystoseira amentacea* var. *stricta* Montagne показали гетерогенність популяцій та генетичні відмінності між окремими популяціями, що важливо враховувати при розробці природоохоронних стратегій (Thibaut et al., 2016; Buonomo et al., 2017). Подальше вивчення мікросателітів близькоспоріднених видів *Cystoseira tamariscifolia* (Hudson) Papenfuss, *Cystoseira amentacea* (C.Agardh) Bory та *Cystoseira mediterranea* Sauvageau показало їхню приналежність до одного морфологічно пластичного виду (так званий «комплекс *Cystoseira tamariscifolia* s.l.») та дозволило визначити закономірності поширення окремих популяцій з часів останнього льодовикового максимуму (Vermejo et al., 2018).

Аналіз літературних даних показав, що, з одного боку, за останні 10 років спостерігається істотний прогрес у використанні молекулярно-філогенетичних методів для вивчення цистозір, що дозволило відповісти на багато запитань щодо філогенії, таксономії та філогеографії цих водоростей. З іншого боку – існують істотні прогалини у цих дослідженнях. Зокрема, всі ці наукові проекти приурочені виключно до Атлантичного та Середземноморського узбережжя Європи – Британії, Франції, Португалії, Іспанії, Італії та Хорватії (рис. 1.2) (Rousseau et al., 1997; Susini, 2006; Susini et al., 2007; Draisma et al., 2010; Rožić et al., 2012; Chiarore, 2017; Bruno de Sousa et al., 2019; Orellana et al., 2019). Аналіз матеріалу, використаного для цих статей, показує, що «білими плямами» на карті молекулярно-філогенетичних досліджень роду

Cystoseira s.l. у Середземноморсько-Атлантичному регіоні є північне узбережжя Африки, Левантійський басейн, а також Чорне та Азовське моря, для яких відсутні будь-які відомості щодо досліджень послідовностей ДНК.

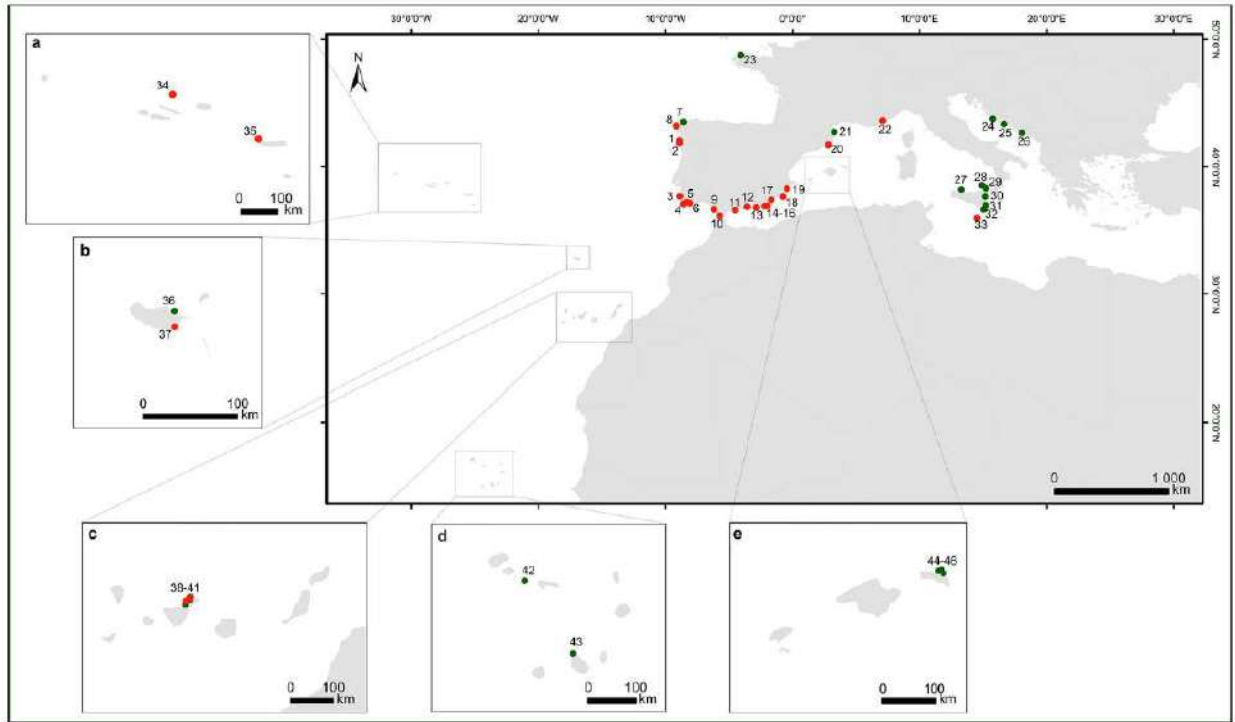


Рис. 1.2. Матеріали, використані для молекулярно-філогенетичних досліджень роду *Cystoseira* s.l. (за Bruno de Sousa et al., 2019). Червоними крапками показані точки відбору проб із роботи Bruno de Sousa et al., 2019, зеленими – дані з GenBank щодо досліджень Draisma et al., 2010; Rožić et al., 2012.

При цьому, саме в східній частині басейну Середземного моря зустрічаються два (з усього декількох відомих) ендемічних видів цистозір: *Cystoseira rayssiae* Ramon з Ізраїлю (Ramon, 2000) та *Cystoseira bosphorica* Sauvageau з Чорного моря (Зинова, 1967; Verov et al., 2015). Географічна ізоляція та унікальні кліматичні умови роблять ці райони ще більш цікавими для вивчення процесів ендемізму та видоутворення у цистозір, що суттєво може доповнити загальну картину філогенії роду *Cystoseira* s.l.

1.3 Рід *Cystoseira* s.l. в Чорному морі

1.3.1 Таксони роду *Cystoseira* s.l. в Чорному морі

Перша згадка представників роду *Cystoseira* s.l. у Чорному морі належить К. Агарду (Agardh, 1824), який для Чорного моря, серед 12 видів макрофітів, вказував *Cystoseira granulata* var. *inermis* C. Agardh та *Cystoseira granulata* var. *macrocystis* C. Agardh. У 1869 році виходить фундаментальна робота Г. Шперка, в якій згадуються *Cystoseira barbata* C. Agardh, *Cystoseira flaccida* Kütz., *Cystoseira hoppei* C. Agardh (Шперк, 1869). Надалі *Cystoseira barbata* також вказується у роботах XIX століття І. Плутенка (узбережжя Кавказу), Н.К. Срединського (Північно-Західна частина Чорного моря) та Л.А. Рішаві (узбережжя Криму) (Плутенко, 1872; Срединский, 1872; Ришави, 1879).

На початку XX століття М.М. Вороніхін детально вивчає морфологію *Cystoseira barbata* в Чорному морі та описує декілька внутрішньовидових таксонів: *C. barbata* f. *barbata*, *C. barbata* f. *hoppii* J. Ag., *C. barbata* var. *flaccida* (Kütz.) Woronich. та *C. barbata* f. *hoppii* x *flaccida* Woronich. (Воронихин, 1908а,б).

У 1912 році К. Соважо описує новий для науки вид *Cystoseira bosphorica* Sauvageau, який він вважає ендемічним для Чорного моря (Sauvageau, 1912). Опис зроблено, базуючись на єдиному зразку, відібраному Г. Тюре у бухті Буюк-Дере (Босфорська протока) у жовтні 1840 р. (зразок зберігається у Парижі). Згідно із описом К. Соважо, *Cystoseira bosphorica* морфологічно подібна до *Cystoseira barbata* завдяки гладенькій поверхні стовбурів, наявності повітряних пухирів та тонких рецептакулів, але також схожа на *Cystoseira crinita* через куцистий талом та незагострені рецептакули з бугристою поверхнею.

Надалі саме ці два види вказуються у визначнику А.Д. Зінової (1967), який, хоч і базується на застарілій системі водоростей, наразі є базовим для альгологів регіону. А.Д. Зінова для Чорного моря вказує *Cystoseira bosphorica* Sauvageau (як ендемічний чорноморський вид) та *Cystoseira barbata* (Gooden. et Woodw.) C. Agardh, для якого вона зазначає форми *Cystoseira barbata* f.

barbata та *Cystoseira barbata* f. *flaccida* (Kütz.) Woron. В ролі основних ключів для визначення виступають розмір і розташування повітряних пухирів та будова рецептакулів.

Пізніше, А.Д. Зінова разом із А.А. Калугіною-Гутник роблять ревізію таксонів цистозір, які зазначаються для Чорного моря і пропонують декілька нових комбінацій (Зінова, Калугина, 1974). Зокрема, базуючись на літературних відомостях, ілюстраціях попередніх досліджень та аналізі гербарних матеріалів, вони роблять висновок, що зразки, які відносять до *Cystoseira bosphorica*, є формою середземноморського виду *Cystoseira crinita* і пропонують комбінації *Cystoseira crinita* f. *crinita* (для середземноморських зразків) та *Cystoseira crinita* f. *bosphorica* (Sauvageau) A.D.Zinova et Kalugina (як ендемічний чорноморський таксон). Для *Cystoseira barbata* вони вперше описують неприкріплену форму, яка розмножується виключно вегетативно – *Cystoseira barbata* f. *repens* A.D.Zinova et Kalugina (Зінова, Калугина, 1974). Крім того, вони виділяють 2 інші форми – *Cystoseira barbata* f. *barbata* та *Cystoseira barbata* f. *hoppii* (C. Agardh) J. Agardh. Найбільш детальну характеристику чорноморських видів *Cystoseira* надана у монографії А.А. Калугіної-Гутник (1975).

Згідно із «Checklist of Mediterranean Seaweeds» (Ribera, 1992) який базується на літературних даних, для Чорного та Азовського морів вказані *Cystoseira barbata* C. Agardh var. *barbata* та *Cystoseira barbata* f. *flaccida* (Kütz.) Woronichin; *Cystoseira crinita* (Desfontaines) Bory f. *crinita* та *Cystoseira crinita* f. *bosphorica* (Sauvageau) A.D.Zinova et Kalugina.

У останньому повному чек-листі (зведеному списку) чорноморського макрофітобентосу «Black Sea Monitoring Guidelines. Macrophytobenthos» (Minicheva et al., 2014) представлений список видів з урахуванням таксонів, які нещодавно потрапили через Босфор, і для Чорного моря вказано 5 видів (10 таксонів, враховуючи форми): *Cystoseira barbata* (Stackhouse) C.Agardh, *C. crinita* Duby, *C. corniculata* (Turner) Zanardini, *C. compressa* (Esper) Gerloff & Nizamuddin та *C. foeniculacea* (Linnaeus) Greville (останні три вказані тільки

для узбережжя Туреччини). Для *Cystoseira barbata* вказані наступні внутрішньовидові таксони: f. *aurantia* (Kütz.) Giaccone, f. *repens* та var. *flaccida* (Kütz.) Woron. Для *Cystoseira crinita* відмічений один внутрішньовидовий таксон – *Cystoseira crinita* f. *bosphorica* (Sauv.) A.D.Zinova & Kalugina. Для узбережжя України зазначені лише *Cystoseira barbata* та *Cystoseira crinita*, без розмежування внутрішньовидових таксонів.

У національному зведенні «Algae of Ukraine» для берегів України також вказані лише два види: *Cystoseira barbata* (Gooden. et Woodw.) C. Agardh та *Cystoseira crinita* (Desf.) Bory, а всі інші назви таксонів вказані як синоніми (Tsarenko et al., 2006). Це пов'язано з тим, що з по-перше з часів досліджень А.А. Калугіної-Гутник та А.Д. Зінової жодних номенклатурних досліджень таксонів роду *Cystoseira* уздовж берегів України не проводилося. По-друге, дослідники донної морської флори, не заглиблюючись у питання таксономії, останні десятиліття не ідентифікують для узбережжя України таксони внутрішньовидового рангу, що, по суті, не відображає реальної картини різноманіття таксонів роду *Cystoseira* s.l. в Чорному морі.

Зокрема, останні дослідження представників роду *Cystoseira* у Чорному морі знову підіймають питання щодо таксономічного статусу чорноморського ендеміка *Cystoseira bosphorica* Sauvageau (Berov et al., 2015). На основі порівняльно-морфологічного аналізу гербарних зразків, а також власних зборів із Середземного та Чорного морів, дослідники знову обґрунтовують видовий ранг таксону *Cystoseira bosphorica*. Наразі ця думка є прийнятою серед деяких дослідників, однак жодних молекулярно-філогенетичних досліджень чорноморських цистозір не проводилося.

Зазначимо, що представникам роду *Cystoseira* властиві високі екологічна та морфологічна пластичність (Калугина-Гутник, 1975; Тоичкин, 2008; Falace, Bressan, 2006), тому закономірно постає питання про характер та діапазон внутрішньовидової варіабельності та визначення видової приналежності. Враховуючи, що у Середземному морі для цистозір наводяться численні внутріш-

ньовидові таксони, таксономічне різноманіття цистозір уздовж берегів України потребує уточнення. Питання вимагає подальших досліджень, в першу чергу, із залученням молекулярно-філогенетичних методів та вивчення морфологічної варіабельності цистозір з Чорного моря.

1.3.2 Еколого-флористичні та созологічні дослідження угруповань роду *Cystoseira* s.l. в Чорному морі

Види роду *Cystoseira* s.l. є домінантами морських донних фітоценозів в Чорному морі. Угруповання цистозір широко розповсюджені уздовж чорноморських берегів Туреччини (Erduğan et al., 2003; Aysel et al., 2005, 2008; Karacıha et al., 2007; Taşkin et al., 2008, 2020), Болгарії (Димитрова-Конаклиева, 2000; Dencheva, 2008; Biserkov et al., 2011; Беров, 2013; Berov et al., 2012, 2015), Румунії (Bavaru, 1972, 1980; Bavaru et al., 1991; Bologa, Sava, 2006; Marin, Timofte, 2011), Грузії (Калугина-Гутник, 1970, 1975; Мінічева, Цецхладзе, 2021), Росії (Сабурин, 2004; Афанасьєв, 2004, 2008; Лисовская, Никитина, 2007; Афанасьєв, Корпакова, 2008; Simakova, 2009; Лисовская, 2011; Теюбова, 2012; Афанасьєв и др., 2015) та України.

Уздовж берегів України перші дослідження морських водоростей розпочаті ще другій половині XVIII століття (Габлицль, 1785; Gmelin, 1768). У цих роботах вказані десять видів водоростей. У другій половині XIX століття публікуються не лише статті, а й великі зведення щодо водоростей Чорного моря, які, зокрема, містили перші описи цистозірових угруповань (Декенбах, 1893; Рейнгард, 1885; Ришави, 1879, 1890; Срединский, 1873; Шперк, 1869).

Перші ґрунтовні дані щодо найважливіших закономірностей розподілення і флористичного різноманіття чорноморських макрофітів, а також екології масових видів і особливостей формування донних угруповань, наведені у роботах С.М. Переяславцевої (1901, 1910). Пізніше, на основі її даних та власних досліджень, М.М. Вороніхіним підготовлене перше загальне зведення щодо водоростей-макрофітів Чорного моря. Особлива увага приділена питанням таксономії та морфологічної мінливості цистозір (Воронихин, 1908а,б,в).

Значним внеском у розвиток морської біології стала публікація монографії С. А. Зернова «До питання про вивчення життя Чорного моря» (1913), який вперше описав 10 основних біоценозів (фацій) Чорного моря: біоценози піску, мулистих берегів, мідійного та фазеолінового мулу та скель (який якраз і характеризується домінуванням цистозір).

Важливим кроком вивчення угруповань цистозір було застосування кількісних геоботанічних методів для дослідження морського макрофітобентосу. Цей підхід вперше був застосований у роботах Н. В. Морозової-Водяницької, яка здійснила першу класифікацію рослинних асоціацій за домінантним принципом, прийнятим в наземній фітоценології (Морозова-Водяницкая, 1936а, 1959). Нею ж, вперше проведені сезонні дослідження якісного та кількісного складу епіфітів цистозір (Морозова-Водяницкая, 1930, 1940). Ці дані дали підстави для опису окремого біоценозу *Cystoseira barbata*, яке було запропоновано у роботі Є.Б. Маккавєєвої (Маккавеева, 1959).

Найбільш повне зведення з макрофітобентосу Чорного моря приведено в монографії О.А. Калугіної-Гутник (1975). Окрім робіт із систематики цистозір, які згадувалися вище, нею вперше запропоновано флористичне та фітогеографічне районування Чорного моря, виявлені закономірності вертикального розподілу макрофітів, проведений аналіз шляхів формування альгофлори, а також зроблені оцінки запасів чорноморської цистозіри. О.А. Калугіна-Гутник також заклала основи еколого-флористичних досліджень (поділ на групи за сапробністю, ступенем рідкості, тривалістю вегетації) та класифікації угруповань цистозіри за домінантною системою і запропонувала виділяти 4 асоціації цистозіри.

Використовуючи ці підходи та спираючись на ґрунтовні праці О.А. Калугіної-Гутник, в наступні десятиліття дослідниками були детально описані угруповання цистозір уздовж берегів Кримського півострова: його південно-західної частини (Калугіна-Гутник и др., 1992; Евстигнеева, 1983; Мильчакова, Петров, 2003; Миронова и др., 2007; Евстигнеева, Танковская, 2010), на Південному березі Криму (Маслов 2001б, 1999, 2002, 2011; Садогурский, 2009,

2014a; Белич и др., 2014), у південно-східній частині (Костенко и др. 2006a,б, 2008; Дикий, 2007), а також Керченського п-ова (Садогурский и др. 2005, 2013) та Тарханкутського п-ова (Маслов, 2001a; Мильчакова и др., 2010; Sadogurskiy, 2017, 2018). Окремо варто згадати дослідження угруповань цистозіри уздовж кримських берегів Азовського моря, в якому цистозіри вперше були відмічені у роботі Л.І Волкова (1940), а пізніше описані і самі угруповання (Громов, 2000; Маслов, 2004; Садогурская С.А. и др., 2006; Садогурский, 2001, 2007, 2014б; Мурина и др., 2006).

Детальне вивчення угруповань макроводоростей (в тому числі цистозірових угруповань) у північно-західній частині Чорного моря були розпочаті ще в 30-ті рр. минулого сторіччя професором І.І. Погребняком (1938, 1965, 1969). Подальші дослідження детально охарактеризували макрофітобентос Одеської затоки та прилеглих районів північно-західної частини Чорного моря (Еремєнко, 2001; Ткаченко, 2003; Ткаченко и др. 2012; Миничева и др., 2013, 2014; Калашнік, 2019). Крім того, достатньо добре досліджений фітобентос Тилігульського лиману, де знайдені угруповання *Cystoseira barbata* (Ткаченко, Ковтун, 2002; Ткаченко, Маслов, 2014; Ковтун, 2012; Миничева и др., 2012, 2013). Відомі також знахідки *Cystoseira barbata* з о. Зміїний (Соляник, 1959; Зайцев и др., 1999; Ткаченко, 2005, 2008; Ткаченко, Ковтун, 2014).

Цистозірові фітоценози у відкритих берегів України формують на твердих кам'янистих ґрунтах рослинний пояс і займають найширшу зону фіталі – від 0,5 до 20 м (Калугина-Гутник, 1975). Покрив мозаїчний, з проективним покриттям 70-100%. Зарості цистозіри утворюють багатоярусні фітоценози, найбільш багаті за видовим та кількісним складом водоростей. У фітоценозах цистозіри широко розвинений епіфітизм, який нерідко переходить в ендоефітизм (Морозова-Водяницкая, 1973; Маїć, Svirčev, 2014). Біомаса епіфітів досягає навесні 5,0-22,3%, пізньої осені 1,8-3,2% від маси талому цистозіри, а нерідко перевершує біомасу самої цистозіри (Погребняк, Островчук, 1976; Сабурин, 2004). Встановлено, що

на цілий ряд параметрів фітоценозу (видовий склад, структура угруповань, біомаса, співвідношення базифіт:епіфіт тощо) більше впливає рельєф дна, ніж зміна глибини (Simakova, 2009).

Представники роду *Cystoseira* s.l., як і багато інших бурих водоростей, досить чутливі до забруднення, на яке вони реагують зміною швидкості росту та інтенсивності фотосинтезу (Калугіна-Гутник, 1975; Тоичкин, 2008). Не дивлячись на те, що обидва види є олігосапробіонтами, *Cystoseira barbata* (у порівнянні з *Cystoseira crinita*) здатна переносити вищий рівень забруднення (Калугіна-Гутник, 1975).

Однак, в останні роки в Чорному морі цистозірові зарості значно скоротилися або подекуди взагалі зникли внаслідок трансформації або навіть знищення прибережно-морських біотопів (Сабурин, 2004; Дикий, 2007). Ще до середини ХХ століття *Cystoseira barbata* та *Cystoseira crinita* були наймасовішими видами водоростей уздовж всього узбережжя нинішньої України (Погребняк, 1965). Але після інтенсифікації індустріального виробництва та судноплавства, на початку 70-х років минулого століття ситуація змінилася докорінно. На всіх прибережних морських ділянках північно-західної частини Чорного моря цистозіра зникла повністю (Ткаченко, 2004; Еременко, 2001). Враховуючи, що ці види є едифікаторами донних угруповань, їх зникнення призвело до деградації морських донних фітоценозів та заміни одних угруповань іншими. Досить показовою є ситуація з Одеською затокою, де за період з 70-х років ХХ ст. зникли близько 30 видів макрофітів, в тому числі і *Cystoseira* s.l. (Ткаченко, 2001; Миничева и др., 2012). Разом з цим, з 90-х років кризові явища в економіці деяких чорноморських країн призвели до певного зниження антропогенного навантаження. Внаслідок цього, у 1992 році в Тилігульському лимані, після багатьох років відсутності у цьому регіоні, була знову виявлена *Cystoseira barbata*. Донині цей локалітет залишається єдиним відомим місцем зростання цистозіри у Північно-Західному районі Чорного моря (Ковтун, 2012; Миничева и др., 2013). Зменшення чисельності і біомаси видів роду *Cystoseira* s.l. відзначається і для інших чорноморських прибережних регіонів.

Хоча вздовж узбережжя Кримського півострова ситуація не така критична, тут також скорочуються цистозірові зарості, зокрема і в заповідних акваторіях. Наприклад, у Карадазькому заповіднику в донних угрупованнях макрофітів відбулися сукцесійні заміни олігосапробної *Cystoseira* sp. на полісапробну *Ulva rigida* C.Agardh (Костенко и др., 2006а,б)

Проте, є надія на певне відновлення фітоценозів цистозіри у тих місцях, де вона зникла, завдяки тому, що чорноморська цистозіра характеризується високою здатністю до регенерації. Найвищою відновлюваністю характеризуються ценопопуляції *Cystoseira crinita*; максимум регенерації припадає на глибину 0,5-1 м. Інтенсивність генеративного відновлення *Cystoseira barbata* в 3-4 рази менше, ніж *Cystoseira crinita* (Калугина-Гутник, 1975).

В Чорному морі види роду *Cystoseira* за певних умов можуть бути цінними промисловими об'єктами. Їх запаси в Чорному морі оцінюються приблизно в 5 млн т. сирої маси (Калугина-Гутник, 1975,). Досліджувалися і питання культивування, бо цистозіра може бути сировиною для отримання альгінової кислоти, манніту, макро- та мікроелементів і багатьох інших речовин (Сабурин, 2004; Кравцова и др., 2014; Подкорытова, Вафина, 2013). Проте наразі, враховуючи стан чорноморських популяцій, видобуток сировини неможливий.

Враховуючи значення *Cystoseira crinita* та *Cystoseira barbata* як ключових ценозоутворюючих таксонів, актуальним є питання їхньої охорони. Оселища, які утворені видами роду *Cystoseira* s.l. у складі вищого рангу «A3 – Infralittoral rock and other hard substrata» підлягають особливій охороні в рамках Бернської конвенції (Revised Annex, 2014). У Чорному морі, в якому антропогенне навантаження на цистозірові угруповання зростає з року в рік, питання локальної охорони цих видів розроблені значно гірше, ніж в Середземному. На цей момент ці два види включені до Black Sea Red Data Book (Dumont, 1999) та Black Sea Red Data List (Black Sea Red Data List, 2016), проте досі не розроблені комплексні методи їхньої охорони ані в чорноморському регіоні загалом, ані в Україні.

Зважаючи на значення цистозірів для морських донних угруповань Чорного моря уздовж берегів України, доцільним є подальше вивчення складу фітоценозів, їх поширення, та вразливості від антропогенного впливу для обґрунтування включення угруповань роду *Cystoseira* s.l. до природоохоронних списків із подальшою можливістю створення об'єктів природно-заповідного фонду.

1.4 Рід *Cystoseira* s.l. в Левантійському басейні Середземного моря

Склад морських водоростей східної частині Середземного моря є досить своєрідним та характеризується низьким рівнем видового різноманіття. Це є результатом як оліготрофного характеру району, так і сукупного впливу антропогенних чинників. Дві великі події суттєво вплинули на екологічний характер та морське біорізноманіття в Левантійському басейні. Одним з них було відкриття Суецького каналу в 1869 р., що спричинило проникнення тропічних видів з Червоного моря в Середземне море. Другою важливою подією було встановлення Асуанської дамби в 1960-х роках, зарегулювання Нілу та зменшення кількості прісної води та мінералів, що надходять у басейн Леванту (Israel, Einav, 2017).

Це призвело до того, що різноманіття морських водоростей у Західному басейні Середземного моря значно вище, ніж у Східному (приблизно 60% проти 40% із приблизно 1500 видів, зазначених для всього Середземного моря) (Hoffman, 2014). В той же час, у Східному Середземномор'ї кількість інвазійних видів морських макроводоростей (409) майже в чотири рази більше, ніж у західному – 110 (Galil, 2007). Загалом, для ізраїльського узбережжя Середземного моря вказано близько 307 видів макроводоростей (Einav, Israel 2008). З них 86 видів є чужорідними для Левантійського басейна (Israel, Einav, 2017).

Дослідження морських макрофітів в Левантійському басейні розпочаті лише у ХХ сторіччі, що обумовлено історичними подіями в регіоні. Перші ві-

домі збори морських макроводоростей зроблені в районі Атліту піонером ботанічної науки Ізраїля Аароном Ааронсоном в період 1907-1914 років (Israel, Einav, 2017). Польові збори А. Ааронсона, включаючи зразки *Cystoseira* sp. із району Дор-Хабонім (1914 р.), наразі зберігаються у Національній гербарії Єврейського університету (HUJ) (Einav, Israel 2008).

Перші достовірно опубліковані дані щодо морських макрофітів у східному Середземномор'ї наведені в роботах Джозефа Карміна (Carmin, 1934, 1957). Зокрема, у роботі містяться відомості щодо вивчення морських водоростей, проведеного в 1929-32 рр. в районі Тель-Авіву, в зоні літоралі під час відпливів. Для цього регіону автор вперше вказує *Cystoseira granulata* C.Agardh, *Cystoseira discors* (Linnaeus) C.Agardh та *Cystoseira fibrosa* (Hudson) C.Agardh. Останні два види відмічені як широко поширені. Дж. Кармін також вперше відмічає особливості сезонного поширення макрофітів у Левантійському басейні – найбільшого розвитку бурі водорості сягають у травні-червні, а у період із серпня по грудень майже зникають (Carmin 1934).

Подальший розвиток морської фікології в Ізраїлі пов'язаний із ім'ям Чарни Райсс, яка опублікувала детальні флористичні списки макроводоростей та розпочала таксономічні дослідження. Її роботи здебільшого присвячені морським *Chlorophyta* (Rayss 1941, 1955), однак саме вона започаткувала гербарну колекцію морських макрофітів разом із своєю ученицею Едіт Рамон. Зокрема, у гербарії HUJ зберігаються їхні збори макроводоростей (включно із колекціями цистозір) з 30-х рр. минулого століття (Lundberg, 1999).

Відомості щодо глибоководних угруповань макрофітів знаходимо у роботах Т. Едельштейн. Зокрема, за результатами дослідження водоростей субліторалі з Хайфської бухти, для східного Середземномор'я вперше зазначена *Cystoseira platyramosa* Ercegovic (Edelstein, 1960, 1962, 1964), яка до того була описана лише з Адріатичного моря (Ercegović, 1952). За даними Т. Едельштейн, таломи 4-5 см у висоту із тофулами та дихотомічним галуженням знаходили у 1955-56 рр на глибинах 18-90 м, в основному – на твердих субстратах

(Edelstein, 1964). У зоні літоралі в районі Хайфи вона відмічає *Cystoseira compressa* (Esper) Gerloff & Nizamuddin (Edelstein, 1960).

Великий внесок у дослідження морських водоростей Ізраїля зробив Я. Ліпкін, яким закладені основи еколого-ценотичного підходу до вивчення угруповань літоралі (Lipkin, 1962), а пізніше – і експериментального дослідження макроводоростей (Lipkin et al., 1993). За результатами дослідження угруповань на верметидних рифах у центральній частині Ізраїля (Міхморет), ним запропонована схема зонування припливно-відпливної зони і виділення характерних видів. Для субліторалі він зазначає *Cystoseira abrotanifolia* (Linnaeus) C. Agardh та *Cystoseira* sp. (Lipkin, Safriel, 1971). Причому, якщо перший таксон відмічений одночасно як у тимчасових заводях у літоралі, так і в субліторалі, то другий – характерний лише для зон, постійно вкритих шаром води.

Перше узагальнення щодо різноманіття морських водоростей біля узбережжя Ізраїля наведено в роботі Nemlich, Danin (1964). Зокрема, вони наводять *Cystoseira abrotanifolia* та *Cystoseira discors*, що досить схожі між собою, але в останнього виду наявні листоподібні придатки та численні шипики. Крім того, автори відмічають, що уздовж усього узбережжя Ізраїля широко поширений третій таксон (зазначений як *Cystoseira* sp.), який їм не вдалося визначити.

Пізніше Е. Рамон, продовжуючи роботу, розпочату у 30-ті рр., працює над таксономією бурих водоростей в Національному гербарії Єврейського університету (Ramon, Fridmann 1966; Ramon 1969). І хоча нею пророблена велика робота із підтримки та каталогізації гербарію макрофітів, опублікованих праць зовсім небагато. Серед найбільш цікавих – робота 2000 року, де Е. Рамон описує новий вид цистозір з узбережжя Ізраїля, який називає *Cystoseira rayssiae* Ramon на честь Ч. Райсс (Ramon, 2000). Детальний морфологічний опис базувався на гербарних зразках, зібраних різними дослідниками протягом 1906-1989 рр. уздовж всього узбережжя Ізраїлю (від Рош-Ханікри на півночі до Ашкелона на півдні). Враховуючи унікальні морфологічні характеристики, Е. Ра-

мон зазначає цей вид як ендемік Ізраїлю. Однак пізніше цей вид також відмічений північніше – на ліванському узбережжі (Badreddine et al. 2018). Досить суперчливими є повідомлення про знахідки виду у Червоному морі та Перській затоці (Abdel-Kareem, 2009; Abdel-Raouf et al., 2015), що ставить під сумнів його ендемічний статус.

Найбільш ґрунтовний опис водоростевих угруповань уздовж південно-західного узбережжя Леванту міститься у роботах Барбро Лундберг, яка проводила довготермінові моніторингові дослідження угруповань на верметидних платформах протягом більш ніж 25 років (Lundberg, 1981, 1986, 1995). На верметидних платформах біля станції ХаБонім вона відмічає значне різноманіття цистозір – *Cystoseira fimbriata* Bory, *Cystoseira discors*, *Cystoseira ercegovicii* Giaccone та *Cystoseira* sp. (Lundberg, 1991). Пізніше, підсумовуючи результати досліджень за період 1973-1995 рр., вона вказує вже три види цистозір для узбережжя Ізраїля: *Cystoseira compressa* (як синоніми зазначені *Cystoseira fimbriata* та *Cystoseira abrotanifolia*), *Cystoseira discors* та *Cystoseira* sp. (= *Cystoseira rayssiae*) (Lundberg, 1996). Цікаво, що номенклатурна комбінація *Cystoseira rayssiae* була опублікована на 9 років пізніше, але Б. Лундберг вже зазначає цей таксон для Ізраїля. За її даними вид широко поширений на скелях в центральній частині Ізраїля (узбережжя між пунктами Дор та Шикмона). Зазначено, що в цьому ж районі *Cystoseira compressa* є домінантом угруповань літоральної зони. В інших районах вид зустрічається, але набагато рідше; зокрема, молоді таломі *Cystoseira compressa* були відмічені на крайній півночі Ізраїля в пункті Рош-ХаНікра лише в 1995 р. *Cystoseira discors* в 90-ті рр зустрічалася лише в пункті Дор, хоча ще в 1972 р. також була відома із району Рош-ХаНікра. Те, що цистозіри в основному поширені у центральній частині країни, зокрема, пов'язують із високим рівнем забруднення на півдні та півночі (Lundberg, 1996).

Саме ці три види надалі зустрічаються у роботах Р. Ейнав в кінці 90-х рр. (Einav, 1993, 1997; Einav et al., 1998). В той же час, у своїй монографії «Seaweeds of the Eastern Mediterranean coast» (Einav, 2007) вона зазначає вже 5 таксонів: *Cystoseira compressa* (як синонім наведена *Cystoseira abrotanifolia*),

Cystoseira rayssiae, *Cystoseira schiffneri* Hamel (види *C. discors* та *C. ercegovicii* зазначені як синоніми), *Cystoseira dubia* Valiante (*C. fucoides* Ercegovic – вказана як синонім) та *Cystoseira spinosa* var. *tenuior* (Ercegovic) M.Cormaci, G.Furnari, G.Giaccone, B.Scammacca, & D.Serio.

У останньому зведеному списку морських макроводоростей Ізраїля (Einav, Israel, 2008), за результатами аналізу літератури та власними спостереженнями, автори вказують 8 таксонів цистозір, які реєструвалися біля ізраїльських берегів: *Cystoseira baccata*, *C. compressa*, *C. rayssiae*, *C. discors*, *C. ercegovicii*, *C. fibrosa*, *C. fimbriata* та *Cystoseira* sp. Зазначено, що лише перші три види прийняті таксономічно, а інші є синонімами.

Останні роки велика кількість робіт присвячена питанням культивування макрофітів та використання макроводоростей як ресурсів для промисловості (Friedlander, 2008; Israel et al., 2019). Окремо варто відмітити експериментальні дослідження, де показаний вплив підвищених температур та концентрації CO₂ на макроводорості з узбережжя Ізраїля. Такі експерименти важливі не тільки для розробки методик культивування, але і для розуміння впливу зміни клімату та подальшого прогнозування цих процесів. Зокрема, показано, що збільшення концентрації вуглекислого газу та підвищення температури дуже негативно відображається на бурих водоростях, в тому числі – на *Cystoseira* sp., які є набагато вразливішими за зелені водорості та червоні водорості (Israel, Nophy, 2002).

Результати моніторингових досліджень в Левантійському басейні також демонструють, що підвищення температури морської води, що спостерігається в останні десятиліття, скорочує період вегетації цих водоростей на один-два місяці (Rilov et al., 2020). Загалом, ценозоутворюючі бурі водорості (види родів *Sargassum* та *Cystoseira*) на узбережжі Ізраїля зустрічаються все рідше (Rilov, 2016). Окрім глобального потепління, закислення та забруднення моря (Guy-Haim, 2017; Guy-Haim et al., 2016), значну роль у цьому відіграють також інвазійні види. Наприклад, показано, що чужорідні види риб *Siganus luridus* (Rüppell) та *S. rivulatus* Forsskel & Niebuhr можуть значною мірою пошкоджувати угруповання цистозір, харчуючись їхніми таломами (Bariche 2006; Rilov

et al., 2018). Також відмічено заміщення природних угруповань інвазійними видами макрофітів (Israel, Einav, 2017; Rilov et al., 2019), які в деякі роки можуть досягати масового розвитку і спричиняти «цвітіння» (Israel et al., 2010).

В останні три роки розпочаті цілеспрямовані дослідження угруповань *C. rayssiae* у зоні супраліторалі на глибині 2-12 м (Mulas et al., 2019). Угруповання *C. rayssiae* характеризуються високою продукцією кисню (12 ммоль $O_2/m^2/год$) та здатністю депонувати вуглець (-12 ммоль $C/m^2/год$). Таломи цистозіри створюють оселище для багатьох видів – видове різноманіття цих угруповань вдвічі більше, ніж в угрупованнях, де домінують червоні кіркові водорості та/або інвазійні види. Показано, що таломи із гілочками з'являються лише взимку та навесні, в спекотний сезон (липень-листопад) гілочки відмирають і *Cystoseira rayssiae* залишається у вигляді короткого стовбура з тофулами (Mulas et al., 2020). В цей період метаболізм значно сповільнюється, а здатність до забезпечення середовища проживання падає, що спричиняє значне зниження видового різноманіття, асоційованого із цим таксоном. Дані свідчать про те, що очікуване швидке потепління в Левантійському басейні сприятиме поширенню термофільних видів. Це може становити значну загрозу як для цього ключового виду, так і для всієї екосистеми (Guy-Haim, 2017; Mulas et al., 2019).

Загалом, у роботах останніх років автори у більшості випадків вивчають біорізноманіття на рівні екосистем та вказують таксони лише до роду – найчастіше як *Cystoseira* spp. В деяких роботах, навіть при більш детальному вивченні, фігурують лише два види – *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira compressa* (Guy-Haim, 2017; Guy-Haim et al., 2016; Rilov et al., 2018, 2019, 2020).

Таким чином, за останні 10 років більшість досліджень морських макрофітів в Ізраїлі були сфокусовані лише на двох напрямках – експериментально-прикладному та екологічному, а питання видового різноманіття практично не досліджувалося. Останні ґрунтовні дослідження поширення видів роду *Cystoseira* s.l. в Ізраїлі проведені більше 30 років тому, а результати таксономічної ревізії цистозір ніколи не публікувалися.

РОЗДІЛ 2

ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ

Середземне море – найбільший напівзамкнутий морський басейн на Землі. Воно має площу поверхні 2,5 млн км² та більш ніж 46 тис. км берегової лінії. Незважаючи на обмежені розміри (0,7% поверхні та 0,25% обсягу Світового океану), Середземноморський басейн вважається одним із найбільш комплексних морських середовищ (Santinelli, 2015).

Басейн Середземного моря утворився приблизно 150 млн років тому, але протягом Мессінської кризи солоності (~ 5,60 млн років тому), коли зв'язок із Світовим океаном був втрачений, Середземне море практично пересохло. Близько 5,33 млн років тому атлантичні води стрімко заповнили басейн, утворюючи сучасне Середземне море (Garcia-Castellanos et al., 2009).

З Атлантичним океаном Середземноморський басейн з'єднується через досить мілководну та вузьку (14 км) Гібралтарську протоку. З геоморфологічної точки зору, Середземне море ділиться системою неглибоких улоговин і жолобів на два великих басейни, приблизно рівних за розміром – Західне Середземне море (East Med) та Східне Середземне море (West Med). Між собою ці два басейни сполучаються вузькою Сицилійською протокою (ІНО, 1953; Robinson, Golnaraghi, 1994) (рис. 2.1).

Берегова лінія Середземного моря має складні обриси. Багато великих і дрібних островів і півостровів, що глибоко вдаються в море, розчленовують його на окремі менші басейни, моря і затоки (рис. 2.1). Так, у Західному Середземному морі підводні хребти та великі острови на кшталт Сицилії, Сардинії, Корсики та Балеарських островів, відокремлюють декілька глибоководних западин, що відрізняються гідрологічним режимом, кліматичними умовами та іноді – складом біоти. Зокрема, мова йде про западини Альборанського, Тірренського, Балеарського, Лігурійського морів та ін. (ІНО, 1953).

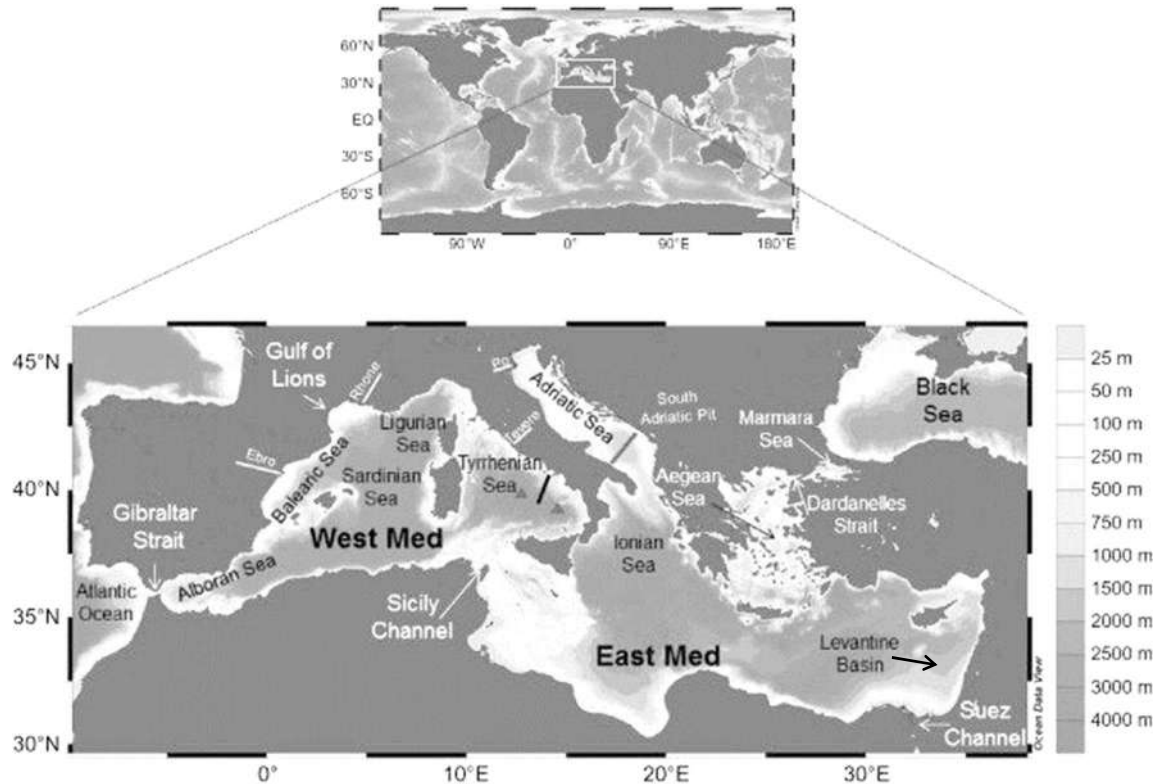


Рис. 2.1 Карта-схема басейну Середземного моря із зазначенням глибин та основних суббасейнів та морів за (Santinelli, 2015).

Східне Середземне море часто поділяють ще на два басейни – Центральний та Східний (або Левантійське море), що з'єднуються широкою Крито-Африканською протокою. У Центральному басейні окремо виділяють западини Адріатичного, Іонічного та Егейського морів. В межах Східного басейну, виділяють декілька геологічно молодих невеликих басейнів (Кілікійський, Латакський, Ларнакський та ін.), глибоководний Геродотський басейн та Левантійський басейн (Ben-Avraham et al., 2006).

До басейну Середземного моря також відносяться внутрішні замкнуті моря – Мармурове, Чорне і Азовське. Зв'язок з Чорним морем через протоки Дарданелли і Босфор (через Мармурове море) впливає на гідрологічний режим Середземного моря у багато разів менше, ніж водообмін через Гібралтарську протоку, який найбільше впливає на циркуляцію вод (Robinson, Golnaraghi, 1994).

Разом із чистим притоком води з Атлантики та Чорного моря, випаровування, опади, та річковий стік також є складовими водного балансу Середземного моря (Struglia et al., 2004). Річковий стік коливається у межах 400–450 км³/рік (Lionello et al., 2015). При цьому, напівзамкнуте Середземне море характеризується негативним водним балансом, оскільки випаровування перевищує сумарну кількість опадів і річкового стоку (Millot, Taupier-Letage, 2005). Негативний водний баланс і сильне прогрівання середземноморських вод влітку зумовлюють їх підвищену (36-39,5 ‰) в порівнянні з водою Атлантичного океану (34-37,3 ‰) солоність. Переважання випаровування над надходженням прісної води врівноважується двошаровим обміном у Гібралтарській протоці, де менш солоні та легші води надходять з Атлантики, а більш солоні та важкі води із Середземного моря, опускаючись на дно, повертаються до океану (Lionello et al., 2012).

Транспортний зв'язок з Індійським океаном через штучний Суецький канал і Червоне море гідрологічного значення не має, однак значно впливає на біорізноманіття через проникнення інвазійних видів з Червоного моря (Індійський океан) (Galil et al., 2015).

З біогеохімічної точки зору, Середземне море характеризується низьким вмістом поживних речовин і низькою продукцією хлорофілу. Крім того, із заходу на схід, з віддаленням від Гібралтару, спостерігається градієнтне зменшення первинної продуктивності, надходження дисперсного органічного вуглецю та концентрації поживних речовин (Moutin, Raimbault, 2002; Santinelli, 2015)

Океанологічний басейн Середземного моря розташований в субтропічній зоні північної півкулі. У той же час, деякі ділянки відрізняються унікальними кліматичними умовами і знаходяться під впливом помірною (Азово-Чорноморський басейн та північна ділянка Адриатичного моря) та тропічного клімату (крайній південний схід Середземного моря – Левант).

Левантійський басейн є найбільш східною частиною Середземного моря і омиває береги Лівану та Ізраїлю (узбережжя Леванту). Його північною межею є Латакійський підводний хребет, що відділяє Левантійський басейн від Латакійського та Ларнакського басейнів (рис. 2.2). Західна межа пролягає приблизно по лінії, яку можна провести між підводною горою Ератосфен (3000 м) та східною межею дельти Нілу (Ben-Avraham et al., 2006).



Рис. 2.2 Схематичне зображення тектонічної будови Східного Середземного моря із зазначенням суббасейнів (за Ben-Avraham et al., 2006).

Левантійський басейн вважається окремим екорегіоном у Середземному морі (Spalding et al., 2007), оскільки є найтеплішим, найсолонішим та найменш продуктивним регіоном Середземномор'я (Coll et al., 2010). Він є крайньою південно-східною межею поширення більшості середземноморських та атлантично-середземноморських видів.

Солоність поверхневого шару морської води становить 38-39‰. У літній період, через високі температури та підвищене випаровування, солоність може сягати майже 40‰, що набагато вище, ніж в інших районах Середземного

моря, де солоність коливається в межах 36-38 ‰ (Ferguson et al., 2008). Дослідження вказують, що із заходу на схід зростає не тільки солоність, але й температурні показники: із віддаленням від Гібралтару середні річні температури поверхневих вод зростають на 3–4 °С, сягаючи свого максимуму в Левантійському басейні (Shaltout, Omstedt, 2014). Тут температури в холодний період (лютий-березень) знижуються в середньому до 16-17°С, а протягом найспекотніших місяців становлять 26-27 °С (Hecht et al., 1988). За останні 40 років відмічено зростання середньої річної температури морської води більше ніж на 3°С (близько +0.12 °С на рік), що є найшвидшим темпом потепління у всьому Середземному морі (Ozer et al., 2016).

На гідрологічний режим Левантійського басейну суттєво впливає водообмін з Іонічним басейном через Критський прохід. Менш солоні Атлантичні води, перетинаючи Сицилійський канал, утворюють поверхневі води Левантійського басейну. Рухаючись на схід, вони стають солонішими та щільнішим за рахунок випаровування, і в районі Родоського виру опускаються глибше, створюючи глибокі та проміжні водні маси. Далі ці водні маси рухаються в зворотному напрямку на захід, потрапляючи з Левантійського басейну в Іонічний басейн, далі – через Сицилійську протоку назад в західне Середземномор'я, з часом покидаючи Середземне море через Гібралтарську протоку на глибині (Ozer et al., 2016). Поверхнева циркуляція в Левантійському басейні є складною багатовимірною системою, однак можна виділити дві основні течії – уздовж узбережжя існує основна течія із півдня на північ, а у центрі басейну утворюється вир Шикмона, що рухається за годинниковою стрілкою. Спорудження Асуанського гідровузла на р. Ніл (1971) знизило надходження прісної води в басейн та істотно змінило гідрологічний режим в акваторії Східного Середземномор'я (Kucheruk, Basin, 1999).

Левантійський басейн – це ультраоліготрофна морська екосистема. Середня первинна продуктивність тут вдвічі нижча, ніж в інших оліготрофних районах океану (Katz et al., 2020). Обмежений запас поживних речовин через

практично відсутній річковий стік створює умови з надзвичайно низьким рівнем хлорофілу «а» (Kress et al., 2014).

Шельф в цьому районі дуже вузький і різко закінчується схилом, який прорізаний численними підводними каньйонами (Garfunkel, Almagor, 1984). В південних районах зустрічаються широкі піщані пляжі, тоді як скелясті узбережжя трапляються переважно в центральній та північній частинах басейну. Піщані пляжі здебільшого складені кварцевим піском, що виноситься Нілом; невелика частину піску та мулу приноситься локальними річками («ваді»), які активні лише взимку під час сезону дощів. В деяких місцях зустрічаються пляжі, складені гравієм, який утворився в результаті абразії вапнякових скель, що можуть сягати 20-40 м в висоту (Nir, 1982). Скелясті узбережжя здебільшого складаються з еолового кварцового пісковика, зцементованого карбонатними породами (вапняковий піщаник або куркар). Для південно-західного Середземного моря характерні унікальні біогенні формації – верметидні рифи, складені, в основному, моллюсками *Vermetus triquetrus* та *Dendropoma petraeum* (Einav, Israel, 2007). Ці платформи, що розташовані у зоні літоралі, створюють комплексне оселище для величезної кількості видів, приурочених до припливно-відпливної зони (Safriel, 1975).

У східному Середземномор'ї амплітуда припливів невелика і становить 0,2–0,4 м. В той же час, припливно-відпливна зона (літораль) може бути дуже широкою в районах, де уздовж берега домінують абразійні платформи верметидних рифів (Lipkin, Safriel, 1971). У період з жовтня по травень атмосферні умови можуть сприяти утворенню дуже сильного, сухого, гарячого вітру («хамсін» або «шарав»). Ці вітри, в поєднанні з високим атмосферним тиском, можуть «відтискати» прибережні води, створюючи екстремально низький рівень моря навіть під час припливів. Цей феномен, відомий як «prolonged desiccation events» (PDE), може спричиняти довготривале (протягом декількох днів або навіть – тижнів) осушення абразивних платформ, що серйозно впливає на екосистеми літоралі (Zamir et al., 2018).

Левантійський басейн, в якому знайдені сольові відклади часів Мессінської кризи солоності, є досить древнім басейном. Сучасний Левантійський басейн є залишком більшого, океанічного басейну Неотетису, який утворився між кількома фрагментами суперконтиненту Пангея в ранньому мезозої. Через рух тектонічних плит між Африкою та Євразією, більші та старіші басейни Східного Середземномор'я (до яких належить Левантійський басейн) зменшують свої розміри, тоді як молодші та менші басейни (Кілікійський, Латакський та ін.) збільшуються (Ben-Avraham et al., 2006).

Чорне море являє собою витягнуту із заходу на схід глибоководну водойму (Жуков, 1976). Найбільша довжина 1148 км, ширина 613 км. Площа 422 тис. км², об'єм води 555 тис. км³. Загальна довжина берегової лінії 4074 км (рис. 2.3). Його узбережжя дуже різноманітні. У західній частині (від Босфору до гирла річки Дунай) вони порівняно невисокі, у північно-західній (від гирла Дунаю до м. Херсонес) – низинні та прорізані численними лиманами. Південне та східне узбережжя (кавказькі та турецькі береги), а також південне узбережжя Криму гористі і обривисті. Велика кількість річок, що впадають (Дунай, Дніпро, Дністер, Південний Буг, Ріоні) щорічно приносять близько 300 км³ прісної води (Вылканов и др., 1983).



Рис. 2.3. Фотографія Чорного моря з висоти 1 км (використані матеріали сайту <http://visibleearth.nasa.gov/>)

З Мармуровим морем з'єднується протокою Босфор, а з Азовським морем – мілководною Керченською протокою. Берега Чорного моря оточені шельфом, кордон якого проходить по ізобаті 100-200 м на відстані 2-3 км від урізу води. Тільки в західних та північно-західних, найбільш мілководних частинах моря, його ширина досягає відповідно 50 і 180 км (Вылканов и др., 1983). У гористих берегів шельф виражений слабо. Зі збільшенням глибини шельф переходить в досить крутий материковий схил. Дно моря являє собою досить рівну поверхню з підвищеннями, долинами і невеликими горами. Середня глибина моря 1315 м, максимальна – 2210 м. Шельф вкритий переважно галькою, гравієм або піском. З ростом глибини, ґрунт переходить в чорний насичений сірководнем мул.

Гідрологічний режим Чорного моря формується під впливом його водообміну з Мармуровим і Азовським морями, стоку річкових вод і кліматичних умов. Завдяки рясному стоку річок, у верхньому шарі моря від 0 до 200 м глибини формується розпріснена, власне чорноморська, водна маса з температурою 24-25 °С влітку і менше 6 °С взимку, з солоністю 15-17 ‰ і вмістом кисню 95-115%. Лід спостерігається щорічно, в основному в північно-західній частині моря і в Керченській протоці. Поверхневі води через Босфор надходять в Мармурове море, а глибинні, більш солоні води Мармурового моря, змішуючись з чорноморською водою, трансформуються в глибинну водну масу. Температура цієї водної маси 8,5-9,1 °С, солоність 22-23 ‰, розчинений сірководень становить 4-11 мл/л, кисень відсутній (Oğuz, 2017). Дослідження демонструють підвищення середньої температури поверхневих вод Чорного моря за останні 30 років приблизно на 1,3 °С (близько +0.04 °С на рік) (Avsar et al., 2018).

Коливання рівня Чорного моря незначні: середньорічна амплітуда не перевищує 18 см (Тучковенко та ін., 2020). Але в мілководних районах згінно-нагінні коливання рівня можуть досягати 2 м. Припливи в Чорному морі дуже малі – 12-15 см.

Схема течій Чорного моря визначається вітрами, материковим стоком і конфігурацією берегів (Коморін та ін., 2008). Основна течія, що охоплює все море

кільцем шириною 40-60 км, спрямована проти годинникової стрілки і добре виражена вже на відстані 5-10 км від берега. Його швидкість становить 1-1,5 м / с. У центральних областях західної і східної частин моря відмічаються великі коловороти циклонічного характеру. Під впливом сильних західних вітрів основний напрямок кругообігу води періодично може змінюватися на зворотній, але після припинення дії вітру основний напрямок течії швидко відновлюється. Середньорічна висота хвиль коливається в діапазоні 0,3-0,8 м. Максимальна висота хвиль спостерігається по Кримському узбережжю Чорного моря в холодне півріччя (Наумова, 2010).

Сучасний басейн Чорного моря сформувався приблизно 7,000 років тому, коли через Босфор і Дарданелли з'явився зв'язок із Середземним морем і Світовим Океаном. Почалося поступове засолення Чорного моря і через 1000-1500 років солоність стала достатньою для проникнення великої кількості Середземноморських видів (Yanko-Nombach, 2006). Сьогодні приблизно 80% Чорноморських видів є вселенцями (адвентивні види) із Середземного моря. Наразі Чорне море є однією із найбільш замкнених та ізольованих морських водойм, яка пов'язана з океаном системою з декількох вузьких проток та морів, що формує сприятливі умови для формо- та видоутворення (Zaitsev, Mamaev, 1997).

Чорне море і Левантійський басейн характеризуються унікальними фізико-географічними та кліматичними умовами. Природні умови цих двох басейнів значно відрізняються від інших ділянок Середземного моря: вони, по суті, представляють собою два екстремуми за розподілом температур та солоності. Так, Чорне море відрізняється дуже низькою солоністю (вдвічі нижче ніж у Середземному морі), високою первинною продуктивністю та низькими зимовими температурами аж до зледеніння. Левантійський басейн характеризується підвищеною солоністю, низьким вмістом органіки через майже відсутній річковий стік та дуже високими літніми температурами. Цей комплекс факторів призводить до формування в цих двох басейнах унікального біорізноманіття, багатого на реліктові та ендемічні види.

РОЗДІЛ 3

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалами для дисертаційного дослідження слугували альгологічні проби та гербарні зразки представників видів роду *Cystoseira* s.l.

Слід зазначити, що в нашій роботі для зручності використовується термін «*Cystoseira sensu lato*», який наразі включає в себе таксони, розділені на основі молекулярно-філогенетичних та морфолого-анатомічних досліджень на три окремих роди – *Cystoseira sensu stricto*, *Gongolaria* Boehmer та *Ericaria* Stackhouse (Orellana et al., 2019, Molinari, Guiry, 2020).

3.1. Відбір матеріалу для таксономічних досліджень

Матеріалом для морфологічних та подальших молекулярно-філогенетичних досліджень є оригінальні збори таксонів *Cystoseira* s.l. із Чорного моря та Левантійського басейну Середземного моря.

В Чорному морі зразки відбирали біля відкритих прибіжних берегів, безпосередньо із фітоценозів цистозір із зони субліторалі (на глибині 1,5-3 м) або зі штормових викидів на прилеглій ділянці берега у 17 пунктах протягом 2012-2020 рр. (рис. 3.1). Для Чорного моря всього за період роботи було досліджено 122 екз. цистозір, з них визначені як *Cystoseira bosphorica* – 54, як *Cystoseira barbata* f. *barbata* – 63 та як *Cystoseira barbata* f. *repens* – 5 (Додаток В, табл. В1).

Для порівняння чорноморських таксонів із пробами із Середземного моря використані зразки *Ericaria crinita* (= *Cystoseira crinita*) та *Gongolaria barbata* (= *Cystoseira barbata*) з акваторії Адріатичного моря (Додаток В, табл. В1), відібрані і люб'язно передані нам Др. Анналісою Фалаче (Університет Трієсту, Італія).

Протягом 2019 року, під час стажування в Національному інституті океанографічних та лімнологічних досліджень Ізраїля (IOLR, м. Хайфа) були проведені таксономічні дослідження цистозір із Левантійського басейну

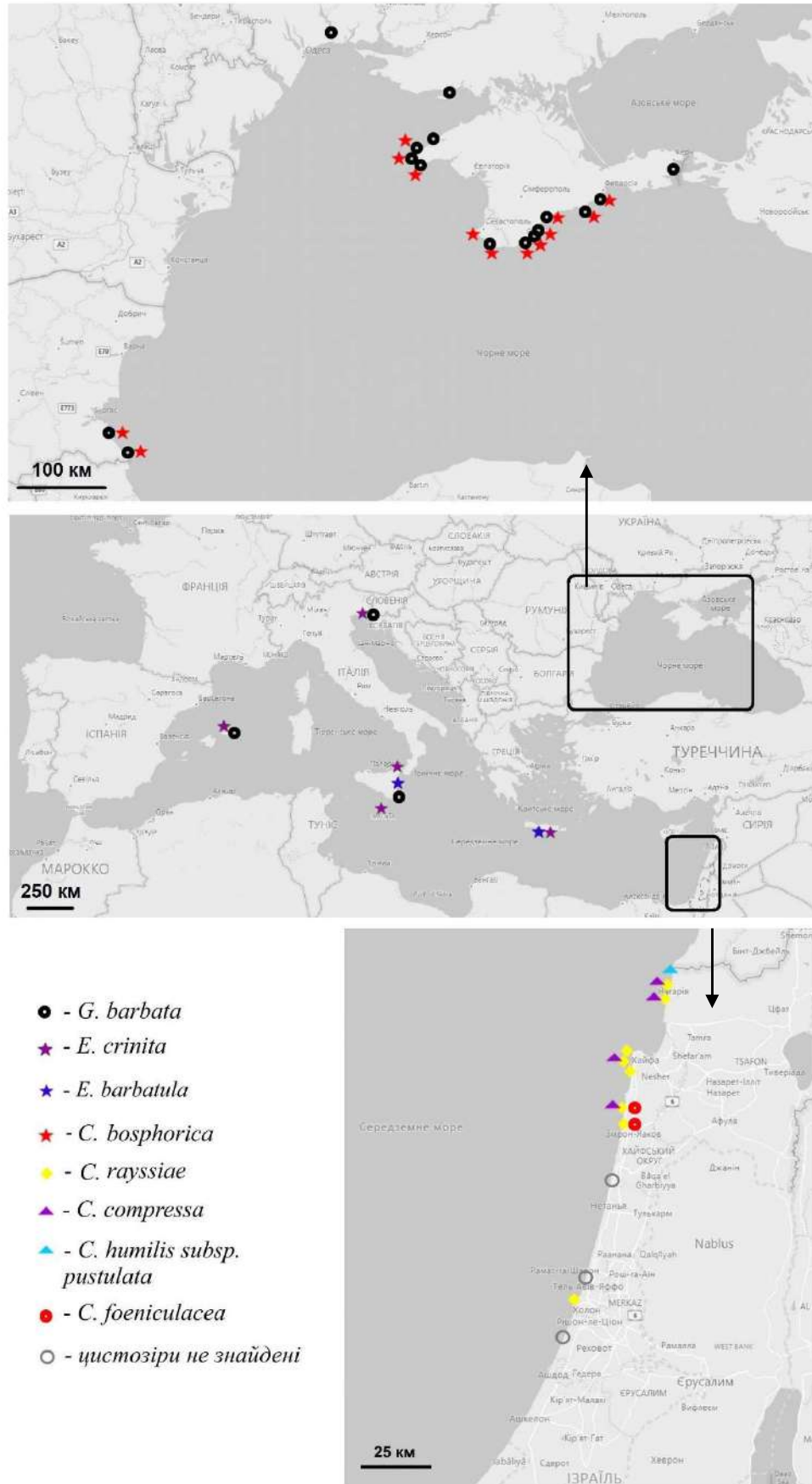


Рис. 3.1. Карта-схема районів досліджень із місцями відбору проб (зроблено із використанням сервісу <https://www.bing.com/maps>)

Середземного моря. Всього опрацьовано 72 зразки, що були відібрані у 9 з 11 досліджених пунктів із зони субліторалі (на глибині 2-12 м) та на верметидних рифах у зоні літоралі (рис. 3.1): з них – *Cystoseira rayssiae* (31 екз.), *Cystoseira compressa* (15), *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* (2), *Cystoseira foeniculacea* (2), *Cystoseira* sp. (22) (Додаток В, табл. В1).

Відібрані зразки цистозір визначали на основі морфологічних ознак, відповідно до робіт Gómez-Garreta et al., 2001 та Cormaci et al., 2012, із уточненнями для чорноморських таксонів відповідно до інших робіт (Зинова, 1967; Зинова, Калугина, 1974; Калугина-Гутник, 1975; Berov et al., 2015). Сучасна номенклатура таксонів *Cystoseira* s.l. подана відповідно до роботи (Molinari, Guiry, 2020) та онлайн ресурсу AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2021). При описі номенклатурної історії видів використовуються номенклатурні комбінації, представлені кожним дослідником. Номенклатура таксонів вивірена за сучасними правилами Міжнародного кодексу ботанічної номенклатури (Turland et al., 2018).

3.2. Відбір матеріалу для флористичних досліджень

Обстежена ділянка розташована в районі коси Глибокої (північна частина о. Джарилгач) в межах Джарилгацького національного природного парку (рис. 3.2). Матеріал відбирали 07-09.07.2017 на глибинах 1-2 м.



Рис. 3.2. Схема розташування пункту відбору проб у Джарилгацькому НПП (використана карта функціонального зонування парку, <http://nppd.com.ua/map/>)

Візуальне обстеження для опису характеру дна і особливостей рослинного покриву, а також відбір проб макрофітобентосу здійснювали самостійно з використанням легководолазного спорядження. Матеріал відбирався за загальноприйнятою гідроботанічною методикою (Калугина, 1969). Проби відбирали з угруповань цистозіри в субліторальній зоні в трикратній повторності на глибині 1,5-2 метрів з використанням рамки 0,20x0,20 м (0,04 м²). Підводні фотографії угруповань *Cystoseira* s.l. зроблені за допомогою фотокамери Olympus Tough TG-620.

Відібрані проби консервували висушуванням і для подальшого зберігання пакували в папір. Камеральна обробка проб та ідентифікація таксонів проводилися в лабораторних умовах, при цьому використовувався або свіжий матеріал, або консервований, попередньо розмочений у прісній воді.

Для ідентифікації водоростей використаний мікроскоп МБІ-3 з об'єктивами 10x і 20x; бінокулярна приставка АУ-12 з окулярами 7x; освітлювач ОІ-31. Тимчасові препарати водоростей готували з використанням стандартних предметних (75x25 мм) і покривних (22x22 мм) скелець.

Ідентифікація макрофітів проводилася за визначником А.Д. Зінової (1967). Сучасна номенклатура і систематичне положення представників відділів *Chlorophyta*, *Phaeophyta* і *Rhodophyta* наведені відповідно до онлайн ресурсу AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2021). Для попередження різночитань і неточностей, в списку видів для макроводоростей вказані не тільки їх сучасні назви, а й номенклатурні комбінації, наведені в визначнику А.Д. Зінової (1967). Яруси в угрупованнях виділені за аспективними видами з урахуванням їхніх кількісних показників.

Еколого-флористичні характеристики водоростей (сапробність, ступінь рідкості (трапляння) і тривалість вегетації) подані за О.А. Калугіною-Гутник (1975).

3.3. Вивчення гербарних колекцій

При вивченні морфології та поширення таксонів роду *Cystoseira* s.l. використовували гербарні матеріали, що зберігаються в фондах Ізраїльського національного гербарію Єврейського університету у Єрусалимі (HUJ), гербарію морських макрофітів Національного інституту океанографічних та лімнологічних досліджень Ізраїля (IOLR) та гербарію макрофітів Альготеки Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного, що є структурним підрозділом Національного гербарію України (KW-A). Всього опрацьовано 250 гербарних аркушів (Додаток Е).

3.4. Порівняльно-морфологічний аналіз зразків

Порівняльно-морфологічні дослідження вегетативних та генеративних органів таломів проводились із використанням матеріалів згаданих гербаріїв та власних зборів із застосуванням 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 і проаналізовано 15 якісних та кількісних ознак: будова підошви, основного стовбура, характер поверхні стовбура (з кутикулою або без), апексу, гілочок першого порядку, кінцевих гілочок, наявності/ відсутності придатків (листо- або шиповидних), форми тофулів (за наявності), наявності/відсутності явища іридесценції талому, форми рецептакулів та повітряних пухирів, кількості концептакулів на поперечному перетині рецептакулу, форми і будови гаметангіїв (антеридіїв та оогоніїв), форма клітин кори та меристодермі на поперечному перетині. Досліджувався ступінь варіювання морфологічних ознак вегетативних та генеративних органів рослин. Крім того, заміряли висоту талому, діаметр стовбурів та розміри рецептакулів. Фотографії зроблені на режимі макрозйомки за допомогою цифрової фотокамери Fujifilm X10. Фрагменти первинних гілочок та рецептакулів були відібрані для виготовлення поперечних зрізів, що робилися вручну за допомогою леза.

Кожен зразок отримував унікальний ваучер, який зазначався на етикетках, фотографіях та гербарних зразках (ваучери зразків вказані у табл. В1 Додатку В). Частина зразків зберігається у вигляді гербарію, який зроблений за методиками, загальноприйнятими для макроводоростей. Основні гербарні збори знаходяться у гербарії макроводоростей Альготеки Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного (KW-A), більшість ізраїльських зразків передані у гербарій морських макрофітів Національного інституту океанографічних та лімнологічних досліджень (IOLR).

3.5. Молекулярно-філогенетичний аналіз зразків

3.5.1 Підготовка матеріалу для молекулярно-філогенетичного аналізу

Молекулярно-філогенетичні дослідження проводили на базі відділу морської біології та біотехнологій Національного інституту океанографічних та лімнологічних досліджень Ізраїля (м. Хайфа).

Виділення ДНК проводили із попередньо підготовлених свіжих зразків, гербарного матеріалу, зразків, висушених в силікагелі або заморожених при $t^{\circ} -80^{\circ} \text{C}$. Талом цистозір промивали у проточній воді, відчищаючи щіткою від макроскопічних епіфітів. Перед консервуванням зразків від свіжого талому (або із висушеного матеріалу, що попередньо розмочений водою) відрізали середні частини стовбурів довжиною 3-5 см та молоді гілочки з рецептакулами. Під бінокуляром зразки оглядали на наявність епіфітів. Коровий шар зі стовбурів зрізався. Підготовлений матеріал промивали тричі у дистильованій стерильній воді та поміщали у пробірки об'ємом 50 мл, заповнені силікагелем або заморожували при $t^{\circ} -80^{\circ} \text{C}$ (порівняння різних методів консервації проведено у Розділі 5).

Для якісного виділення ДНК, зразки попередньо подрібнювали у гомогенізаторі FastPrep-24 5G (MP Biomedicals, США). Близько 150 мг матеріалу разом із стерильними залізними кульками поміщали у 1,5-мілілітрові пробірки та подрібнювали (40 с зі швидкістю – 6 м/с).

3.5.2 Виділення ДНК, ПЛР ампліфікація та секвенування

Виділення геномної ДНК проводили за оригінальною методикою, модифікованою для бурих водоростей на основі фенол-хлороформного методу та протоколу, описаного у Douek et al., 2002. Протокол наведений у Додатку Б.

Вміст тотальної ДНК оцінювали з використанням спектрофотометру Nanodrop ND-2000 (Thermo Scientific, США).

Для порівняльного аналізу видів роду *Cystoseira* s.l. та встановлення їхніх філогенетичних зв'язків були обрані три мітохондріальні маркери, успішно проаналізовані в попередніх роботах з філогенії цього роду (Draisma et al., 2010; Bruno de Sousa et al., 2019; Orellana et al., 2019): мітохондріальний ген, що кодує 23S рРНК великої субодиниці рибосоми (далі – 23S рДНК); мітохондріальний ген, що кодує субодиницю І цитохром с-оксидази (далі – COI); мітохондріальний міжгенний спейсер, який розташований між генами 23S рДНК та tRNA-Val, частково включає в себе їхні відрізки, а також ділянку гену tRNA-Lys (ділянка 23S-tRNALys-tRNAVal) (далі – mt-spacer).

Ампліфікація трьох мітохондріальних маркерів (COI, 23S рДНК та mt-spacer) проведена шляхом полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) з використанням трьох пар праймерів, синтезованих на замовлення компанією Integrated DNA Technologies, Inc. (IDT) (табл. 3.1).

Таблиця 3.1. Молекулярні маркери та праймери, використані у роботі.

Локус	Праймер	Послідовність праймерів (5'-3')	Джерело
COI	GazF2	5'-CCAACCAAAAAGATATWGGTAC-3'	Lane et al. (2007)
	GazR2	5'-GGATGACCAARAACCAAAA-3'	
23S рДНК	mt23S-FB	5'-AGCGTAACAGCTCACTGACCTA-3'	Draisma et al. (2010)
	mt23S- RB	5'-CTGTGGCGGTTTAAGGTACGGTT-3'	
mt-spacer	tRNALys-FW	5'-GGGGTGAAAAATATCACTTTGA-3'	Bruno de Sousa et al. (2019)
	tRNALys-RV	5'-AACCCAAGACCCTCGGATTA-3'	

Перед додаванням у реакційну суміш для ПЛР, тотальну ДНК розчиняли у стерильному бідистиляті у пропорції 1:100 (для отримання найкращого результату в деяких випадках експериментували із різним розведенням – 1:25, 1:50, 1:200, що описано у Розділі 5). Ампліфікацію проводили у 50 мкл реакційної суміші з використанням готового розчину для ПЛР *2xTaq PCR MasterMix* (Tiangen Biotech Co., Китай), який має в своєму складі необхідні компоненти для ПЛР: *Taq* ДНК-полімераза, dNTP, MgCl₂, реакційний буфер, підсилювач реакції ПЛР та барвник. Реакційна суміш, що використовувалася для проведення кожної реакції ПЛР (50 мкл): 25 мкл готового розчину для ПЛР *2xTaq PCR MasterMix*, 22 мкл стерильного бідистиляту (ddH₂O), 1 мкл 10 μМ розчину прямого та зворотного праймерів, 2 мкл попередньо розчиненого ДНК. Також в кожному окремому випадку використовували контрольні реакційні суміші.

ПЛР проводилася на термоциклері QSR PCR (QSR Technology, Республіка Корея) за різних температурно-часових умов, які залежали від праймерів, що використовувалися. Для фрагментів 23S рДНК та *mt-spacer* була використана наступна програма (Bruno de Sousa et al., 2019):

- 1) Початкова денатурація ДНК: 95°C – 6 хв.;
- 2) Ампліфікація протягом 10 циклів: денатурація при 95°C – 30 с; відпал праймерів при 64°C (з пониженням на 0.5°C кожного циклу) – 30 с; елонгація при 72°C – 60 с;
- 3) Ампліфікація протягом 35 циклів: 95°C – 30 с; 59°C – 30 с; 72°C – 60 с;
- 4) Фінальна елонгація при 72°C – 10 хв.

Для фрагментів COI була використана наступна програма (Bruno de Sousa et al., 2019):

- 1) Початкова денатурація ДНК: 95°C – 2 хв.;
- 2) Ампліфікація протягом 5 циклів: 95°C – 30 с; 45°C – 30 с; 72°C – 60 с;
- 3) Ампліфікація протягом 35 циклів: 95°C – 30 с; 46,5°C – 30 с; 72°C – 60 с;
- 4) Фінальна елонгація при 72°C – 7 хв.

Отримані амплікони зберігали у холодильнику при температурі +4°C (при довготривалому зберіганні – заморожували при температурі -20°C).

Для підтвердження успішної ампліфікації, отримані продукти ПЛР аналізували за допомогою електрофорезу в 1% агарозному гелі з використанням трис-ацетатного буферу (ТАЕ-буферу) та флуоресцентного барвника RedSafe™ Nucleic Acid Staining Solution (iNtRON, Республіка Корея): у 100 мл буферу розчиняли 1 г агарози, та додавали 1 мкл барвника. Для порівняння та аналізу отриманих даних під час форезу використовували маркер GeneRuler DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific Inc., США). Гель фотографували на транслюмінаторі.

Секвенування ампліфікованих послідовностей було проведено на замовлення з використанням відповідних праймерів (табл. 3.1) за протоколами виробника в компанії Macrogen Inc. (<http://www.Macrogen.com/>, Нідерланди).

3.5.3 Філогенетичний аналіз

Всього опрацьовано 113 зразків, ДНК успішно виділено із 46 зразків з України, Болгарії, Італії та Ізраїлю, для яких отримано 99 послідовностей трьох мітохондріальних маркерів (23S рДНК – 37, mt-spacer – 40, COI – 22) (Додаток В, табл. В1). Крім того, до аналізу включені 7 сіквенсів COI (*Gongolaria barbata*, *Ericaria crinita*, *Ericaria barbatula*) з 6 локалітетів Середземного моря (Адріатичне море, Балеарські острови, Сицилія, Мальта та Крит), що були люб'язно надані нам Др. Жоао Нейва (João Neiva) з Центру морських наук Університету Альгарве, Португалія (CCMAR). Додатково до аналізу включені послідовності, депоновані у онлайн-базах GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) та BOLD (<https://www.boldsystems.org/>): 149 послідовностей таксонів роду *Cystoseira* s.l. (23S рДНК – 43, COI – 39, mt-spacer – 67) та 19 послідовностей інших родів з родини *Sargassaceae* (23S рДНК – 8, COI – 3, mt-spacer – 8) (Додаток В, табл. В2).

Контиги були отримані шляхом поєднання прямих та зворотніх послідовностей у програмі DNA Baser 5.15.0 (DNA Baser Sequence Assembler v5 (2019),

Heracle BioSoft, www.DnaBaser.com). Критеріями для визначення якості отриманих нуклеотидних послідовностей були високий відсоток відповідності між прямою та зворотною послідовностями та хороша якість хроматограм. Вирівнювання отриманих послідовностей здійснювали за допомогою програми BioEdit (Hall, 1999) із використанням алгоритму ClustalW. Далі нуклеотидні послідовності редагували вручну, порівнюючи власні результати із послідовностями близьких видів, депонованими у Міжнародному банку генетичної інформації NCBI (ncbi.nlm.nih.gov). Пошук в NCBI здійснений за допомогою алгоритму BLASTn (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/>). Комбінацію (конкатенацію) індивідуальних вирівнювань для мультигенного філогенетичного аналізу проводили у програмі MEGA.X (Kumar et al., 2018).

Для вибору моделі нуклеотидних замінів (best substitution model), що найкраще відповідає кожному окремому набору даних, використовували програму jModeltest 2.1.10 (Darriba et al., 2012), застосовуючи інформаційний критерій Акаїке (AIC) (Akaike, 1974), на основі методу максимальної правдоподібності та вбудованого додатку PhyML (Guindon, Gascuel, 2003). Еволюційні моделі, використані для кожного окремого набору даних, вказані в табл. 3.2.

Табл. 3.2. Моделі нуклеотидних замінів, використані для побудови філогенетичних дерев

Набір даних (вирівнювання)	Модель нуклеотидних замінів
23S рДНК	GTR+I+G
COI	HKY+I+G
COI <i>Cystoseira</i> s.s.	HKY+I
mt-spacer	GTR+I+G
mt-spacer <i>Ericaria</i>	GTR+I
mt-spacer <i>Cystoseira</i> s.s.	GTR
Комбінація трьох генів (COI+23S+mt-spacer)	GTR+I+G
HKY – модель Хасегава-Кішино-Яно (Hasegawa-Kishino-Yano) (Hasegawa et al. 1985); GTR – генералізована оборотна-часова модель (шість параметрів швидкостей заміщення) (Tavaré 1986); G – гамма-розподілення для оцінки варіації частот між сайтами генетичних послідовностей; I – параметр, що враховує долю інваріантних сайтів в генетичній послідовності.	

Реконструкцію філогенетичних зв'язків здійснювали методами максимальної правдоподібності (Maximum likelihood - ML) та з використанням байєсівського підходу (Bayesian inference – BI).

Філогенетичний аналіз методом максимальної правдоподібності виконаний у програмі MEGA.X. Статистичну підтримку філогенетичних дерев забезпечували методом бутстрепа (1000 бутстреп-реплікацій).

Байєсівський аналіз проводили у програмі MrBayes-3.2.7 (Ronquist et al., 2012). Для статистичної підтримки клад філогенетичного дерева використовували бутстреп аналіз і параметри апостеріорної ймовірності, прораховані методом Монте-Карло в ланцюгах Маркова (Markov Chain Monte-Carlo, MCMC). Байєсівський аналіз проводили із наступними параметрами: кількість поколінь – 106, кількість запусків – 2, число паралельних ланцюгів – 4, запис параметрів кожного сотого покоління, параметр віджигу – 25%. Аналіз проводили до досягнення показника стандартного відхилення (standard deviation split) нижче 0,01.

Перегляд і редагування дерев, отриманих в результаті Байєсівського аналізу, здійснювали у онлайн-додатку Interactive Tree Of Life (iTOL v.5.5.1 – <https://itol.embl.de>) (Letunic, Bork, 2006).

Аналіз середніх генетичних дистанцій був використаний для оцінки рівня еволюційної дивергенції між таксонами роду *Cystoseira* s.l. Попарні генетичні дистанції вираховували з використанням двопараметричної моделі Кімури (K2P) (Kimura, 1980) за допомогою програми MEGA.X. Варіації частот між сайтами змодельовані з використанням гамма-розподілення (параметр форми = 6).

Реконструкція медіанної мережі, яка відображає філогенетичні відносини гаплотипів мтДНК, проводилася в програмі PopARTv.1.7 (<http://popart.otago.ac.nz>) (Leigh, Bryant, 2015) за допомогою алгоритму з'єднання медіан (Median-Joining – MJ) (Bandelt et al. 1999). Цей алгоритм виділяє групи близькоспоріднених гаплотипов і визначає гіпотетичного предка, щоб об'єднати гаплотипи в єдину парсімоніальную мережу.

Окремі отримані нуклеотидні послідовності депоновані в базі даних NCBI (GenBank) під номерами, вказаними в табл. В1 (Додаток В).

РОЗДІЛ 4
ПОРІВНЯЛЬНО-МОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ ТАКСОНІВ РОДУ
CYSTOSEIRA S.L.

Для розрізнення видів роду *Cystoseira* s.l. традиційно використовували різні макроморфологічні характеристики, зокрема: загальна будова талома (наявність одного або декількох основних стовбурів), форма підошви, будова апексу, гілочок першого порядку, кінцевих гілочок, наявності/відсутності придатків (листо- або шиповидних) та повітряних пухирів, форми тофулів (за наявності) (Gómez-Garreta et al., 2001; Cormaci et al., 2012). Одними 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 вищеперерахованих): характер поверхні стовбура (з кутикулою або без), 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).

Загалом, проведений порівняльно-морфологічний аналіз 194 екз. цистозір. Для Чорного моря досліджено 122 екз. з 17 пунктів: *Cystoseira bosphorica* – 54, *Cystoseira barbata* f. *barbata* – 63 та *Cystoseira barbata* f. *repens* – 5. З Левантійського басейну опрацьовано 72 зразки, що були відібрані у 9 пунктах: *Cystoseira rayssiae* (31 екз.), *Cystoseira compressa* (15), *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* (2), *Cystoseira foeniculacea* (2) та *Cystoseira* sp. (22) (Додаток В, табл. В1).

4.1 Макро- та мікроморфологічні особливості таксонів роду *Cystoseira* s.l. в Чорному морі

4.1.1 Вегетативні органи

Для всіх представників роду *Cystoseira* s.l. з Чорного моря характерним є прикріплення до субстрату за допомогою дископодібної підошви, а не гаптери (що характерно для деяких середземноморських видів). Одна із основних таксономічних ознак, яка є очевидною вже при першому огляді талому – це кількість стовбурів, які відходять від підошви. За цією характеристикою всі зразки чітко розділяються на дві групи – з одним головним стовбуром та із кущеподібним таломом, що має 8-20 тонких стовбурів, які відходять від підошви. За морфологічними ознаками ці дві групи, загалом, відповідають характеристиці двох видів, що раніше вказувалися для Чорного моря – *Cystoseira barbata* та *Cystoseira bosporica* (Садогурська, 2017а).

Відповідно до визначників (Зинова, 1967; Gómez Garreta et al., 2000; Cormaci et al., 2012; Verov et al., 2015) таломи цистозір, що мали один основний стовбур, були морфологічно визначені як *Cystoseira barbata*. *Cystoseira barbata* росте в прикріпленому і не прикріпленому стані. Прикріплені талом висотою 20-170 см прикріплюються до субстрату великою підошвою у формі диску (5-10 мм в діаметрі) (рис. 4.1А, Б). Колір талому темно-бурий, майже чорний. Стовбур циліндричний, біля основи товщиною 5-15 мм, висотою від 10 до 30 см, зазвичай густо вкритий епіфітами. Апекс основного стовбура дуже помітний, гладенький (рис. 4.1В). Від стовбура відходять бічні гілки двох типів: первинні, або головні, та вторинні, або адвентивні, які густо покривають поверхню стовбура. Перші мають довжину 100-400 мм, другі – 50-100 мм. Основа бічних гілок I порядку у *Cystoseira 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, коротше, ніж основні, часто зібрані волотями поблизу їх вершин. Шиповидні

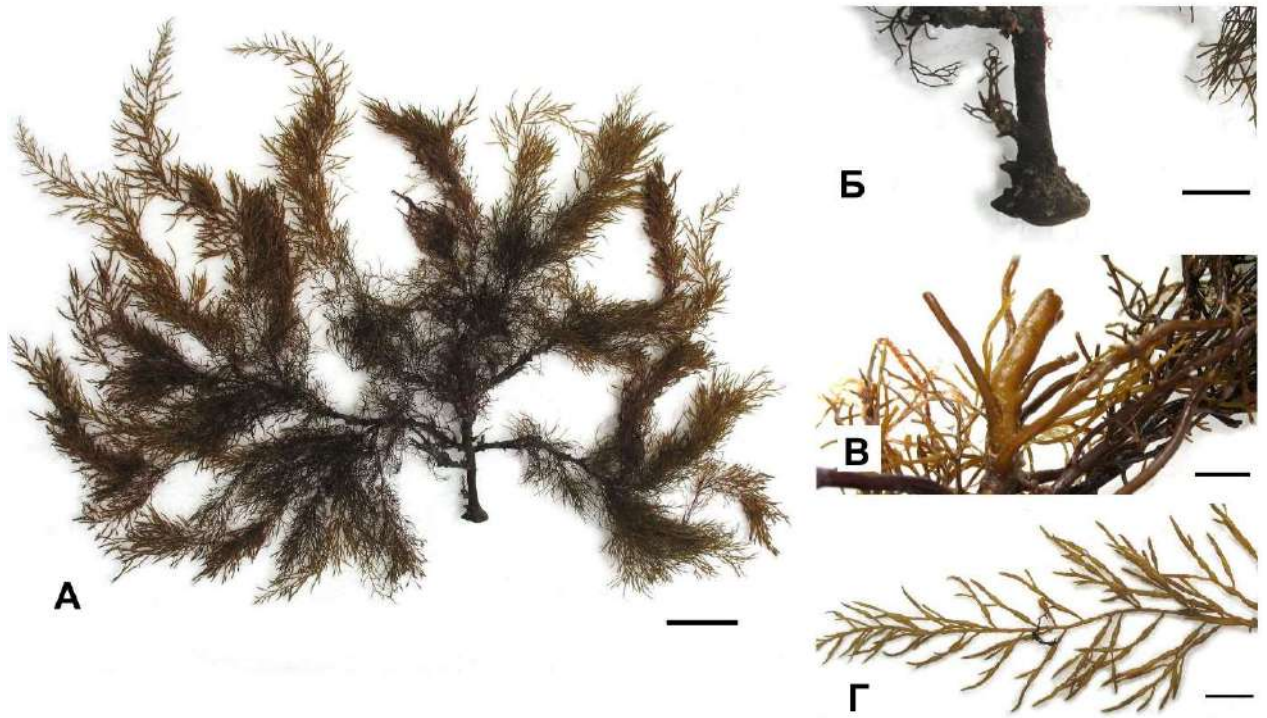


Рис. 4.1 Зовнішній вигляд типової *Cystoseira barbata* з Чорного моря (ваучер зразку BN1, відібраний в акваторії біля м. Мартъян). А – загальний вигляд талому, Б – підоснова у формі диску, В – апекс стовбура, Г – кінцева гілочка з повітряними пухирями та рецептакулами.

придатки та колючки відсутні на всіх частинах талому, що є характерною ознакою виду. Повітряні пухирі численні, довгасто-овальні, довжиною 7-15 мм та шириною 2-5 мм (довжина зазвичай в два-три рази більше ширини), розвиваються на бічних гілочках, особливо рясно поблизу рецептакулів; розташовуються поодинокі або чотковидно по 2-10 на гілках I-V порядків (рис 4.1Г).

Порівняльно-морфологічний аналіз показав, що всі зразки, відібрані в Чорному морі і визначені як *Cystoseira barbata*, відповідають загальному діагнозу виду, що наведений у різних визначниках (Sadogurska et al., 2021a,b). Водночас, вони характеризуються великим діапазоном морфологічної мінливості. Зокрема, найбільша мінливість серед вегетативних органів відмічена у показниках загального розміру талому, довжини основного стовбура та гілок, а також відсутності/наявності повітряних пухирів. Так, зразки із укороченим стовбуром (5-25 см) та товстими гілками зазвичай мали велику кількість повітряних пухирів (наприклад, зразки з Тилігульського лиману та м. Мартъян). На

противагу – дуже великі таломи (до 100-120 см) із довгим основним стовбуром (до 60 см) практично не мали повітряних пухирів (або з дрібними повітряними пухирями) (зразки із Батіліману, Сотери, Приморсько (Болгарія) та ін). А.Д. Зінова та А.О. Калугіна-Гутник за цими характеристиками виділяли дві форми – *Cystoseira barbata* f. *hoppei* (зразки із укороченим основним стовбуром) та *Cystoseira barbata* f. *barbata* («типові» зразки із великим таломом) (Зінова, Калугіна, 1974). Вони відмічали, що перша «форма» характерна для захищених та напівзахищених ділянок, а друга розвивається уздовж відкритих берегів. Наші спостереження підтверджують цю тезу, водночас нами відмічено велику кількість перехідних форм, що ставить під питання доречність виділення цих двох таксонів.

Крім того, у Джарилгацькій затоці, у заростях морської трави *Zostera marina* L., нами знайдені таломи неприкріпленої цистозіри, що мають значні морфологічні відмінності та відповідають опису таксону *Cystoseira barbata* f. *repens* A.D.Zinova & Kalugina. Таломи 30-50 см завдовжки, світло-коричневого або жовто-коричневого кольору. У неприкріпленої форми відсутня подошва, головний стовбур редукований або, якщо наявний, – дуже короткий та тонкий (2-4 мм) (рис. 4.2А). Бічні гілки тонкі (2-3 мм), гладенькі, відходять хаотично, їхня довжина 15-30 см. Кінцеві гілочки ниткоподібні, з великою кількістю овальних повітряних пухирів, що розташовані у вигляді чоток (по 3-6 пухирів). Рецептакули наявні лише у деяких таломів, веретеновидні, 8-12 мм в довжину, без шпиків, але із стерильним відростком на кінці.

Таломи із великою кількістю стовбурів, що відходять від однієї подошви (т.з. куцисті таломи), відповідають діагнозу виду *Cystoseira bosporica*, який був наданий Sauvageau (1912) та пізніше уточнений Berov *et al.* (2015). Зразки цього виду мають багато (8-12, до 21) гнучких стовбурів, що кріпляться до субстрату однією дископодібною подошвою діаметром 7-30 мм. Стовбури тонкі, довжиною 5-80 см і товщиною 3-5 мм, з гладкою поверхнею та частіше

без епіфітів. Таломи зазвичай 30-70 см в висоту, але іноді можуть сягати висоти до 1 м. Апекси стовбурів добре помітні, витягнуті та гладенькі (без колючок) (Sadogurska et al., 2021a,b).

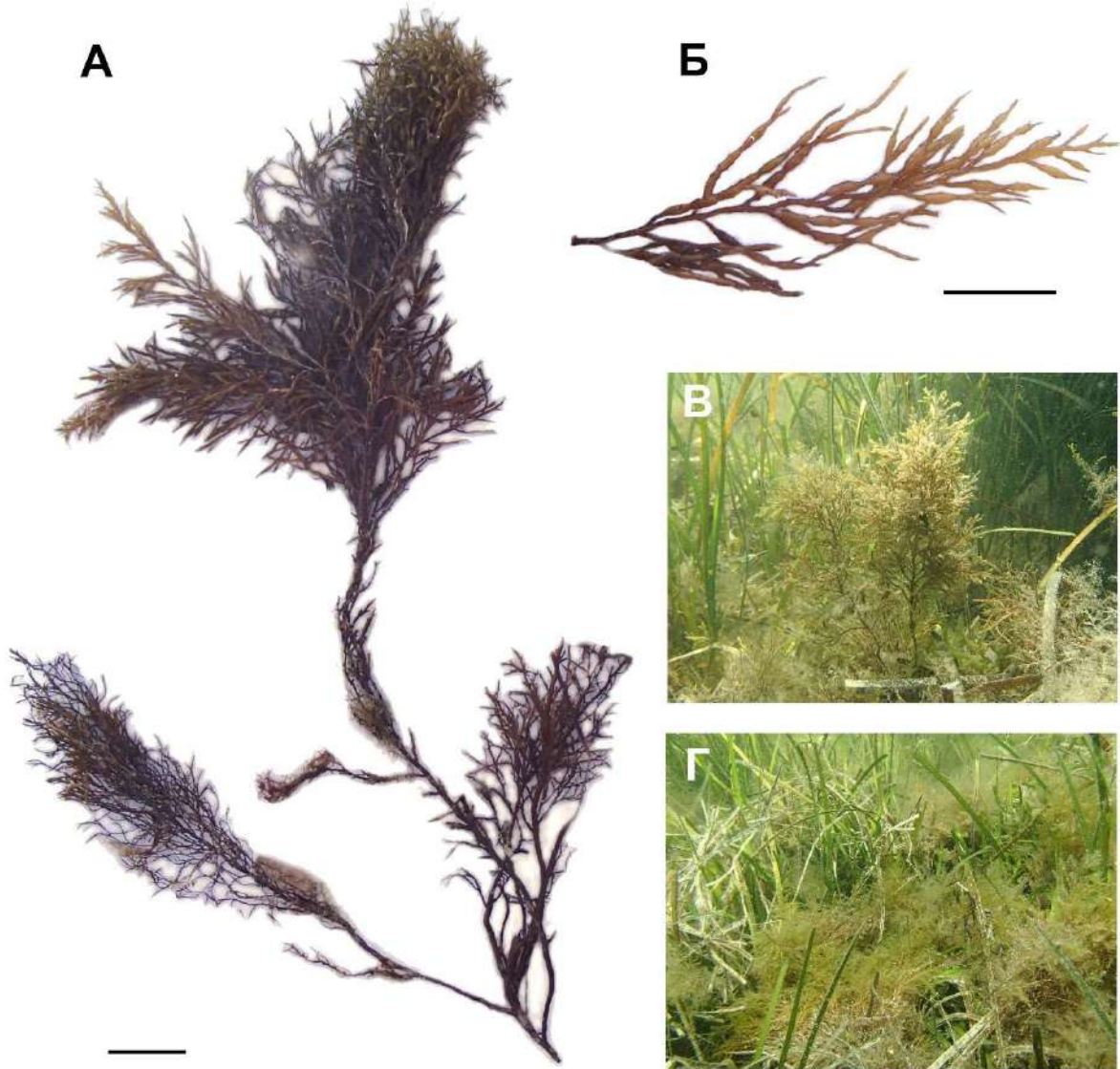


Рис. 4.2 Неприкріплена *Cystoseira barbata* f. *repens* з Чорного моря (зразок відібраний в акваторії Джарилгацької бухти). А – загальний вигляд талому, Б – кінцева гілочка з повітряними пухирями та рецептакулами, В – загальний вигляд талому *in situ*, Г – *C. barbata* f. *repens* в заростях морської трави *Zostera marina* L.

Від декількох основних стовбурів відходять гілки другого порядку. Верхня гілочка гладка, без колючковидних придатків чи шипиків. Адвентивні гілки нечисленні і утворюються тільки тоді, коли після опадку головної гілки

залишається виступ у вигляді пенька. Довжина основних бічних гілок варіює від 60 до 180 мм, адвентивних – від 30 до 100 мм. На кінцях молодих гілочок часто спостерігається явище іридесценції (синьо-блакитного світіння) (Sadogurska et al., 2021a,b).

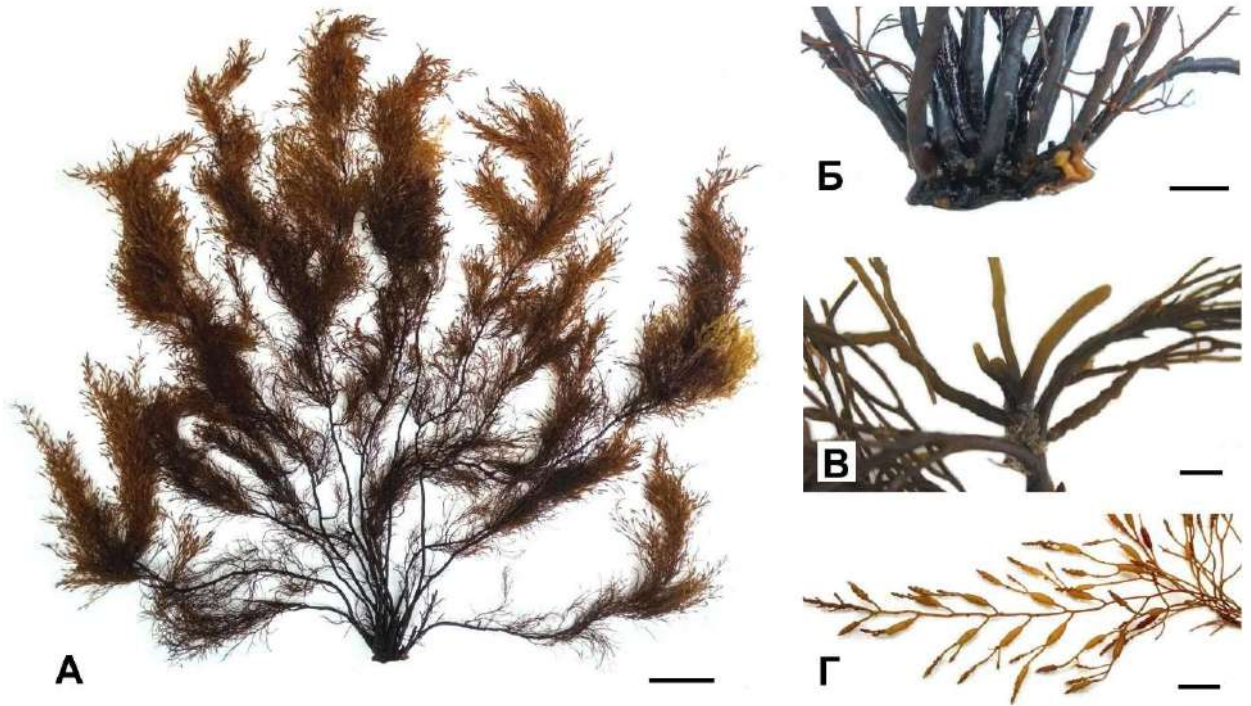


Рис. 4.3 Зовнішній вигляд типової *Cystoseira bosphorica* з Чорного моря (ваучер зразку CN1, відібраний в акваторії біля м. Мартьян). А – загальний вигляд талому, Б – підоснова у формі диску, В – апекс стовбура, Г – кінцева гілочка з повітряними пухирями та рецептакулами.

Повітряні пухирі овальної, іноді – трикутної форми, роздуті, з двома різками на верхніх кінчиках, на яких найчастіше розвиваються рецептакули. Зазвичай повітряні пухирі розташовані по одному. Довжина пухирів 5-8 мм (в 1-2 рази більше ширини), ширина 4-5 мм.

Веgetативні органи *Cystoseira bosphorica* характеризуються морфологічною мінливістю, хоча її діапазон набагато менший ніж у *Cystoseira barbata*. Зразки, що мешкають 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). Таломі із захищених місць можуть

мати розміри до 1 м та характеризуються наявністю великої кількості крупних повітряних пухирів (Sadogurska et al., 2021a,b).

4.1.2 Генеративні органи

Дорослі багатоклітинні таломи *Cystoseira barbata* та *Cystoseira bosphorica* – спорофіти, а гаметофіт зазвичай має мікроскопічні розміри та виглядає як система розгалужених ниток. Чоловічі та жіночі гаметангії утворюються всередині концептакулів (скафідіїв), на рецептакулах.

У *Cystoseira barbata* рецептакули розташовуються на кінцях гілок по одному, мають довжину 2-20 мм і ширину 1-3 мм, овальні або веретеновидні, без шипиків, з гладкою і трохи хвилястою поверхнею та на вершині зі стерильним відростком (мукроном) (рис. 4.4).

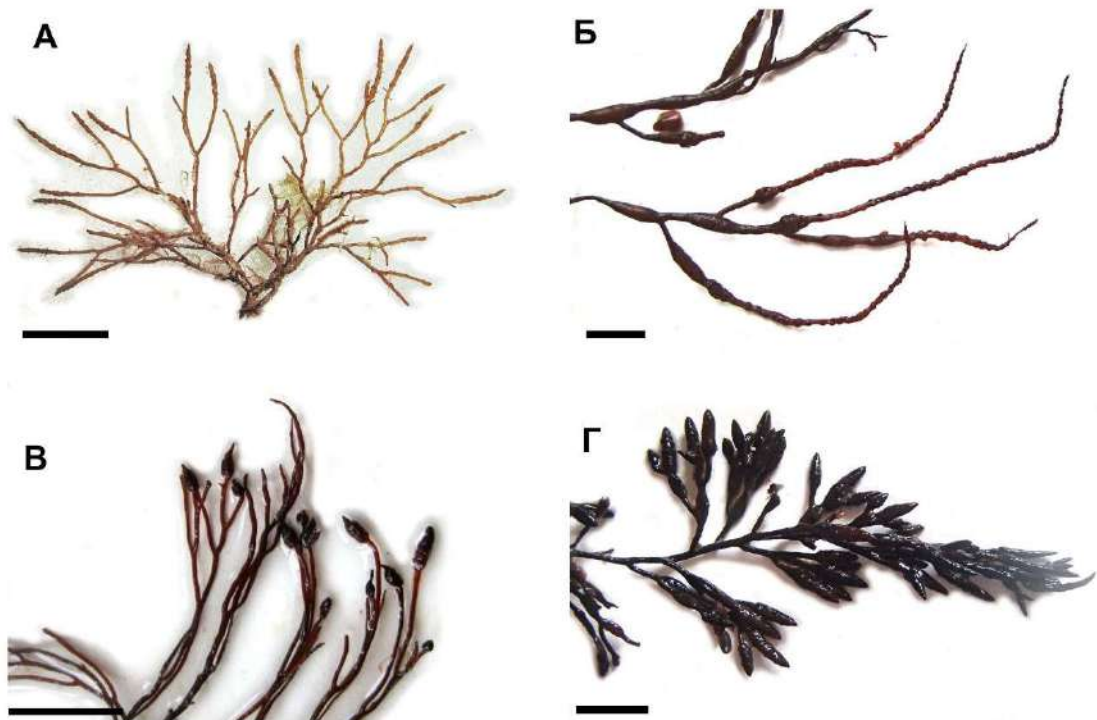


Рис. 4.4 Морфологічна мінливість рецептакулів *Cystoseira barbata* з Чорного моря: А – ваучер BS1, Сотера, 2018; Б – ваучер BT1, Одеська обл., Тилігульський лиман 2017; В – Тарханкутський п-ів, м. Прибойний, 2012; Г – ваучер BVg1, окол. м. Приморсько, 2017.

Хоча чорноморські зразки *Cystoseira barbata* цілком відповідали діагнозу виду, вони продемонстрували високий рівень морфологічної мінливості (Садогурська, 2015). Наприклад, зразки з Тилігульського лиману і мису Мартьяна мали довгі серпоподібні рецептакули (довжиною 10-20 мм, до 40 мм) з численними чотковидними повітряними пухирями (розміром близько 5×9 мм). Деякі рецептакули були розгалужені, з дуже помітними концептакулами. Зразки з Батилімана, Сотери та Болгарії (Приморсько) мали мало повітряних пухирів і характеризувались меншими (довжиною 7-8 мм) веретеноподібними або овальними рецептакулами з гладенькою поверхнею.

Водночас, наші спостереження показали, що ці різні «форми» не мають чітко визначених меж, різні форми іноді зустрічаються поряд, а в деяких випадках навіть на одному і тому ж таломі можна виявити кілька ознак «різних форм». Найчастіше таломи з численними аероцистами знаходили в місцях, захищених від сильних хвиль. Форма та розмір посудин також чітко залежать від сезону.

Рецептакули *Cystoseira bosphorica* циліндричної форми, довжиною 3–5 мм, з тупою вершиною і без стерильного відростка. Рецептакули мають помітні концептакули та іноді – колючі придатки у вигляді шипиків (рис. 4.4).

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

Деякі зразки не мали колючок на рецептакулах (рис. 4.5В, Г), деякі мали один або два бокові шипики (як зазначали Verov et al., 2015), але приблизно у третини досліджуваних зразків *C. bosphorica* було по декілька шипиків і довгі рецептакули із дуже помітними концептакулами (рис. 4.5А, Б). Цікаво, що ми не знайшли жодних закономірностей щодо варіацій цієї характеристики: зразки з колючками та без них на рецептакулах іноді трапляються в одному і тому ж місці (а в деяких випадках на одній і тій же рослині). Повітряні пухирі є дуже характерними для *C. bosphorica*, хоча, як і у *C. barbata*, таломи, що виявлені в місцях з сильним впливом хвиль, зазвичай не мали повітряних пухирів.

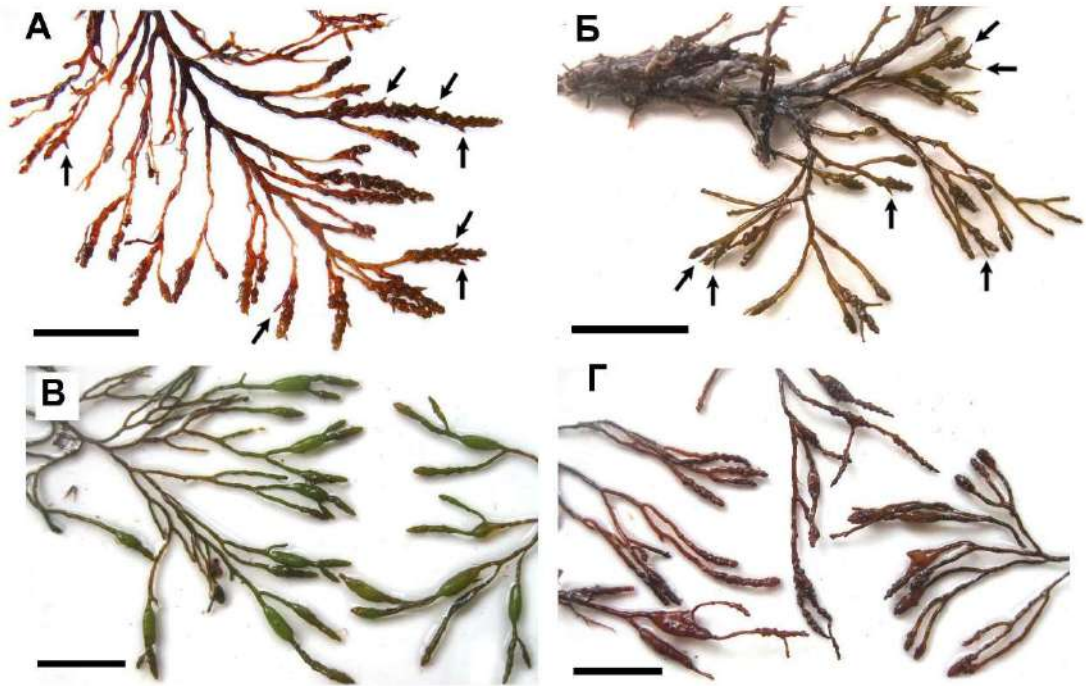


Рис. 4.5 Морфологічна мінливість рецептакулів *Cystoseira bosphorica* з Чорного моря; стрілками відмічені шиповидні вирости на рецептакулах: А – ваучер СAd, Гурзуф, скелі Адалари, 2017; Б – ваучер ВМ1, мис Мартьян, 2017; В – ваучер СКЗ, Коктебельська бухта, 2015; Г – ваучер СDор, Тарханкутський п-ів, 2017.

Вивчення поперечних зрізів рецептакулів цистозір показало схожість їх анатомічної будови у *Cystoseira barbata* та *Cystoseira bosphorica* у загальному плані, проте певну відмінність у деяких деталях та розмірах. У *Cystoseira barbata* концептакули невеликі, на поперечному зрізі спостерігається 5-7 концептакулів одночасно (рис. 4.6А). У *Cystoseira bosphorica* – навпаки, концептакули великі, в 1,5-2 більші, ніж у *Cystoseira barbata*, та розташовані по 1-3 (рис. 4.7А).

У двостатевих концептакулах цистозір, на підстилаючому шарі (трактуються більшістю авторів як гаметофіт), розвиваються гаметангії: великі грушоподібні темні оогонії і дрібні овальні антеридії (Садогурська, 2016а,б).

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, які зібрані на стерильних гілочках (рис. 4.6Б, рис. 4.7Б).

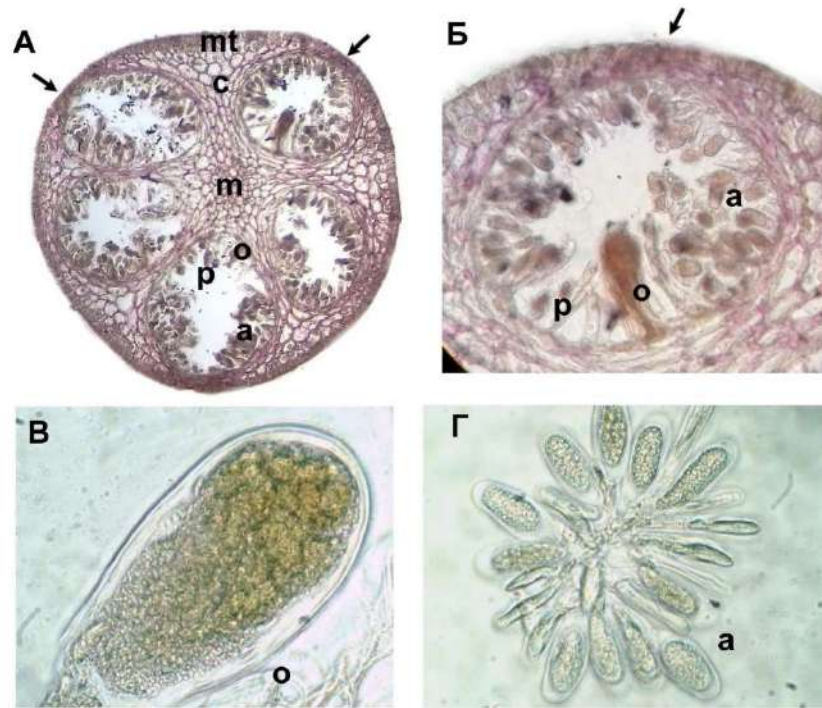


Рис. 4.6 Генеративні органи *Cystoseira barbata*. А – поперечний зріз рецептакулів (зabarвлення гематоксилином; Об.×40, Ок.×15); Б – поперечний зріз концептакула (зabarвлення гематоксилином; Об.×90, Ок.×15); В – оогоній; Г – антеридії; м – медула, с – кора, mt – меристодерма, а – антеридії, о – оогонії, р – парафізи; стрілками показані пори концептакулів.

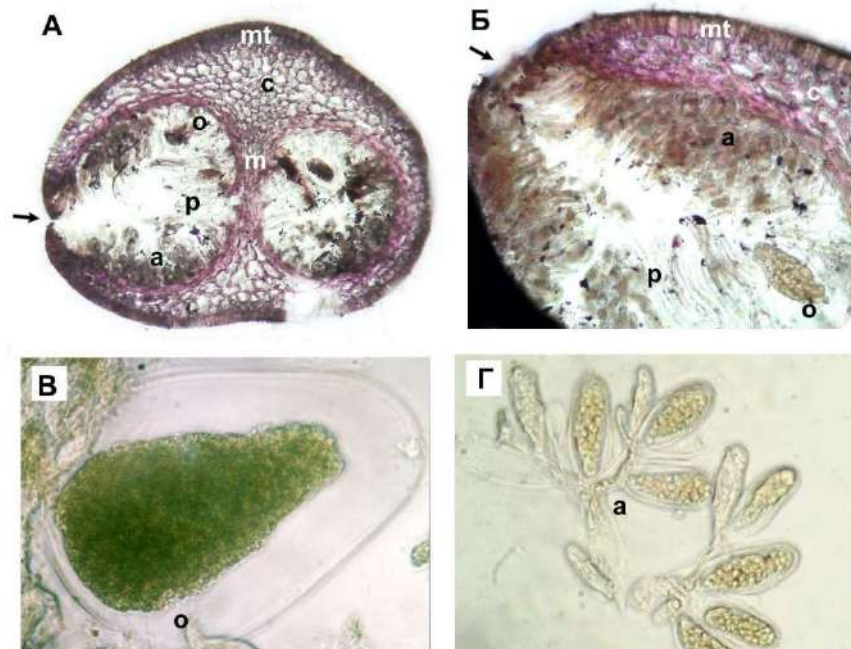


Рис. 4.7 Генеративні органи *Cystoseira bosporica*. А – поперечний зріз рецептакулів (зabarвлення гематоксилином; Об.×40, Ок.×15); Б – поперечний зріз концептакула (зabarвлення гематоксилином; Об.×90, Ок.×15); В – оогоній; Г – антеридії; м – медула, с – кора, mt – меристодерма, а – антеридії, о – оогонії, р – парафізи; стрілками показані пори концептакулів.

В результаті дослідження встановлено, що у *Cystoseira barbata*, яйцеклітини округлі, іноді яйцевидні (рис. 4.6В) (Садогурська, 2016а,б). Антеридії цистозір в 7-10 разів менші за огонії. За нашими спостереженнями, антеридії зібрані на тонких прозорих гілочках (редукований гаметофіт) групами до 20-25 штук (рис. 4.6Г). Кожен антеридій містить 64 рухливі дводжгутикові чоловічі гамети.

У *Cystoseira bosphorica* яйцеклітини яйцевидні або овальні, довжина приблизно в 3,5-4 рази більша за ширину (рис 4.7В) (Садогурська, 2016а,б). Форма антеридіїв також більш-менш постійна, але зразки, відібрані біля м. Мартьян та Карадагу, мають антеридії, у яких довжина в 3,5-4 рази більша за ширину замість звичайної різниці в 2-4 рази (рис 4.7Г).

4.1.3 Анатомічна характеристика

У цистозір на поперечному зрізі стовбура виділяються три шари тканин: 1) медула або серцевина – центральний шар, 2) коровий шар (кора), що заповнює більшу частину стовбура, і 3) меристодерма, яка розташована ззовні. При розділенні цистозір на три окремі роди Orellana et al. (2019) запропонували розглядати особливості анатомічної будови як додаткову ознаку, що дозволяє відрізнити один рід від іншого.

Аналіз анатомічної будови *Cystoseira barbata* показав, що медула складається із дрібних клітин округлої форми (рис. 4.8Ф). Кора складається 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. У *Cystoseira barbata* f. *repens*, на відміну від прикріплених форм, стінки клітин значно тонші, а самі клітини більші.

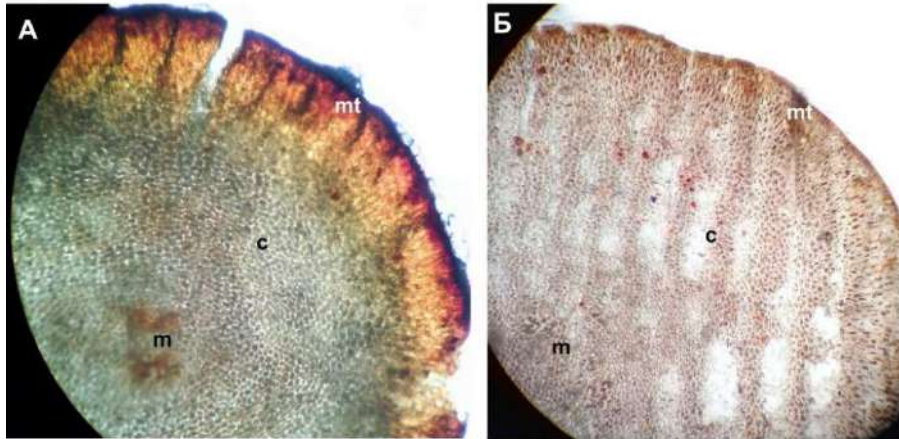


Рис. 4.8. Поперечний зріз стовбура *Cystoseira barbata* (А) та *Cystoseira bosphorica* (Б) (збарвлення гематоксином; Об.×40, Ок.×15); m – медула, с – кора, mt – меристодерма

Анатомічна будова бічних гілок і найбільш молодих верхівкових ділянок стовбура *Cystoseira bosphorica* подібна з таким у *Cystoseira barbata* (рис. 4.8Б). Медула також складена дрібними округлими клітинами, що групуються у центрі. А от клітини кори, що відрізняються більш тонкими стінками, ближче до центра мають округлу форму, а далі витягуються. Відмінною також є форма клітин кори – вони не квадратної форми, а витягнуті у радіальному напрямку.

4.1.4 Порівняльно-морфологічний аналіз

Для порівняльно-морфологічного аналізу були вивчені зразки *Gongolaria barbata* та *Ericaria crinita* з Північної Адріатики, а також *Ericaria barbatula* з Сицилії та Криту (Sadogurska et al., 2021a,b).

Середземноморські зразки *Gongolaria barbata*, зібрані в Адріатичному морі, мають один довгий стовбур (каулоїд), довжиною від 10–15 см до 60 см; 3–5 мм у діаметрі, з дуже помітним і гладеньким апексом. Навесні таломи *Gongolaria barbata* можуть сягати до 1–1,5 у висоту. У зразків із північної частини Адріатичного моря відмічено галуження основної вісі і формування «псевдокущистого» талому (Falace, Bressan, 2006). Первинні гілочки циліндричні, мають довжину до 60 см і діаметр 3,5 мм. На пеньках, що залишаються від первинних гілочок, восени та взимку можуть з'являтися адвентивні гілочки. Таломи характеризувались відсутністю шиповидних придатків, тофул та іридесценції. Повітряні пухирі (до 8 мм) одиночні або зібрані у вигляді чоток;

криптостоми численні. Гермафродитні рецептакули мали циліндричну, ланцетоподібну або веретеноподібну форму, із мукроном на верхівці, довжиною 0,5–2 см (до 3 см). За загальною будовою, зразки *Gongolaria barbata* із Середземного моря не відрізняються від чорноморських зразків і за всіма ознаками належать до одного виду.

Анатомічна будова зразків *Gongolaria barbata* із Середземного моря не досліджувалася. Водночас за даними Orellana et al. (2019) відомо, що рід *Gongolaria* характеризується товстими стінками корових клітин та квадратною формою клітин меристодерми. Результати проведеного анатомічного аналізу зразків *Cystoseira barbata* із Чорного моря показали, що вони цілком відповідають цьому опису.

Відповідно до ідентифікаційних ключів, для *Cystoseira bosporica* найближчими видами морфологічно є *Ericaria crinita* та *Ericaria barbatula*. Для середземноморської *Ericaria crinita* є характерним куцистий талом, що має численні (від 2 до 20) циліндричні стовбури (каулоїди), довжиною до 20–30 см, діаметром 3–5 мм (рис. 4.9).



Рис. 4.9. Зовнішній вигляд типової *Ericaria crinita* із Середземного моря за (Mangialajo et al., 2008).

Талом прикріпляється до субстрату базальною підшвою дисковидної або видовженої форми. Стовбури темно-коричневі, без колючок, але з численними

рубцями від відмерлих старих первинних гілочок. Апекси стовбурів вкриті колючками. Первинні гілочки, довжиною до 20 см, циліндричні, з рідкісними невеликими колючками біля основи. Кінцеві гілочки тонкі, з помітними криптостомами і без колючих придатків; повітряні пухирі, як правило, відсутні. Кінцеві гілочки на вершині мають компактні та циліндричні рецептакули (8–10 мм (до 15 мм) × 1–1,5 мм), завжди на вершині без стерильного відростку (мукрону); рецептакули іноді з колючками. Концептакули трохи помітні та гермафродитні.

Таломи *Ericaria barbatula* з Сицилії та Криту мають до 20–30 см у висоту (коли фертильні – до 30–40 см). Талом куцистий, від однієї підосви ростуть від 3 до 11 стовбурів довжиною 10–20 см і діаметром 2,5–3,5 мм. Апекс стовбура гладенький і помітний. Адвентивні гілочки формуються біля основи відмерлих первинних гілочок. Кінцеві гілочки циліндричні у основи і ниткоподібні на кінцях, довжиною 5 см. Рецептакули компактні, шилоподібні, шорсткі, із стерильним відростком на вершині (мукроном); на рецептакулах також формують шиловидні бічні придатки. На рецептакулах формується кілька гермафродитних концептакулів діаметром приблизно 450–500 мкм (Savonitto et al., 2019).

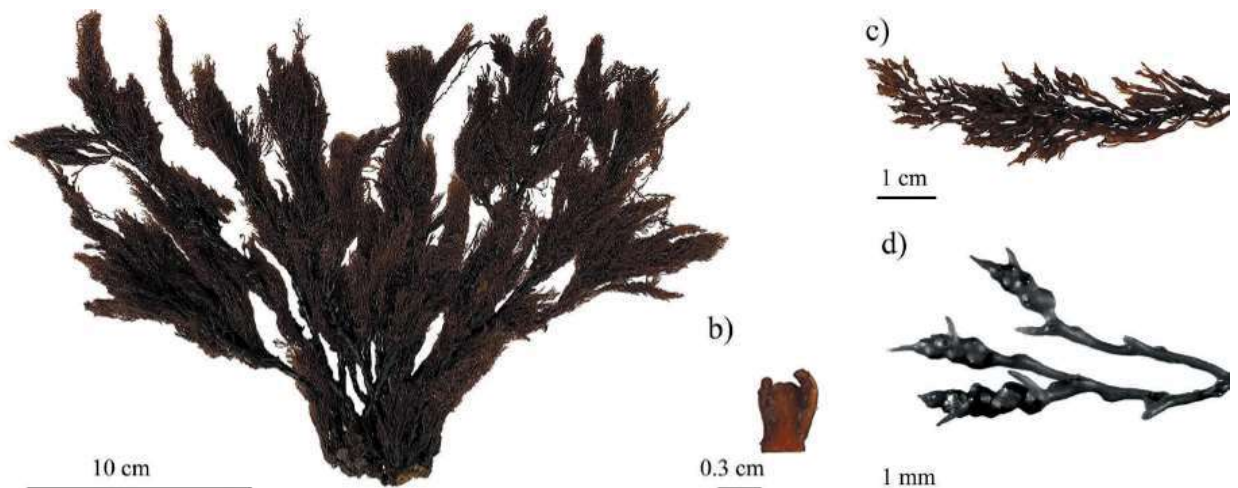


Рис. 4.10. Зовнішній вигляд типової *Ericaria barbatula* із Середземного моря (джерело: Savonitto et al., 2019)

Порівняльний аналіз *Cystoseira bosphorica*, *Ericaria barbatula* та *Ericaria crinita* показав, що всі три таксони мають наступні спільні характеристики (табл. 4.1): кущистий талом, подошва у вигляді диска, численні циліндричні, довгі, гладенькі стовбури, відсутність тофул, відсутність шипів на вторинних і кінцевих гілочках, а також компактні овальні рецептакули, які, як правило, мають колючі придатки (Sadogurska et al., 2021a,b). Ці унікальні характеристики відрізняють цю групу від інших таксонів *Ericaria*.

Berov et al. (2019) характеризували рецептакули *Cystoseira bosphorica* як «циліндричні, горбисті, прості або роздвоєні, 5–12 мм × 1,5–2 мм, з тупою верхівкою і іноді з коротким боковим колючим придатком; концептакули ледве помітні». Відсутність колючок на рецептакулах була запропонована як одна з характеристик, що відрізняє *Cystoseira bosphorica* від середземноморських *Ericaria crinita* та *Ericaria barbatula*.

Таблиця 4.1. Основні характеристики досліджуваних таксонів на основі власних спостережень та даних Зінової (1967), Калугиної-Гутник (1975), Gómez-Garreta et al. (2001), Cormaci et al. (2012), Berov et al. (2015) та Orellana et al. (2019). Унікальні характеристики таксону виділені жирним шрифтом. Спільні характеристики виділені сірим кольором.

Таксон	<i>Cystoseira bosphorica</i> Sauvageau	<i>Ericaria crinita</i> (Duby) Molinari & Guiry (2020: 5) f. <i>crinita</i>	<i>Ericaria barbatula</i> (Kützing) Molinari & Guiry (2020: 5)	<i>Gongolaria barbata</i> (Stackhouse) Kuntze (1891: 895)
Характеристики				
Базіонім	<i>Cystoseira bosphorica</i> Sauvageau (1912: 413, 529)	<i>Cystoseira crinita</i> Duby (1830: 936)	<i>Cystoseira barbatula</i> Kützing (1860: 17) <i>emendavit</i> Cormaci, G. Furnari & Giaccone in Cormaci <i>et al.</i> (1992: 25)	<i>Abrotanifolia barbata</i> Stackhouse (1809: 81)
Синоніми	<i>Cystoseira crinita</i> f. <i>bosphorica</i> (Sauvageau) A.D.Zinova & Kalugina (1974: 118)	<i>Fucus crinitus</i> Desfontaines (1799: 425) <i>nom. illeg.</i> <i>Cystoseira granulate</i> Schousboe in Bornet (1892: 256) <i>nom.</i> <i>inval.</i> <i>Carpodesmia crinita</i> (Duby) Orellana & Sansón in Orellana et al. (2019: 14)	<i>Cystoseira graeca</i> Schiffner ex Gerloff & Nizamuddin (1975: 56) <i>Carpodesmia</i> <i>barbatula</i> (Kützing) Orellana & Sansón in Orellana et al. (2019: 14)	<i>Fucus barbatus</i> Goodenough & Woodward (1797: 103, 128) <i>nom. illeg.</i> <i>Cystoseira barbata</i> (Stackhouse) C.Agardh (1820: 57) <i>Cystoseira hoppei</i> C.Agardh (1821: 59) <i>Cystoseira barbata</i> var. <i>hoppei</i> (C.Agardh) J.Agardh (1842: 51) <i>Treptacantha barbata</i> (Stackhouse)

				Orellana & Sansón in Orellana <i>et al.</i> (2019: 10)
Поширення	Чорне море та Босфор	Середземне море та турецьке узбережжя Чорного моря	Середземне море	Середземне море і Чорне море
Загальний вигляд	Куцистий талом, підосва у вигляді диска, численні циліндричні довгі гладенькі стовбури, відсутність тофул, відсутність шипів на вторинних і кінцевих гілочках, компактні рецептакули			Один стовбур, що відходить від підосви у формі диску, тофули і колючки відсутні
Висота талому	30–100 см	25–30 см	20–30 (до 40) см	20–130 (–170) см
Стовбури (каулоїди)	5–20 штук, 2–6 мм в діаметрі, 5–90 см в довжину	До 20 штук, 2–5 мм в діаметрі, 10–30 см в довжину	3–7 (іноді – до 11) штук , 2–3 мм в діаметрі, 3–40 см в довжину	Одинарний, 3.5–12 мм в діаметрі, 10–60 см в довжину
Апекс	Помітний апекс гладенький	Помітний апекс покритий шипиками та колючками	Помітний апекс гладенький	Помітний витягнутий апекс гладенький
Колючки на нижніх гілочках	Відсутні	Невелики колючки у основи гілочок	Відсутні	Відсутні
Кінцеві гілочки	Циліндричні	Циліндричні	Циліндрично-нитковидні	Циліндрично-нитковидні
Криптостоми	Численні і добре помітні	Численні і добре помітні	Розосереджені, але добре помітні	Численні, не дуже помітні
Повітряні пухири	Чисельні та крупні на екземплярах, що ростуть у закритих бухтах; дрібніші на екз. із відкритих місць	Зазвичай відсутні, дуже рідко можуть з'являтися біля рецептакулів	Відсутні	Чисельні, крупні, овальні, по-одному або у вигляді чоток (до 10 шт)
Форма рецептакулів	Циліндричні або довгі витягнуті, горбисті, без мукрону	Циліндрично-овальні, гладенькі, без мукрону	Овальні, дрібні, горбисті, з мукроном	Веретеновидні або серповидні, гладенькі, з мукроном
Розмір рецептакулів	2–10 (до 15) мм × 1 мм	2–10 мм × 1–2 мм	2–4 мм × 1 мм	3.5–15 (до 30) мм × 1–1.2 мм
Шипики на рецептакулах	Зазвичай відсутні, але частно з одним-двома короткими шипиками (іноді – по 3-5)	Часто відсутні, але якщо є – то по декілька коротких шипиків	Завжди із 1-3 довгими шиловидними придатками	Відсутні
Иридесценція	Іноді молоді частини талому мають блакитну іридесценцію	Зрідка наявна слабка іридесценція	Відсутня	Відсутня

У той же час близько третини досліджених зразків *Cystoseira bosphorica* характеризувалися колючими (до 4–5 шипиків на рецептакулах), довгими (4–9 мм, до 15 мм) рецептакулами із дуже помітними концептакулами. Це наближає *Cystoseira bosphorica* до середземноморської *Ericaria barbatula*, яка зазвичай має шипики на рецептакулах. Більш того, *Cystoseira bosphorica* та *Ericaria*

barbatula чітко відрізняється від *Ericaria crinita* тим, що не мають шипиків на апексі стовбурів та первинних гілочках (у *Ericaria crinita* колючки наявні). Таким чином, ми погоджуємося з Verov *et al.* (2019), що *Cystoseira bosphorica* морфологічно набагато ближче до *Ericaria barbatula*. Ця подібність змусила деяких дослідників припустити можливу синонімію *Cystoseira bosphorica* та *Ericaria barbatula* (Cormaci *et al.* 2012, Taşkin *et al.* 2012). Однак *Ericaria barbatula* відрізняється від обох таксонів такими унікальними характеристиками: зазвичай має невеликий розмір талому, меншу кількість каулоїдів, кінцеві гілки тонкі і ниткоподібні, рецептакули дрібні, із мукроном (стерильним відростком) та з бічними шиловидними придатками. У свою чергу, *Cystoseira bosphorica* відрізняється поєднанням таких ознак: повна відсутність колючих придатків на всіх гілочках та апексі, великий розмір талому (до 100–120 см), наявність численних повітряних пухирів та рецептакули завжди з тупим кінцем і часто – з колючками.

Серед видів, близьких до *Cystoseira bosphorica*, Orellana *et al.* (2019) дають опис анатомічної будови лише виду *Ericaria crinita* (рис. 4.11). Цей вид, як і загалом рід *Ericaria* має округлі клітини кори із тонкими стінками, а клітини меристодерми витягнуті і мають еліпсоїдну або прямокутну форму. Аналіз зразків *Cystoseira bosphorica* показав практично ідентичну анатомічну будову.

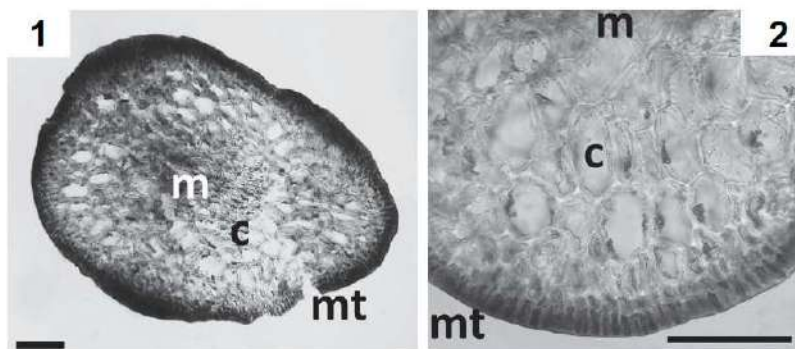


Рис. 4.11. 1 – Поперечний зріз через бічну гілочку *Ericaria crinita* (ваучер зразку HGI–A14570). 2 – Наближене зображення трьох вегетативних тканин (Orellana *et al.*, 2019)

4.2 Макро- та мікроморфологічні особливості таксонів роду *Cystoseira* s.l. Левантійського басейну

4.2.1 Вегетативні органи

Аналіз зразків, відібраних в Ізраїлі, свідчить про наявність 5 таксонів, що відрізняються за морфологічними характеристиками. Зокрема, досить чітко виділяються зразки із відсутніми тофулами та численними сплющеними гілочками, що були визначені як *Cystoseira compressa*, *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* та *Cystoseira foeniculacea*. Зразки, що мають тофули, відрізняються широким діапазоном морфологічної мінливості і розділяються на дві окремі форми. Одна форма була визначена як типова *Cystoseira rayssiae* (ендемичний вид Левантійського басейну), а друга форма умовно була визначена як *Cystoseira* sp.

Таломи *Cystoseira compressa* куцисті, від дископодібної підошви відходить декілька (3-5) дуже коротких (1-3 см) стовбурів (рис. 4.12А). На початку сезону молоді таломи мають вид розетки, від підошви може відходити лише один стовбур, пізніше формуються додаткові. Розмір таломів варіюється залежно від впливу хвиль – на відкритих місцях таломи залишаються у вигляді розетки і не перевищують у висоту 6-10 см, у захищених місцях (наприклад у захищених «басейнах» на верметидних платформах) висота талома може сягати 50-60 см. Колір таломів темно-коричневий. Стовбури циліндричні, іноді трохи сплюснуті, 3-5 мм в діаметрі. Апекс стовбурів гладенький, позбавлений колючок, як і всі інші частини талому (рис. 4.12Г). Тофули відсутні, від основного стовбура відходять гілочки; навесні вони короткі (до 5-6 см), у основи сплющені (1-2 мм в товщину, і до 1,5 см в ширину); влітку під час фертильної фази гілочки можуть сягати 30-40 см у довжину і зазвичай є циліндричними у основи (рис. 4.12Б). Кінцеві гілочки залишаються трохи сплющеними протягом всього сезону (3-4 мм в ширину), на кінцях вони дихотомічно галузяться (рис. 4.12В). Криптостоми добре помітні на сплющених частинах талому, де вони розташовані в два ряди. Повітряні пухирі формуються на таломах, що розви-

ваються у захищених місцях; вони численні, овальні (до 5 мм в довжину), найчастіше – одиночні, але іноді можуть розташовуватися поряд по 2-3 шт. Таломи без іридесценції.

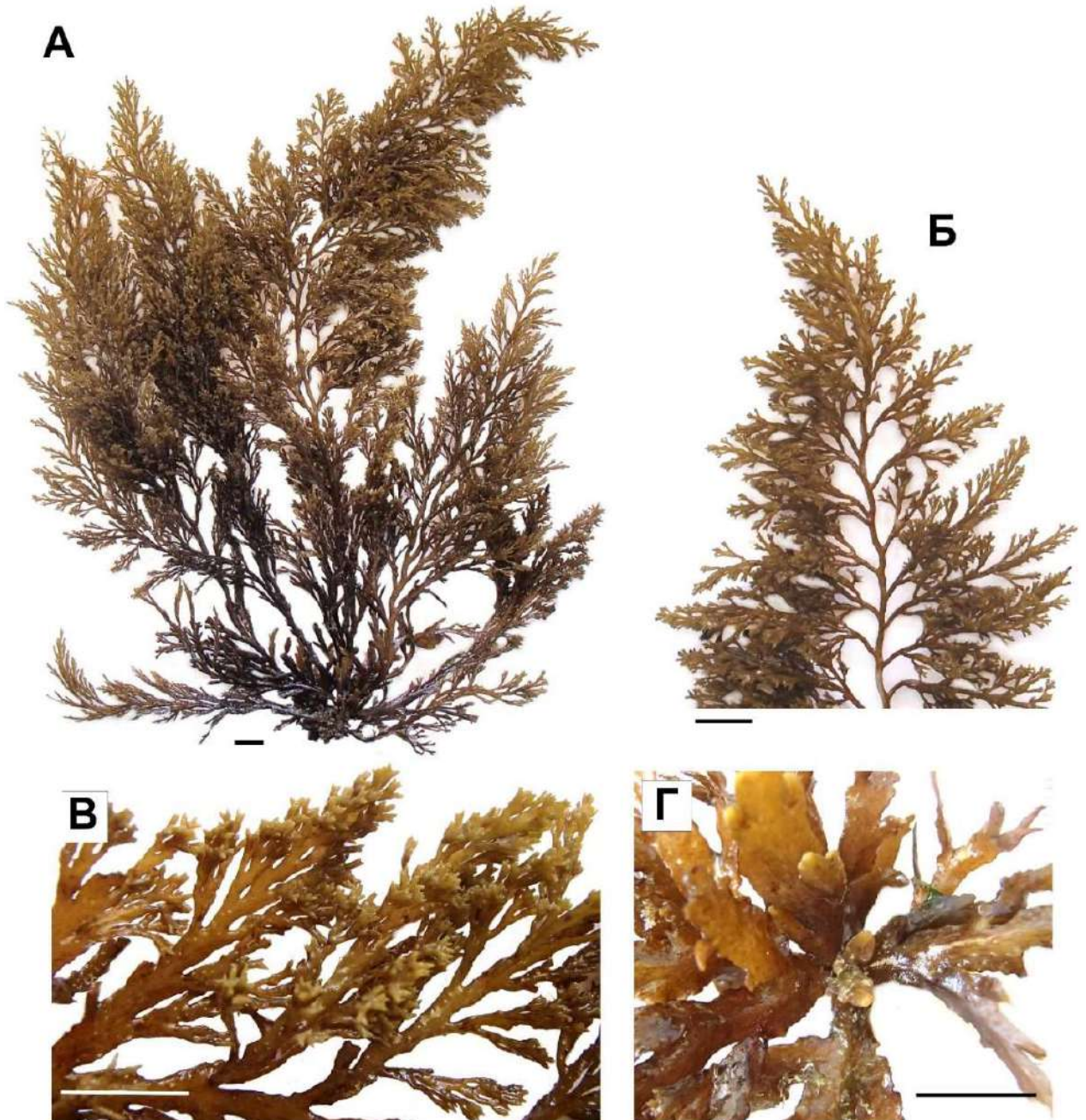


Рис. 4.12 Зовнішній вигляд типової *Cystoseira compressa* з Левантійського басейну (ваучер зразку ВС5, відібраний у пункті Ха-Бонім). А – загальний вигляд талому, Б – деталі будови гілочки, В – кінцева гілочка з рецептакулами, Г – апекс стовбура.

Зразки цистозір, відібрані на глибині 9 м у пункті Рош-Ханікра (північ Ізраїлю), за сукупністю ознак були визначені як *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*. Таломи кущисті, із 2-3 дуже короткими стовбурами (рис. 4.13А). У висоту таломи всього 10-15 см, колір жовтувато-коричневий, на кінцях майже жовтий. Стовбури довжиною 1-3 см, апекси стовбурів гладенькі та помітні (рис. 4.13Г), тофули та колючі придатки повністю відсутні. Первинні гілки довжиною до 10 см, у основи злегка сплюснені, в середній частині – циліндричні; вторинні та кінцеві гілочки циліндричні, на кінцях тоненькі та ниткоподібні (рис. 4.13Б). Гілочки галузяться почергово в одній площині. На кінцях гілочок наявні повітряні пухирі, які мають витягнуту веретеновидну форму. Талом характеризується наявністю великої кількості виступаючих криптостом, які вкривають всі гілочки (звідси і назва «пустулата») (рис. 4.13В). Іридесценція відсутня.

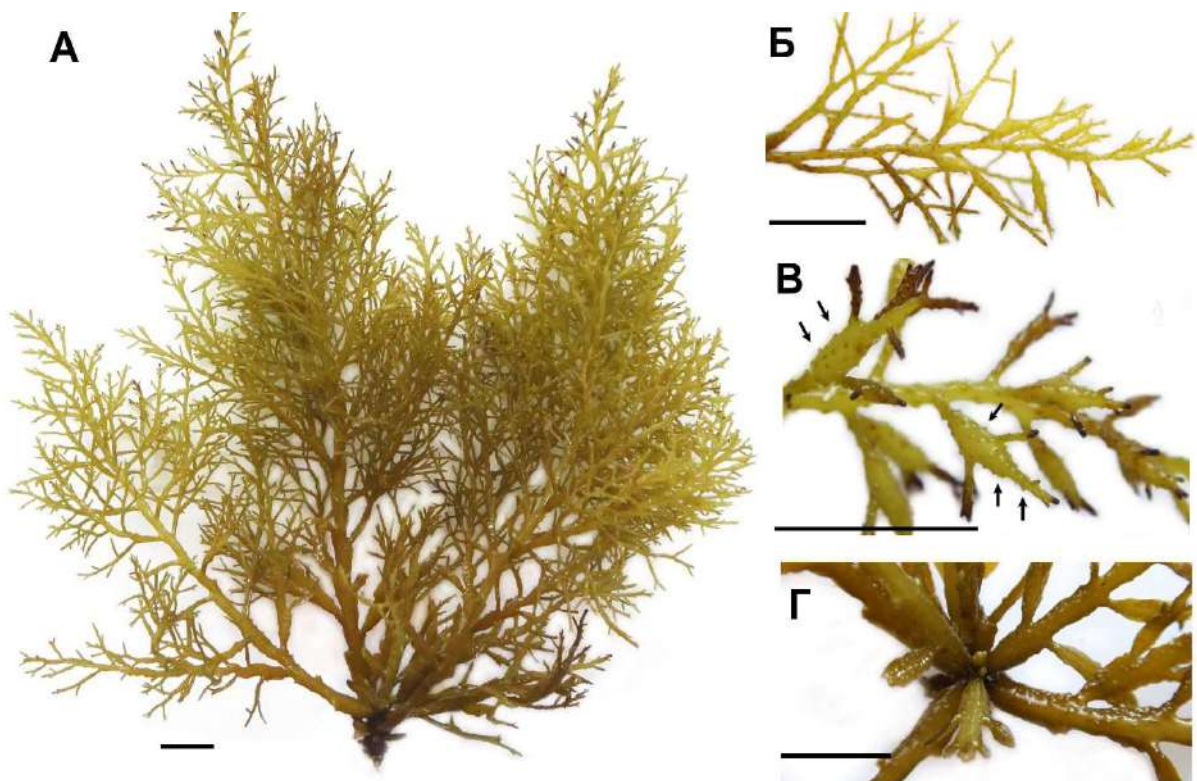


Рис. 4.13 Зовнішній вигляд *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* з Левантійського басейну (ваучер RC2, відібраний у пункті Рош-Ханікра). А – загальний вигляд талому, Б – кінцева гілочка з рецептакулами, В – деталі будови кінцевої гілочки, стрілками відмічені криптостоми, Г – апекс стовбура.

Протягом наших досліджень лише в одному пункті (Дор) нам вдалося відібрати зразки, морфологічно визначені як *Cystoseira foeniculacea* (рис. 4.14Г). Таломи були 10-15 см заввишки, із дуже короткими стовбурами (1-2 см), що часто розташовані дуже щільно (рис. 4.14А). Це давало підставу деяким дослідникам вважати таломи цього виду «кущистими» (caespitose). Зразки із Левантійського басейну мали псевдо-кущистий талом (pseudo-caespitose), що також є характерним для *Cystoseira compressa*, особливо на ранніх стадіях росту.

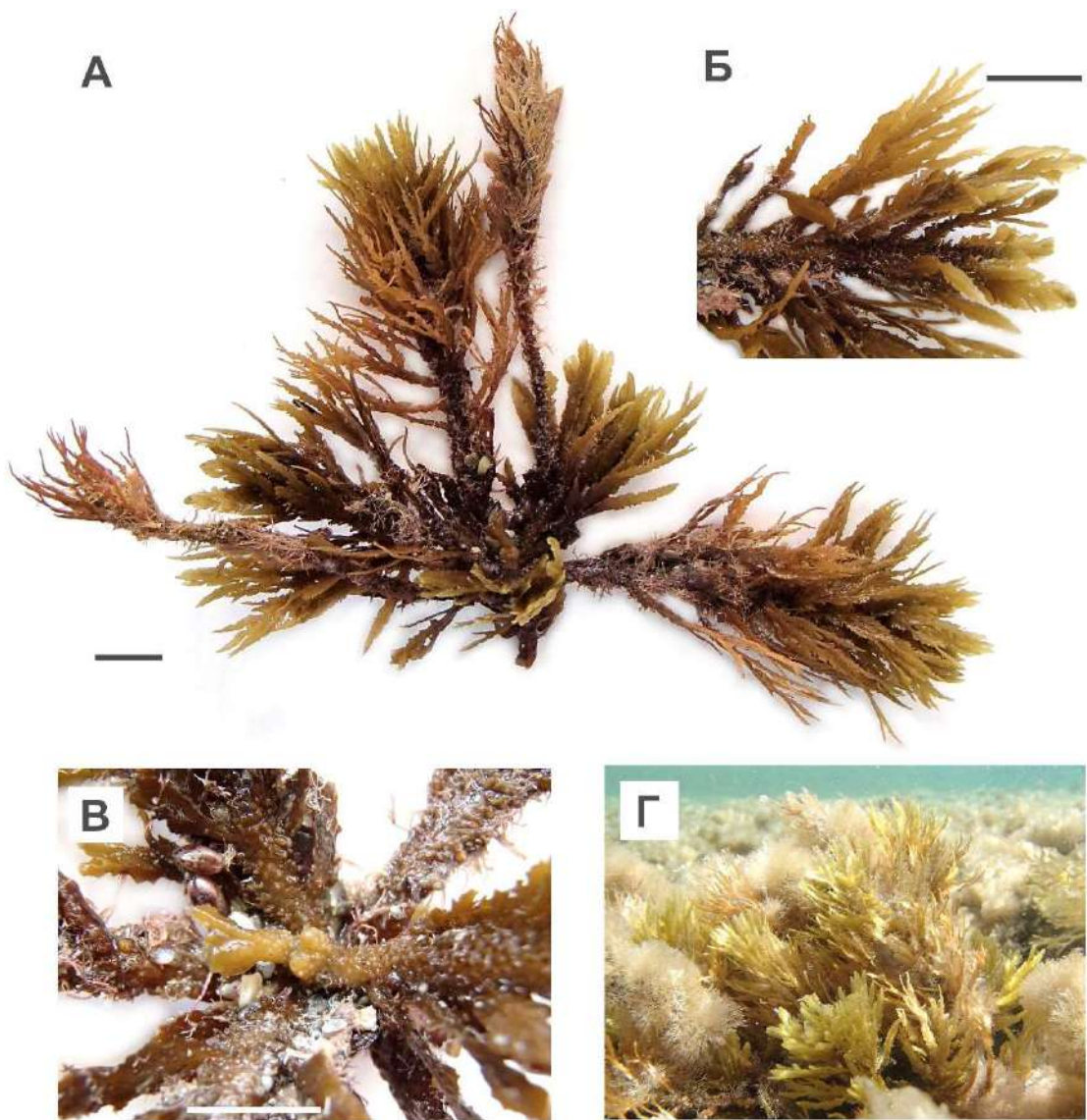


Рис. 4.14 Зовнішній вигляд *Cystoseira foeniculacea* з Левантійського басейну (ввечер зразку ВФ, відібраний у пункті Дор). А – загальний вигляд талому, Б – деталі будови кінцевої гілочки, В – апекс стовбура, Г – фотографія талому *in situ*.

Апекс стовбуру короткий, вкритий великою кількістю бугорків та шипиків (рис. 4.14В). Від короткого стовбура відходить 8-10 щільно посаджених гілочок 3-10 см завдовжки і 2-4 мм завтовшки. Вони сплюснені біля основи і вкриті великою кількістю додатків у формі тонких гачкуватих шипиків (довжиною 1-2 мм), що надає талому «колючий» вигляд (рис. 4.14Б). Кінцеві гілочки сильно сплюснені і набувають вигляду листків.

Всі інші зразки характеризувалися наявністю тофулів у основі гілочок. Частина зразків була визначена як *Cystoseira rayssiae* і відповідала оригінальному діагнозу виду, що був запропонований Е. Рамон (Ramon, 2000).

Cystoseira rayssiae характеризується некущистим таломом 25-30 см заввишки, коричневого та темно-коричневого кольору (Mulas et al., 2020). Він кріпиться до субстрату базальним диском, з якого підіймається один циліндричний стовбур (рис. 4.15). Довжина стовбуру варіює – від 3 до 10 см; в товщину – зазвичай 3-5 мм. На стовбурі розташовані близько посажені тофули (у молодих таломів вони майже непомітні), які групуються ближче до верхньої частини стовбура. Тофули овальної, яйцеподібної, сферичної або видовженої форми, 3-10 мм в довжину і до 5 мм в товщину. Апекс помітний, оточений тофулами, гладенький, без колючок. Основний стовбур та тофули багаторічні. Первинні гілочки сезонні – з'являються в березні і відмирають у червні (у період найбільш високих температур води). Молоді гілочки на початку росту іноді сплюснені, із добре помітною середньою жилкою. Пізніше вони витягуються і стають циліндричними, 2-3 мм в діаметрі, гладенькі у основи, в верхній частині покриті розосередженими пірамідальними шипиками. Повітряні пухирі відсутні або майже непомітні. Іридесценція відсутня.

Численні зразки цистозір з тофулами, відібрані у пункті Тель-Шикмона (глибина 2-12 м), мали низку відмінностей, які не дозволили визначити їх до виду. Так, *Cystoseira sp.* характеризується наявністю коротких одиночних стовбурів (2-5 см), що відходять від дискovidної підошви і на яких розвиваються тофули із гілочками. Таломи 15-20 см заввишки, світло-коричневого кольору. Для цих зразків характерна наявність шипиків та колючок на всіх частинах

талому – на тофулах, апексі стовбуру та дуже рясно – на кінцевих гілочках. Гілочки циліндричні та гладенькі біля основи, 2-4 мм завтовшки, на кінцях – товсті (3-5 мм), густо вкриті шипиками. Деякі молоді гілочки сплюснені, але середня жилка не помітна. Шипики і колючки зрідка мають роздвоєні або навіть розтросені вершини. На деяких таломках відмічено явище іридесценції блискотно-бузкового кольору (рис. 4.16.В).

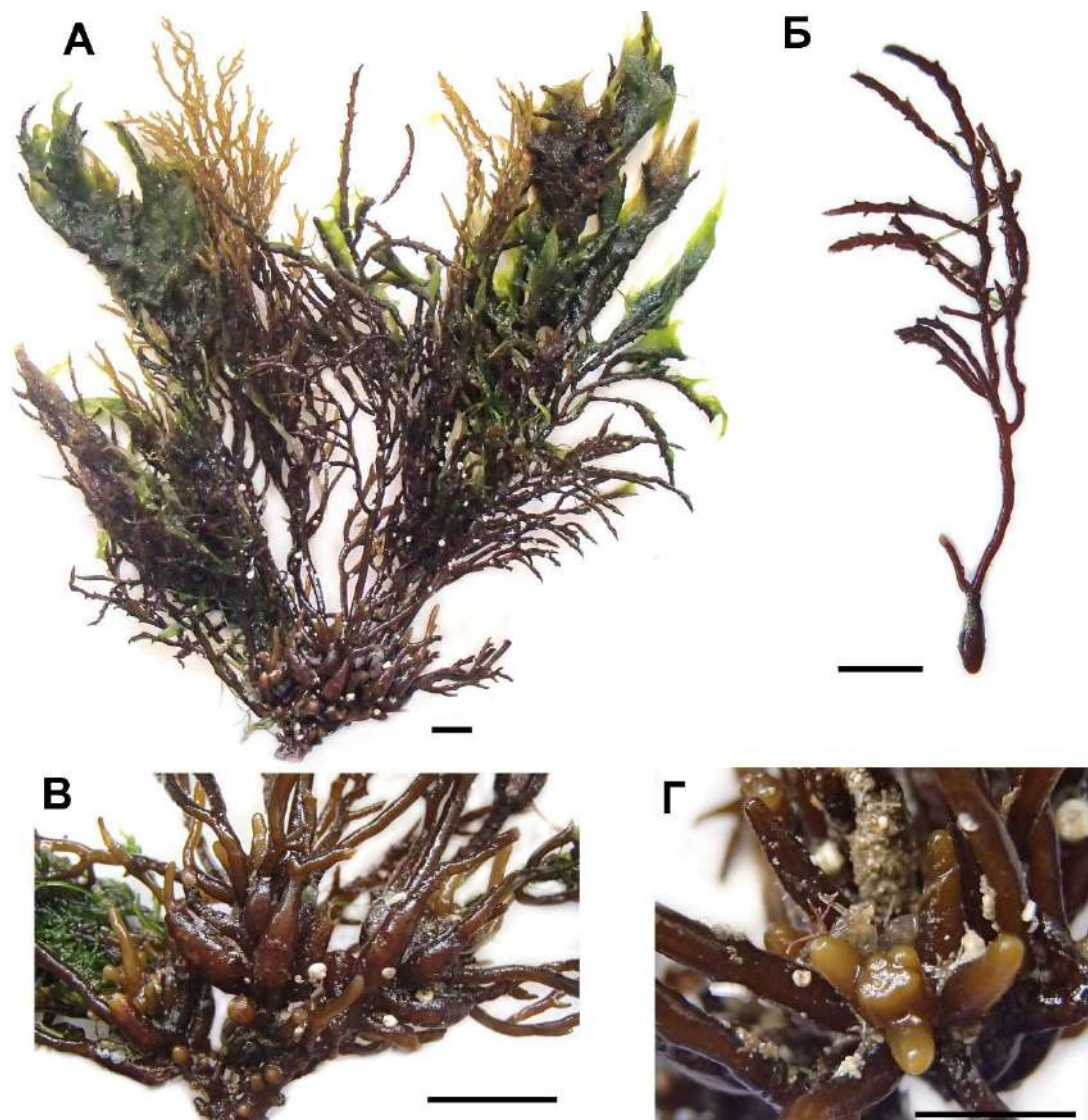


Рис. 4.15 Зовнішній вигляд *Cystoseira rayssiae* з Левантійського басейну (ваучер зразку АУ2, відібраний у пункті Ахзів). А – загальний вигляд талому, Б – гілочка з тофулом та рецептакулами, В – основний стовбур вкритий тофулами, Г – апекс основного стовбура.

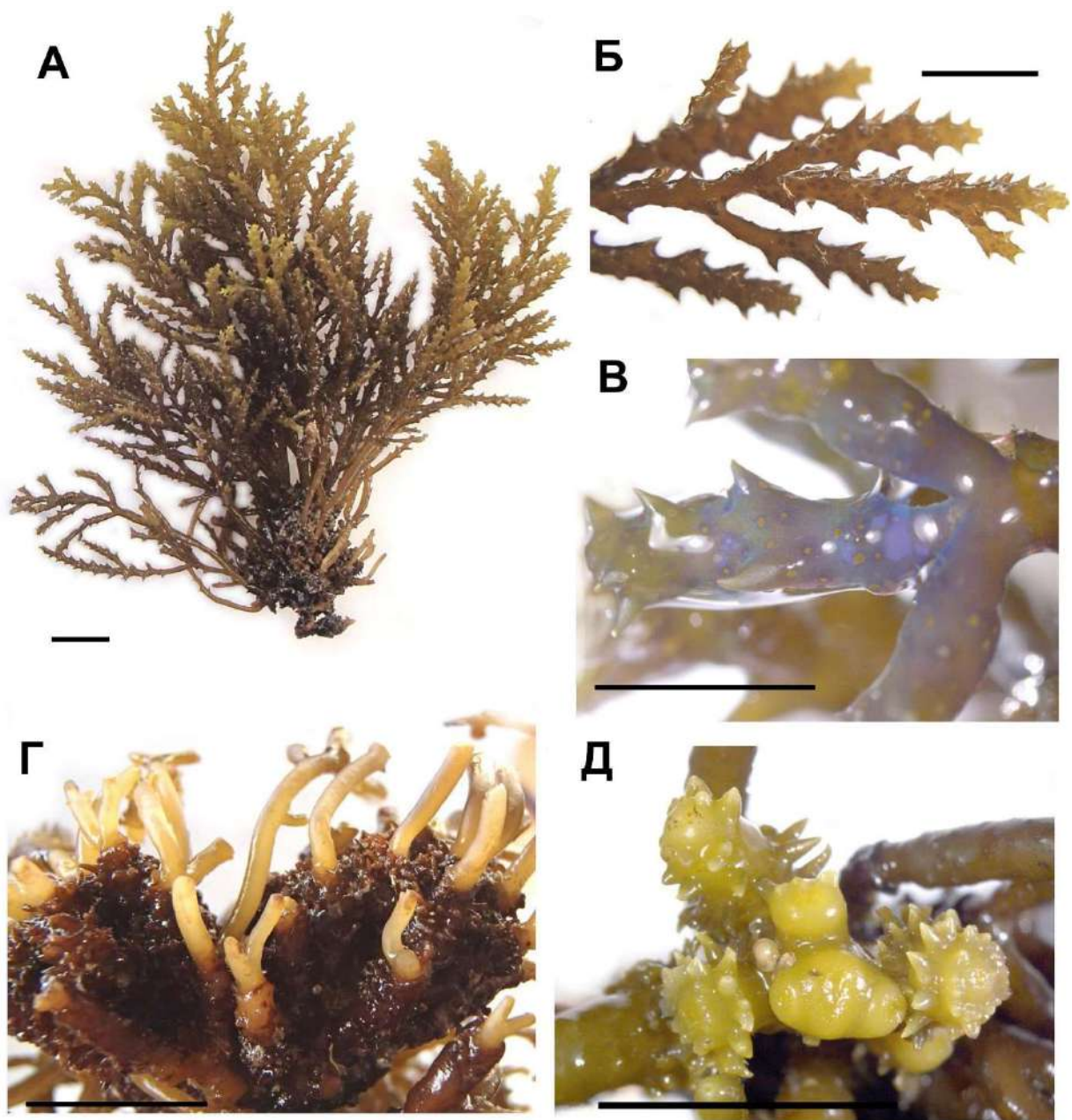


Рис. 4.16 Зовнішній вигляд *Cystoseira* sp. з Левантійського басейну (ваучер зразку CysW4, відібраний у пункті Тель Шикмона). А – загальний вигляд талому, Б – кінцева гілочка з рецептакулами, В – явище іридесценції на кінцевих гілочках, Г – основний стовбур вкритий колючими тофулами, Д – апекс основного стовбура.

4.2.2 Генеративні органи

У *Cystoseira compressa* рецептакули дрібні (1-2 мм × 2-4 мм), овальної форми, із гострим верхом, без колючок чи шипиків. Рецептакули формуються на

кінцях сплюснених гілочок, розгалужуються дихотомічно, зазвичай розташовані дуже щільно та групуються по 2 (у формі букви V). Концептакули добре помітні, тому рецептакули мають горбисту поверхню.

Оогонії округлої форми, крупні (до 1 мм), добре помітні неозброєним оком при надавлюванні на рецептакул. Антеридії сидять на тонких гілочках по 10-20 шт, розташовані біля виходу концептакула. У *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* та *Cystoseira foeniculacea*, на момент відбору проб, фертильних гілочок чи рецептакулів не відмічено.

У *Cystoseira rayssiae* концептакули розташовані на кінцях трансформованих кінцевих гілочок, що вкриті розрідженими колючками та витягуються (Mulas et al., 2020). Рецептакули добре помітні, але не компактні і не мають чітко окресленої форми, як наприклад у *Cystoseira compressa* чи у чорноморських цистозір. Концептакули близько посаджені, на поперечному зрізі може розташовуватися одночасно від 5 до 10 концептакулів (рис. 4.17). Як і у інших видів, оогонії розташовані «на дні» концептакула, між ними багато стерильних тонких ниток – парафіз. Антеридії дрібні, зібрані на тонких гілочках, сидять біля виходу концептакулу.

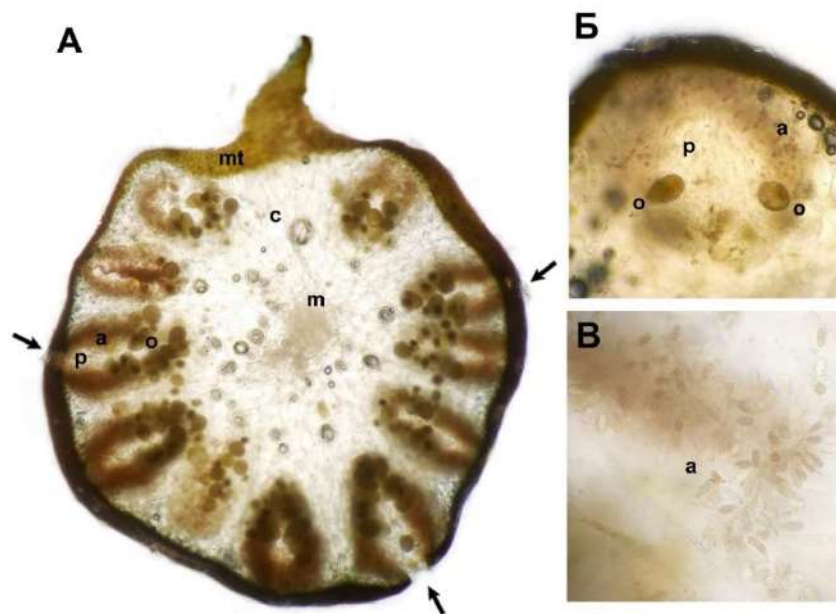


Рис. 4.17 Генеративні органи *Cystoseira rayssiae*. А – поперечний зріз рецептакулів (Об.×40, Ок.×15); Б – поперечний зріз концептакула (Об.×90, Ок.×15); В – антеридії; m – медула, с – кора, mt – меристодерма, а – антеридії, о – оогонії, р – парафізи; стрілками показані пори концептакулів.

У *Cystoseira* sp. рецептакули виражені слабо, концептакули добре помітні, розташовані на кінцях гілочок у великій кількості (по 8-12 на поперечному зрізі). Будова концептакулів, антеридіїв та оогоніїв подібна до *C. rayssiae*.

4.2.3 Анатомічна характеристика

На анатомічному рівні зразки *Cystoseira compressa*, *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* та *Cystoseira foeniculacea* практично не відрізняються. Всі вони у центрі гілочок мають медулу із дрібними круглими клітинами, клітини кори мають товсті стінки та округлу або овальну форму, а меристодерма представлена клітинами квадратної форми, що розташовані в ряд. Таке поєднання морфологічних характеристик відповідає опису роду *Cystoseira* s.s. за Orellana et al. (2019).

Анатомічна будова у *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. подібна: у центрі клітини медули утворюють центральну масу і є дрібними, тоді як корові клітини мають більший розмір, кулясту форму і потовщені стінки, а меристодерма складається з одного шару клітин квадратної форми (рис. 4.18). Анатомічні характеристики *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. відповідають опису роду *Gongolaria* за Orellana et al. (2019).

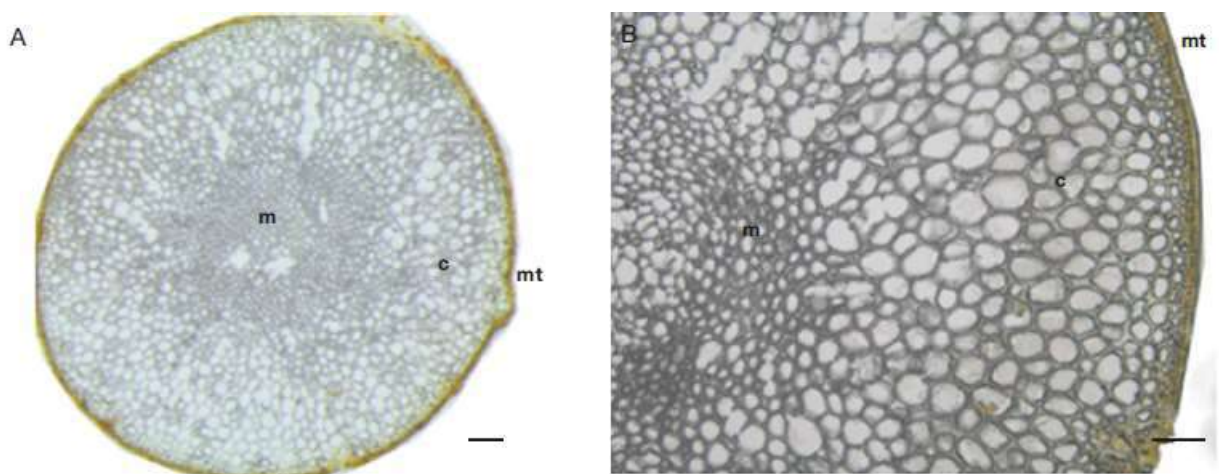


Рис. 4.18 Поперечний зріз стовбура *Cystoseira rayssiae* (Об.×40, Ок.×15). Фото – Mulas et al. (2020).

4.2.4 Порівняльно-морфологічний аналіз

До порівняльно-морфологічного аналізу були залучені не тільки наші оригінальні збори, але й зразки, що зберігаються в фондах Ізраїльського національного гербарію Єврейського університету у Єрусалимі (HUJ). Окрім типового зразка *Cystoseira raussiae*, гербарій також має дуже велику колекцію цистозір та інших бурих водоростей, яка була започаткована Чарною Райсс та впорядкована Едіт Рамон. Багато гербарних аркушів мають нотатки та визначення, додані Е. Рамон. Крім того, перегляд цієї колекції засвідчив, що нею пророблена велика робота із класифікації цистозір ізраїльського узбережжя, але результати цієї роботи ніколи не були опубліковані.

Порівняльно-морфологічний аналіз показав, що левантійські зразки *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* морфологічно відрізняються від типової *Cystoseira compressa*. Їх об'єднують наступні характеристики: наявність дископодібної подошви, від якої відходить декілька дуже коротких циліндричних стовбурів, відсутність тофулів, гладенький апекс у вигляді розетки, від якого відходять сплюснені у основи гілочки, відсутність колючих придатків та іридеценції. Водночас, таломи *Cystoseira compressa*, приурочені до зони верхньої субліторалі та літоралі, можуть сягати дуже великих розмірів, мають темно-коричневий колір, кінцеві гілочки трохи сплюснені, із овальними повітряними пухирями, а криптостоми, які розташовані в два ряди, помітні лише на молодих гілочках. *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*, в свою чергу, відрізняється не типовим для *Cystoseira compressa* оселищем (знайдена на глибині 9 м), дуже світлим кольором талому (майже жовтим), тоненькими ниткоподібними кінцевими гілочками з веретеновидними повітряними пухирями та наявністю численних дуже помітних криптостом, які вкривають весь талом.

Аналіз гербарних колекцій показав наявність великої кількості зразків, які відносяться до виду *Cystoseira compressa* (найчастіше визначені авторами як *Cystoseira abrotanifolia*). Зразки охоплюють тривалий часовий проміжок (від

1926 до 90-х рр ХХ ст.) та географічно покривають все узбережжя Ізраїлю, де наявні тверді ґрунти.

Водночас, на наш погляд, лише два зразки, віднайдені нами в Єрусалимському гербарії, можуть бути визначені як *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* (Додаток, табл. Е1). Перший зразок відібраний невідомим колектором у квітні 1919 року біля Кфар Віткін (зараз – пункт Міхморет, посередині між Хайфою та Тель-Авівом). На другому зразку зазначено, що він відібраний у пункті Ахзів (що недалеко від нашої знахідки), в червні 1957 року колектором R. Dolberger (Додаток, рис. Е1). На обох зразках наявні примітки Е. Рамон, де вона відзначає, що вони мають рецептакули на ніжках (*pedicelate*) та дуже помітні концептакули («*crypto protruding*»). Морфологічно ці екземпляри подібні до наших зразків *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*, відібраних в пункті Рош-ХаНікра, але відрізняються лише тим, що знаходяться у фертильній фазі і мають численні дрібні веретенovidні рецептакули.

Із зразками *Cystoseira foeniculacea* ситуація протилежна. Нами цей вид, як і *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*, відмічений лише в одному пункті. А от в гербарії знаходяться численні зразки цього виду, відібрані протягом 1926-1995 років уздовж усього узбережжя Ізраїля. Всього нами опрацьовано 50 екз. цього виду (Додаток Е, табл. Е1, рис. Е2). Більшість із них визначена авторами або Е. Рамон як *Cystoseira discors* (L.) С. Agardh. Всі зразки схожі між собою та із нашим зразком, відібраним у пункті Дор, а також відповідають діагнозу таксону *Cystoseira foeniculacea*. Зокрема, цей вид схожий на два попередніх таксони (*Cystoseira compressa* та *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*) наявністю дископодібної подошви, дуже коротких стовбурів з апексом у вигляді розетки та сплющеними гілочками. Однак цей вид чітко відрізняється від всіх інших таксонів дуже «колючим» таломом, який вкритий гачкуватими шипиками та листоподібними придатками, що не зустрічаються у жодного іншого виду цистозір.

На відміну від попередніх таксонів, які поширені і в інших частинах Середземного моря, вид *Cystoseira rayssiae* був описаний безпосередньо із узбережжя Ізраїлю в 2000 році (Ramon, 2000). Згідно із даними цієї публікації, таксон був описаний на основі 46 гербарних аркушів із гербарію Ізраїльського національного гербарію (HUJ) та 38 гербарних аркушів із гербарію Тель-Авівського університету (TELA). Дуже важливо відмітити, що, як зазначає сама Е. Рамон, опис зроблений виключно на основі аналізу гербарних аркушів, які представляють зразки, відібрані протягом 1906-1989 рр. у 17 пунктах уздовж усього узбережжя Ізраїля на глибині не більше 2 м. Із живим матеріалом Е. Рамон не працювала.

Нами проаналізовані оригінальні описи Е. Рамон, її колекція зразків *C. rayssiae* та типові зразки, що зберігаються у гербарії HUJ. Встановлено, що морфологічні характеристики наших зразків *Cystoseira rayssiae*, які були відібрані у зоні літоралі та верхньої субліторалі в 2019 році, відповідають загальному діагнозу виду, а також характеристикам типових зразків (голотип та паратип) (Додаток Е, рис. Е3) та зразків із папок «С.г. V», «С.г. VI», «С.г. VII» і т.д. (папки із зразками *Cystoseira rayssiae*, розкладені Е. Рамон по місяцях відбору зразків).

Водночас, аналіз гербарних колекцій Е. Рамон показав, що вона відмічала морфологічну мінливість зразків *Cystoseira rayssiae*, але ніде не опублікувала цю інформацію. Багато зразків, які вона позначала як нетипові форми, мають підписи на кшталт «*spine C.r.*», «*few scatted spines in branches*», «*robust C.r.*», «*spinose basal part*» та ін. Найбільш відмінні «форми» мають надписи «*leafy A*», «*leafy B*», «*robust A*» та «*robust B*» (Додаток Е, рис. Е4). Жодних пояснень до цих «форм» ми так і не знайшли серед рукописних нотаток Е. Рамон. Водночас пізніше, при перегляді її бібліотеки і документів нами знайдений машинописний текст, підготовлений Е. Рамон, який представляє собою чек-лист бурих водоростей флори Ізраїлю. Цей документ так ніколи не був оприлюднений, але він представляє собою результат ґрунтового аналізу гербарних зразків цистозір. Зокрема, Е. Рамон, серед інших таксонів, зазначає новий таксон,

який вона підписує «*Cystoseira sp. nov.*». Опис цього таксону стосується гербарних зразків, що підписані як «*robust A*» (Додаток Е, рис. Е5). Ці гербарні зразки, а також діагноз, запропонований Е. Рамон, відповідає морфологічному опису зразків, які знайдені нами в пункті Тель Шикмона на глибині 2-12 м і визначені як *Cystoseira sp.* Е. Рамон зазначає, що цей таксон відрізняється від *Cystoseira rayssiae* наявністю великої кількості широких шипиків, які іноді роздвоюються на кінцях, дрібними розмірами талому (до 10 см) та відсутністю помітної середньої жилки. Від себе також додамо, що цим зразкам притаманне явище іридесценції в живому вигляді та наявність колючих тофулів та апексу. Всі зразки, визначені як «*robust A*» були відібрані також в пункті Тель Шикмона і Е. Рамон вважала їх ймовірно новим видом: «*no similar plants were described from Mediterranean and other localities. It seems that this is a new Cystoseira species, but more material is needed...*».

Крім того, в гербарії відмічені зразки таксонів, які не знайдені *in situ* ані під час наших досліджень, ані протягом моніторингових досліджень останніх років, які проводяться співробітниками IOLR.

Так, у гербарії зберігаються 3 екз. цистозір, визначені Е. Рамон, як *Cystoseira barbata* (Додаток Е, табл.Е1, рис. Е8). Всі три зразки відібрані протягом 1939-47 рр. в північній частині Ізраїля. Ще 6 екз. визначені як *Cystoseira barbatula* і представляють собою збори 1944-67 рр. (Додаток Е, табл.Е1, рис. Е9). На наш погляд, зразки відповідають діагнозам і можуть вважатися достовірним підтвердженням знахідок цих видів біля узбережжя Ізраїля.

Наявність біля берегів Ізраїля ще двох таксонів – *Cystoseira dubia* та *Cystoseira platyramosa*, потребує уточнення. Так, перший таксон наявний лише у вигляді фрагменту талому без зазначення дати та місця збору (Додаток Е, рис. Е6). А таксон *Cystoseira platyramosa* представлений двома зразками, які відібрані Т. Едельштейн в 1955 р. в Хайфській бухті на дуже великій глибині. Ці знахідки зафіксовані у роботах Т. Едельштейн (Edelstein, 1960, 1962, 1964), але нам не вдалося достовірно визначити таксономічну приналежність цих зразків. Ситуація ускладнюється тим фактом, що і *Cystoseira dubia*, і *Cystoseira*

platyramosa, за літературними даними, є глибоководними видами, які приурочені до глибин 50-80 м, а дослідження макрофітобентосу на цих позначках останні роки або не ведуться взагалі, або дуже фрагментарні.

Таким чином, результати порівняльно-морфологічного аналізу показали наявність в Чорному морі двох різних видів. Таломи цистозір, що мали один основний стовбур, були морфологічно визначені як *Cystoseira barbata*. Вони відповідають загальному діагнозу виду, що наведений у різних визначниках, але характеризуються великим діапазоном морфологічної мінливості. Наші спостереження показали наявність великої кількості перехідних форм, що приурочені до місць із різними екологічними умовами. Це ставить під питання доречність виділення внутрішньовидових таксонів у прикріпленої *Cystoseira barbata*. Водночас таломи неприкріпленої цистозіри *Cystoseira barbata* f. *repens* мають значні морфологічні відмінності. За загальною будовою зразки *Gongolaria barbata* із Середземного моря не відрізняються від чорноморських зразків, за всіма ознаками ці зразки належать до одного виду та відповідають опису роду *Gongolaria*.

Таломи із великою кількістю стовбурів, що відходять від однієї подошви (т.з. кущисті таломи), відповідають діагнозу виду *Cystoseira bosphorica*. *Cystoseira bosphorica* характеризується морфологічною мінливістю, хоча її діапазон набагато менший ніж у *Cystoseira barbata*. Порівняльно-морфологічний аналіз показав, що для *Cystoseira bosphorica* найближчими видами морфологічно є *Ericaria crinita* та *Ericaria barbatula*. Однак, *Cystoseira bosphorica* досить чітко відрізняється від цих двох видів за комплексом ознак, що також відповідають діагнозу роду *Ericaria*.

Аналіз зразків, відібраних в Ізраїлі, свідчить про наявність 5 таксонів, що відрізняються за морфологічними характеристиками. Зокрема, досить чітко виділяються зразки із відсутніми тофулами та численними сплюсненими гілочками, що були визначені як *Cystoseira compressa*, *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* та *Cystoseira foeniculacea*. Морфологічні описи цих таксонів

відповідають діагнозам, вказаним у визначниках, а також характеристикам, наведеним для роду *Cystoseira* s.s. Порівняльно-морфологічний аналіз показав, що левантійські зразки *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* морфологічно відрізняються від типової *Cystoseira compressa* і є досить рідкісними для Ізраїлю (разом із гербарними зразками відмічено лише 3 локалітети). Для *Cystoseira foeniculacea* показана значна морфологічна відмінність від двох попередніх таксонів та історично більший ареал поширення, який підтверджується гербарними зборами (наразі знайдена лише в одному пункті).

Зразки, що мають тофули, відрізняються широким діапазоном морфологічної мінливості і розділяються на дві окремі форми. Одна форма була визначена як типова *Cystoseira rayssiae* (ендемичний вид Левантійського басейну), а друга форма умовно була визначена як *Cystoseira* sp. Ця цистозіра значно відрізняється від *Cystoseira rayssiae* і на думку Е. Рамон може бути новим для науки видом. Водночас обидва таксони мають деякі спільні характеристики і загалом відповідають діагнозу, що запропонований для роду *Gongolaria*.

Ще два види – *Gongolaria barbata* та *Ericaria barbatula*, відмічені для Ізраїля лише у вигляді декількох гербарних зразків, а наявність видів *Cystoseira dubia* та *Cystoseira platyramosa* є сумнівною і потребує додаткових доказів.

Матеріали розділу 4 опубліковані: Садогурська, 2015, 2016а,б, 2017а; Sadogurska et al., 2021а,б; Mulas et al., 2020 (Додаток А).

РОЗДІЛ 5

МОЛЕКУЛЯРНО-ФІЛОГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ТАКСОНІВ РОДУ *CYSTOSEIRA* S.L. В ЧОРНОМУ МОРІ ТА ЛЕВАНТІЙСЬКОМУ БАСЕЙНІ

5.1 Особливості виділення ДНК та молекулярно-філогенетичного аналізу цистозір

Одним з необхідних умов проведення філогенетичних досліджень є робота з великою кількістю зразків ізольованої очищеної ДНК. Хоча виділення ДНК вже є рутинною процедурою і розроблені протоколи для великої кількості видів, різних тканин і органів, вирішення проблеми екстракції чистої недеградованої ДНК з живих об'єктів все ще залишається визначальним першим етапом в будь-якій сфері використання молекулярно-філогенетичних підходів для вивчення рослинних організмів.

Виділення ДНК з високою молекулярною масою, яка є придатною для подальшої роботи та ПЛР-ампліфікації може являти собою серйозну проблему для багатьох організмів. Процедура виділення ДНК з водоростей є досить складною. Крім того, методика, яка працює з одним видом або групою водоростей часто є неефективною для інших водоростей, ймовірно, через різноманітність складу і будови клітинної стінки, а також запасних та вторинних метаболітів.

Для пошуку найвдаліших комбінацій методів, протягом проведення дослідження, нами було випробувано декілька варіантів консервації матеріалу, його зберігання, виділення ДНК та ампліфікації.

Для цистозір характерним є явище епіфітизму, що значно ускладнює отримання якісної не контамінованої тотальної ДНК із зразків (рис. 5.1). Тому важливою частиною виділення ДНК з водоростей-макрофітів є підготовка матеріалу, очищеного від залишків макро- та мікроепіфітів, які можуть спотворювати отримані результати. Аналіз літературних даних показав відсутність опублікованих методик підготовки бурих водоростей для консервування задля подальшого виділення ДНК, тому цей етап проводився за оригінальними методиками.

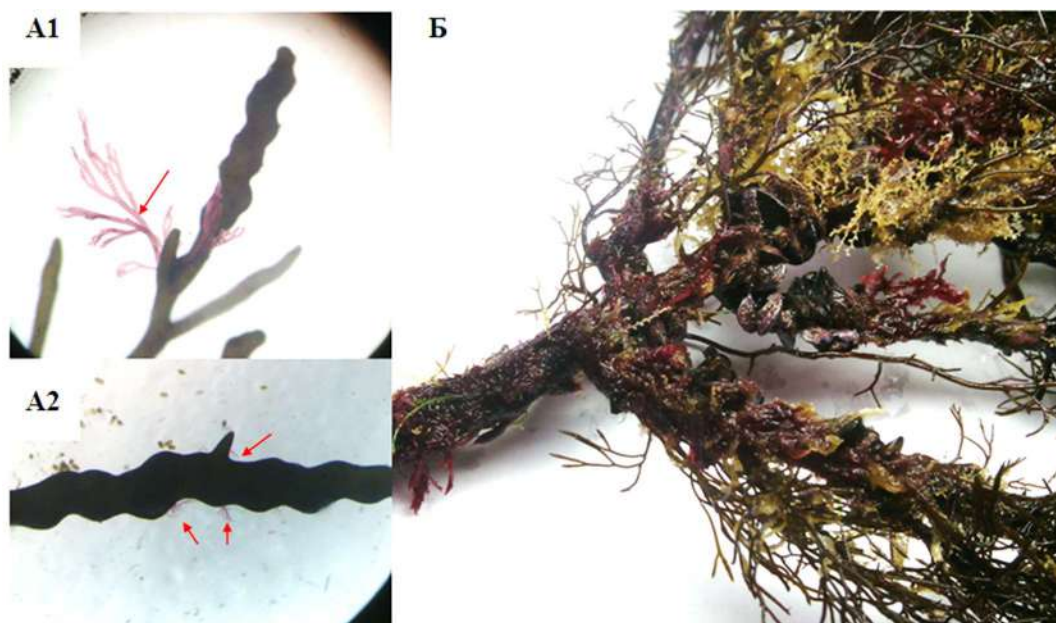


Рис. 5.1. Епіфіти на рецептакулах *Cystoseira bosphorica* (A1 – молоді проростки *Ceramium* sp. та A2 – *Acrochaetium* sp.) та на таломі *C. barbata* (Б), відібраних в акваторії ПЗ «Мис Мартьян».

Нами було використано два різних підходи: 1) виділення ДНК із очищених «стовбурів» та 2) виділення ДНК із молодих верхніх гілочок та рецептакулів.

В першому випадку, із свіжих фрагментів стовбура цистозіри зрізали верхній коровий шар з епіфітами. Відомо, що в деяких випадках епіфітизм може переходити в ендоефітизм, а також існують види водоростей, які мешкають між клітинами верхніх шарів талому цистозіри. Для впевненості у відсутності клітин таких водоростей у таломі цистозіри із очищених та промитих зразків без корового шару вирізали центральну частину, яка не містить епіфітів та ендоефітів. Зразки промивали у дистильованій воді. Уважний огляд під мікроскопом показав відсутність епіфітів та їхніх клітин у фрагментах талому цистозіри, що вказує на ефективність наведеної методики.

В другому випадку, від талому відділяли верхні молоді гілочки із рецептакулами (візуально «чисті» від епіфітів), відчищали щіткою, промивали у дистильованій воді та оглядали на предмет наявності епіфітів. Дуже важливим в

даному випадку є усунення навіть найдрібніших фрагментів таломів інших видів, які можуть спотворити результати. Не дивлячись на те, що епіфітні водорості-макрофіти мають багатоклітинний талом, деякі з них мають мікроскопічні розміри. Саме тому єдиним варіантом очистки матеріалу є огляд кожного окремого рецептакула під бінокуляром та відбір незабруднених зразків.

Далі зразки консервували висушуванням у силікагелі або заморожували. Виділення ДНК та секвенування показали ефективність обох методик для отримання неконтамінованої тотальної ДНК цистозір, придатної для подальшої ампліфікації (рис. 5.2): зразки 1, 2, 3 та 4 – верхні гілочки з рецептакулами, зразки 5, 6, 7 – очищені стовбури. Однак використання рецептакулів та верхніх гілочок для виділення ДНК з цистозір є більш практичним, адже підготовка матеріалу займає менше часу і матеріал набагато легше і краще подрібнюється у гомогенізаторі. Вдале виділення значної кількості ДНК із рецептакулів цистозір також пов'язано з тим, що репродуктивний матеріал має нижчий рівень контамінації полісахаридами та ендоефітами.

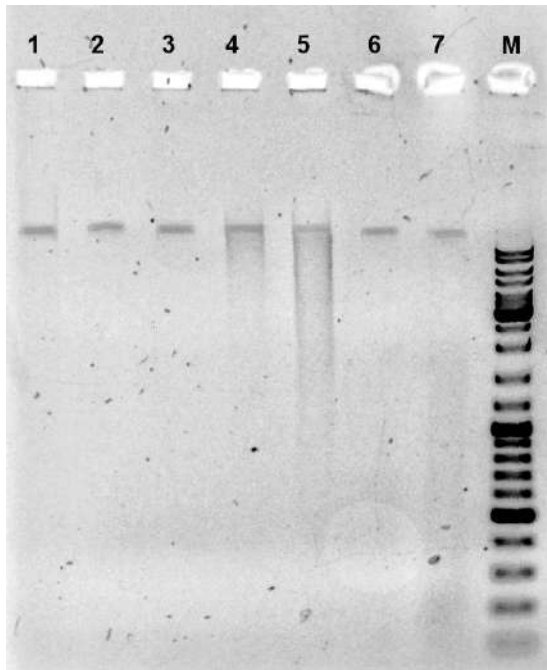


Рис. 5.2. Результати виділення тотальної ДНК, візуалізовані в агарозному гелі. 1-3 – зразок *Cystoseira compressa* (ваучер BC5): 1 – BC5a (зразок, консервований у силікагелі), 2 – BC5b (зразок, заморожений при -80°C), 3 – BC5c (свіжий зразок, що зберігався в холодильнику при $+4^{\circ}\text{C}$); 4 – заморожений зразок *Cystoseira rayssiae* (BS5); 5 – свіжий зразок *Cystoseira rayssiae* (CW); 6 – гербаризований зразок *Cystoseira crinita* (CM); 7 – гербаризований зразок *Cystoseira barbata* (BM); М – маркер зразку.

Наступний етап – безпосереднє виділення ДНК. Одним із класичних підходів виділення ДНК із рослинних об'єктів є СТАВ-метод, оснований на здатності СТАВ осаджувати ДНК. Нами використаний СТАВ-протокол відповідно до Tuneu, Sukatar (2010) та ISOLATE II Plant DNA Kit (Meridian Bioscience Inc., США), який також базується на СТАВ-методі. Однак в обох випадках виділення ДНК не було ефективним. Взагалі, виділення ДНК з морських водоростей і морських трав може ускладнюватися наявністю великої кількості полісахаридів і поліфенолів, які містяться в таломі багатьох видів. Ймовірно, СТАВ-протокол є не дуже вдалим варіантом для бурих водоростей, адже СТАВ може утворювати комплекси не тільки з ДНК, але і з полісахаридами.

Третій метод, використаний нами з модифікаціями, описаний у роботі Douek et al. (2002). Перші спроби використання цього методу для виділення ДНК із макроводоростей дали позитивні результати (Israel et al., 2008). Для отримання високоякісної тотальної ДНК із зразків цистозір, на основі цього методу нами розроблений модифікований протокол, що враховує особливості бурих водоростей і дозволяє отримати ДНК із якістю, достатньою для подальшої ампліфікації (Додаток Б). Особливістю цього методу є відносна дешевизна реагентів, простота виконання та відсутність необхідності використання додаткового набору для очищення ДНК.

Ще одна проблема, з якою ми стикнулися при плануванні роботи щодо виділення ДНК, це консервація матеріалу. Важливо, щоб якомога більша кількість ДНК в клітинах організму залишилася непошкодженою. Встановлено, що метод консервації та зберігання фіксованих первинних зразків, наприклад, таломів, має суттєве значення для ефективності виділення ДНК.

Методика консервації таломів макрофітів шляхом гербаризації (висушуванням на відкритому повітрі) відрізняється простотою, відсутністю необхідності використання спеціальних приладів і реактивів, а також можливістю консервування зразків у польових умовах. Однак, нами встановлено, що спроби виділення ДНК із сухих таломів цистозір (та старих гербарних зразків)

дають погані результати. Виділення ДНК є можливим, але відсоток успішних ампліфікацій ДНК із такого матеріалу складає не більше 30%. Нижче, на рис. 5.3, можна побачити результати ампліфікації трьох різних мітохондріальних маркерів (23S рДНК, COI та mt-spacer) декількох зразків, консервованих різними методами. При проведенні експерименту для ПЛР були протестовані різні розведення тотальної ДНК (1:10, 1:50 та 1:100).

При тому, що електрофорез тотальної ДНК в агарозному гелі показав успішне виділення ДНК із зразків цистозір із Чорного моря, консервованих висушуванням на відкритому повітрі (рис. 5.2, зразки 6 (СМ) та 7 (ВМ)), на рис. 5.3 видно, що лише 4 з 18 ампліфікацій цих зразків виявилися успішними. При цьому, успішними були лише ампліфікації маркерів 23S рДНК та mt-spacer при найбільшому розведенні (1:100), а ампліфікацію послідовності COI так і не вдалося отримати. Крім того встановлено, що чим старіші зразки висушених цистозір, тим нижче ймовірність виділення ДНК, придатної для ПЛР. Наприклад, нам так і не вдалося отримати ДНК із гербарних зразків цистозір із Гербарію Єрусалимського університету (HUJ) та гербарію Альготеки Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного (KW-A).

Це, скоріш за все, пов'язано з тим, що поступова дегідратації матеріалу на повітрі та відмирання клітин призводить до пошкодження нуклеїнових кислот. Поступове висушування має схожість з процесами, що відбуваються в рослинах при старінні, обумовленому стресовими факторами та/або завершенням вегетації, коли відбувається накопичення фенольних сполук і активація гідролітичних ферментів, в тому числі – ДНКаз.

Для того, щоб підібрати найкращий метод консервації матеріалу цистозір, ми порівняли результати виділення та ампліфікації ДНК із 1) зразків цистозір, висушених у силікагелі; 2) зразків, заморожених при $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ та 3) свіжих зразків. У всіх випадках вдалося отримати тотальну ДНК, достатню для проведення ПЛР (рис. 5.2, зразки 1-3). На рис. 5.3 можна побачити результати ампліфікації трьох різних маркерів (23S рДНК, COI та mt-spacer) зразку *Cystoseira*

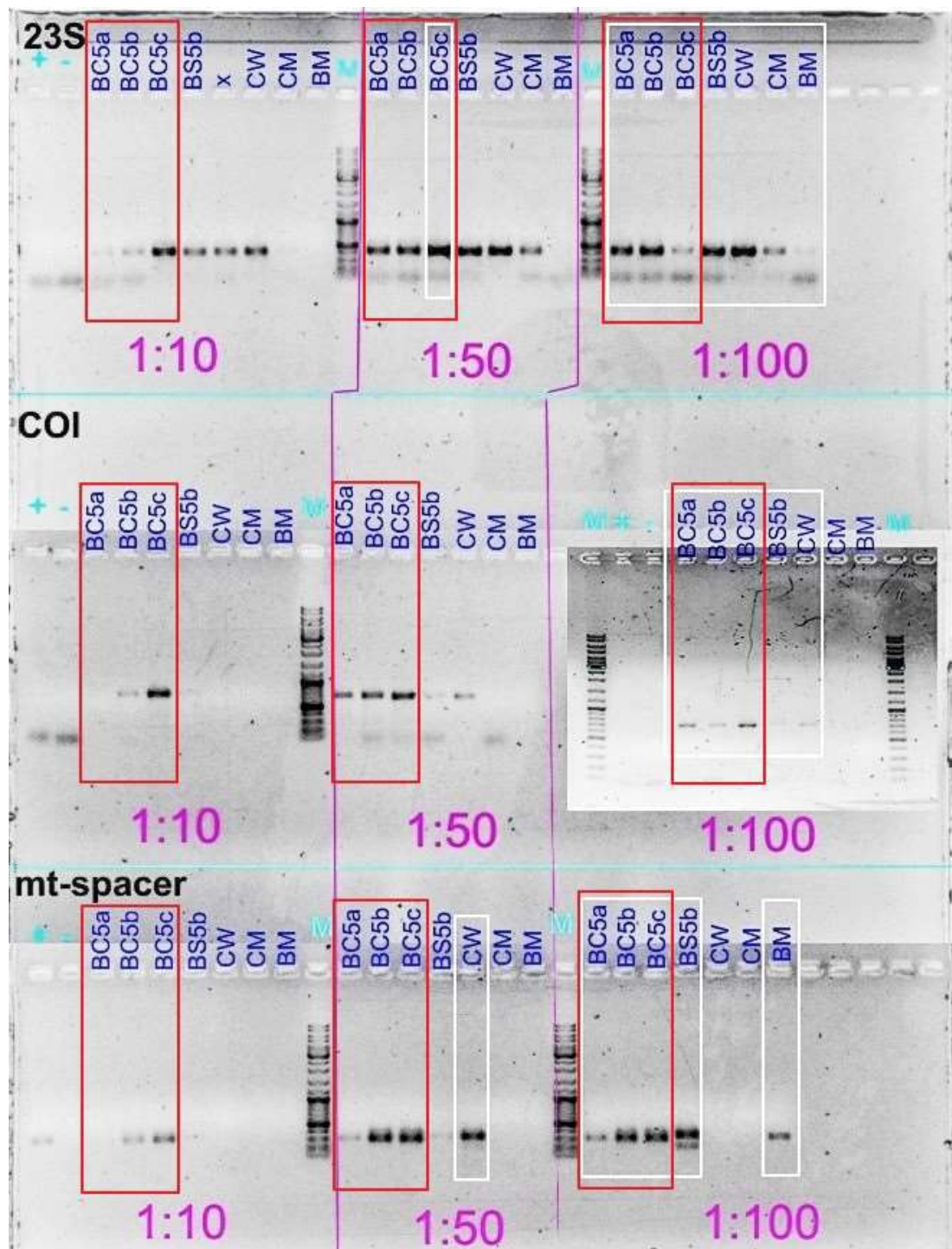


Рис. 5.3. Результати ампліфікації трьох мітохондріальних маркерів (23S рДНК, COI, mt-spacer) методом ПЛР при різних розведеннях тотальної ДНК (1:10, 1:50, 1:100). Для ПЛР використані зразки тотальної ДНК з рис. 5.2: BC5a – зразок *Cystoseira compressa*, консервований у силікагелі, BC5b – зразок *Cystoseira compressa*, заморожений при -80°C , BC5c – свіжий зразок *Cystoseira compressa*, що зберігався в холодильнику при $+4^{\circ}\text{C}$; BS5 – заморожений зразок *Cystoseira rayssiae*; CW – свіжий зразок *Cystoseira rayssiae*; CM – гербаризований зразок *Cystoseira crinita*; BM – гербаризований зразок *Cystoseira barbata*; M – маркер зразку. Червоними рамками виділені результати ампліфікації ДНК, отриманого зі зразку *Cystoseira compressa* (BC5), білими – зразки, надіслані на секвенування

compressa (ваучер – BC5), відібраного у літоралі пункту Шикмона (Ізраїль, Середземне море): зразок BC5a був консервований у силікагелі, зразок BC5b – заморожений при -80°C , зразок BC5c зберігався у свіжому вигляді в холодильнику при $+4^{\circ}\text{C}$.

При найбільш високих концентраціях тотальної ДНК (розведення 1:10), видно, що ампліфікація успішна у всіх випадках (для всіх трьох маркерів), однак ПЛР-продукти із зразків, консервованих у силікагелі, дають дуже слабке, майже непомітне світіння, а отже концентрація ПЛР-продуктів дуже низька. Трохи інтенсивніше світяться ПЛР-продукти зразків, консервованих при -80°C і, очікувано, – найінтенсивніше світіння (а отже і найбільша концентрація ДНК) спостерігається у ПЛР-продуктів зразків, отриманих із свіжого матеріалу, що зберігався при $+4^{\circ}\text{C}$. Схожа ситуація, але з більш інтенсивним світінням всіх ПЛР-продуктів спостерігається при більшому розведенні (1:50). Для всіх трьох маркерів встановлено, що найкращий результат виходить при найбільшому розведенні (1:100). При цьому всі три зразки для всіх трьох маркерів дали приблизно однакову інтенсивність світіння на агарозному гелі. Подальші експерименти та аналіз якості ПЛР-продуктів підтвердили, що при великих розведеннях (1:100, 1:200) різниця між трьома варіантами консервування майже нівелюється. Враховуючи це, за наявних умов, краще використовувати свіжий або заморожений матеріал. Однак, саме консервування у силікагелі є найбільш практичним методом, і має ряд переваг: можливість консервування матеріалу у невеликих кількостях у польових умовах, транспортування, пересилання та зручного зберігання матеріалу протягом тривалого часу без додаткових затрат на це. Враховуючи, що він також дає якісний результат при ампліфікації, ми вважаємо цей метод найкращим при дослідженні макроводоростей.

Як зазначено вище, концентрація тотальної ДНК у зразку може впливати на якість ампліфікації. Найкращі результати ми отримували при розведенні 1:100. Однак, якщо ампліфікація з деякими зразками була невдалою, ми тестували більше або менше розведення ДНК, в залежності від цільової ділянки

ДНК. Так, при ампліфікації гену 23S рДНК у зразків, для яких перше ПЛР при концентрації 1:100 виявилось невдалим, більше розбавлення (1:200) давало позитивні результати (рис. 5.4.А). Для гену COI, навпаки – встановлено, що для вдалого проведення ПЛР зразків, які не вдалося ампліфікувати при розведенні 1:100, концентрацію ДНК варто підвищити (до 1:50 чи 1:40). В цьому випадку розведення до 1:200 взагалі не давало результатів (рис. 5.4.В).

Крім того, експериментально встановлено, що пониження температури відпалу праймерів та збільшення кількості циклів дає можливість отримати амплікони зразків, які при стандартній програмі не були ампліфіковані. На-

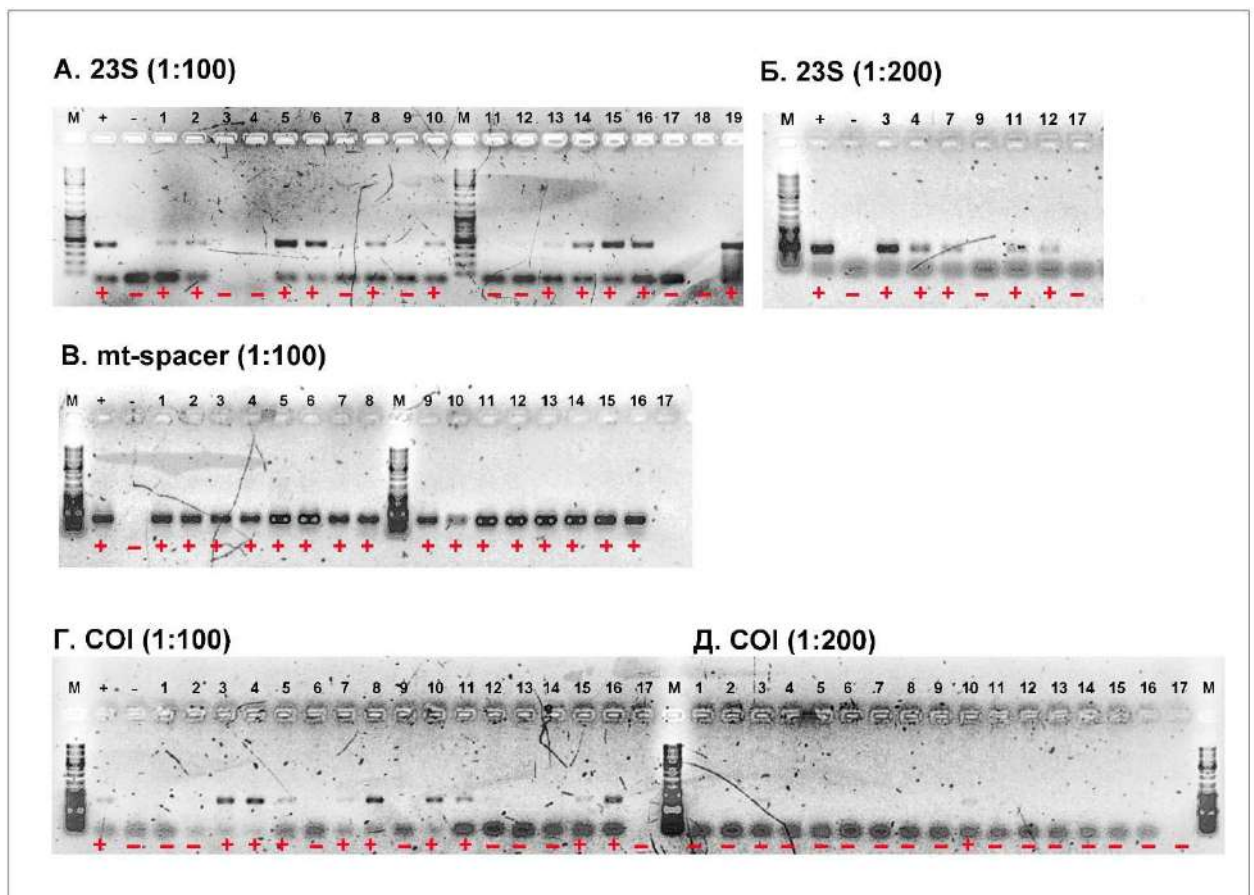


Рис. 5.4. Результати ампліфікації методом ПЛР, візуалізовані в агарозному гелі (М – маркер зразку): А – ампліфікація послідовності 23S рДНК при розведенні 1:100; Б – ампліфікація послідовності 23S рДНК при розведенні 1:200 (зразки, для яких перша ампліфікація була невдалою); В – ампліфікація послідовності mt-spacer при розведенні 1:100; Г – ампліфікація послідовності COI при розведенні 1:100; Д – ампліфікація послідовності COI при розведенні 1:200 (зразки, для яких перша ампліфікація була невдалою).

приклад, для COI: 5 циклів з $t^{\circ}=43^{\circ}\text{C}$ та 40 циклів із $t^{\circ}=45^{\circ}\text{C}$ замість 5 циклів із $t^{\circ}=45^{\circ}\text{C}$ та 35 циклів із $t^{\circ}=46,5^{\circ}\text{C}$. Для mt-spacer та 23S рДНК: 45 циклів із $t^{\circ}=59^{\circ}\text{C}$ замість стандартної програми.

Під час планування молекулярно-філогенетичних експериментів, необхідно враховувати багато моментів, щоб підібрати найбільш оптимальні методи. Ділянки ДНК, які аналізуються, відрізняються, зокрема, своєю «роздільною здатністю» при порівнянні близькоспоріднених таксонів (це питання буде розглянуто у наступному розділі). Окрім цього, важливу роль також відіграє наявність матеріалу для порівняння (нуклеотидних послідовності конкретної ділянки у GenBank). За цим критерієм, нам, зокрема, не підійшли гени *psbA* та *nad1*, які попередньо використовувалися для аналізу цистозір (Draisma et al., 2010; Orellana et al., 2019), адже у GenBank відсутні послідовності середземноморських близьких видів, необхідні для порівняння наших видів.

Важливим моментом також є необхідність враховувати вартість використаних реактивів, а також час та ресурси, затрачені для отримання якісних нуклеотидних послідовностей. В цьому контексті важливим показником є відсоток успішних ампліфікацій кожного маркера. Ми порівняли цей показник для трьох мітохондріальних маркерів і встановили, що відсоток успішних ампліфікацій суттєво різниться для різних маркерів. Так, для на рис. 5.4 видно, що найбільша кількість вдалих ПЛР-реакцій, отриманих з першої спроби (при розведенні 1:100), є характерним для маркеру mt-spacer (рис. 5.4.Б). Загалом, із 134 проведених ПЛР-реакцій, 81 реакція була вдалою (60%). Схожі результати демонструє ген 23S рДНК (80 вдалих ампліфікацій із 117 реакцій – 68%). Однак у випадку із 23S рДНК, деякі результати були отримані лише за другої спроби (як зазначалося вище – при збільшенні розведення тотальної ДНК).

Що з стосується гену COI, то ми мали значні проблеми із ампліфікацією і секвенуванням цієї ділянки. Із 175 проведених ПЛР-реакцій лише 51 реакція виявилася успішною (29%). З одного боку, COI є найбільш універсальним маркером для баркодингу, а з іншого – у цистозір отримання цієї послідовності

вимагає значних затрат часу та ресурсів. Більш того, – кількість послідовностей COI, доступних у NCBI та BOLD для порівняння, значно нижча, ніж послідовностей mt-spacer, які дуже легко ампліфікуються та успішно секвенуються.

5.2 Молекулярно-філогенетичний аналіз таксонів роду *Cystoseira* s. l. на основі порівняння послідовностей мітохондріальної ДНК

Загалом, нами успішно виділено ДНК з 26 зразків цистозір із Чорного моря та 16 зразків із Левантійського басейну. З них секвенована 81 нуклеотидна послідовність для трьох мітохондріальних маркерів: 33 послідовності для гену 23S рДНК, 21– для COI та 37 – для mt-spacer (Додаток В, табл. В1, В2).

Для порівняння, в аналіз включені нуклеотидні послідовності зразків із інших районів Середземного моря: 6 зразків *Gongolaria barbata*, 8 – *Ericaria crinita* та 1 – *Ericaria barbatula* (8 послідовностей для гену COI, 4 – для гену 23S рДНК та 3 – для mt-spacer), а також послідовності, депоновані у онлайн-базах GenBank та BOLD.

5.2.1 Молекулярно-філогенетичний аналіз на основі порівняння послідовностей гену 23S рДНК

Для філогенетичного аналізу цистозір на рівні родів, нами використана консервативна ділянка мітохондріального гену, що кодує 23S рРНК великої субодиниці рибосоми (далі – 23S рДНК). Із використанням праймерів, специфічних для родини *Sargassaceae*, Драїзма із співавторами показали, що ген 23S рДНК є вдалим маркером для класифікації на рівні роду, оскільки він дає можливість чітко відділяти монофілетичні клади у родині *Sargassaceae* (Draisma et al., 2010).

Для побудови філогенетичного дерева було обрано 66 послідовностей гену 23S рДНК, включаючи 14 наших оригінальних сіквенсів (Додаток В, табл. В1). Для відображення загальних філогенетичних відносин в межах родини *Sargassaceae*, до аналізу включені послідовності із декількох публікацій, які

представляють таксони цистозір із Середземного моря та Атлантичного океану, а також близькоспоріднених родів з родини *Sargassaceae* (*Bifurcaria* Stackhouse, *Halidrys* Lyngbye, *Stephanocystis* Trevisan, *Polycladia* Montagne, *Turbinaria* Lamouroux, *Sirophisalis* Kützing, *Sargassum* C.Agardh) (Draisma et al., 2010; Rožić et al., 2012; Bruno de Sousa et al., 2019; Orellana et al., 2019). В якості зовнішньої групи (outgroup) використана послідовність *Carpoglossum confluens* (R.Brown ex Turner) Kützing, який відноситься до групи базальних таксонів у родині *Sargassaceae* (Draisma et al., 2010). Застосування критерію АІС показало, що найбільш відповідною еволюційною моделлю нуклеотидних замінів для цього набору даних є модель GTR+I+G.

Філогенетичні дерева побудовані на основі наявних послідовностей 23S рДНК методами Максимальної правдоподібності (далі – ML) та байєсівського аналізу (далі – BI), підтвердили поліфілетичність атлантично-середземноморського роду *Cystoseira* s.l. і його розділення на три монофілетичні клади, що було показано у попередніх дослідженнях філогенії роду (Draisma et al., 2010; Bruno de Sousa et al., 2019; Orellana et al., 2019). Відповідно до останніх номенклатурно-таксономічних змін, ці клади представляють собою три окремих роди, що отримали назви *Ericaria*, *Gongolaria* та *Cystoseira* s.s. (рис. 5.5, 5.6) (Molinari, Guiry 2020).

Філогенетичні дерева ML та BI мають помітні відмінності у загальній топології. Так, філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовностей 23S рДНК методом ML, показує кладу *Gongolaria*, як таку, що найраніше дивергувала від всіх інших родів, які включені в аналіз; а кладу *Cystoseira* s.s. – сестринською до збірної клади *Ericaria*+*Bifurcaria*+*Halidris* (рис. 5.5). В той же час, реконструкція дерева методом BI, показує кладу із родами *Ericaria*, *Bifurcaria*, *Halidrys* та *Gongolaria* як сестринську до всіх інших родів (рис. 5.6). Це відповідає результатам, які були раніше отримані при дослідженні родини *Sargassaceae* та роду *Cystoseira* s.l., зокрема описаним у роботах Draisma et al. (2010), Bruno de Sousa et al. (2019) та Orellana et al. (2019).

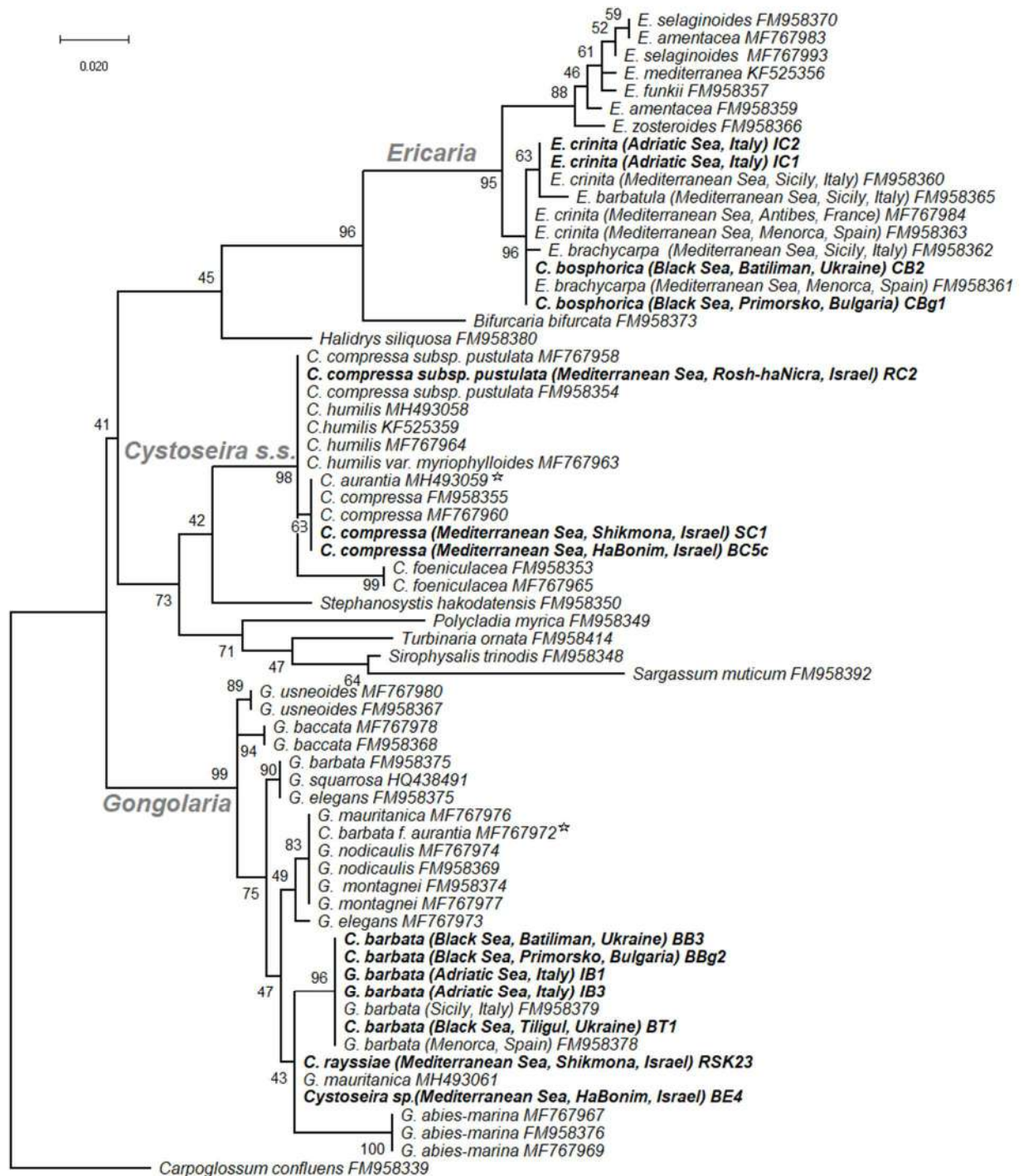


Рис. 5.5. Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності 23S рДНК методом ML з використанням моделі GTR+I+G. Статистична підтримка забезпечена методом бутстрепа (1000 повторів), значення бутстреп-підтримки вказані біля кожного вузла. В аналіз включені 66 послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

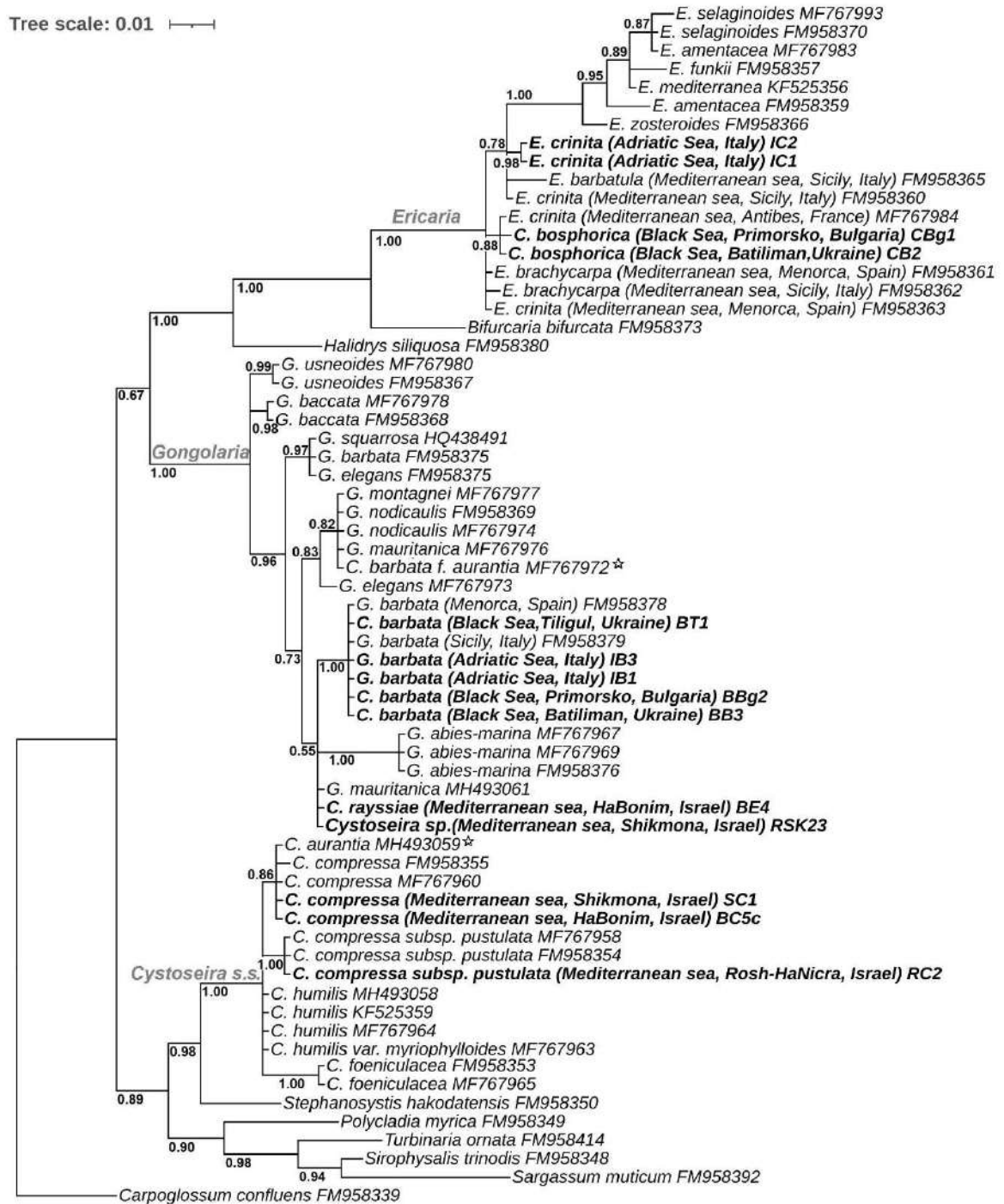


Рис. 5.6 Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності 23S рДНК методом ВІ з використанням моделі GTR+I+G. Значення апостеріорної ймовірності показано біля кожної гілки. В аналіз включені 66 послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

Досліджені нами зразки цистозір (на філогенетичних деревах виділені жирним шрифтом) потрапили у три різні клади, що наразі розглядаються як окремі роди (рис. 5.5, 5.6).

Зокрема, до клади *Gongolaria* потрапили чорноморські зразки, що були морфологічно визначені як *Cystoseira barbata* (= *Gongolaria barbata*) та левантійські зразки, що були попередньо визначені як *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. (рис. 5.5, 5.6).

Топологія клади *Gongolaria* ідентична на обох філогенетичних деревах. При аналізі клади *Gongolaria* видно, що в деяких місцях філогенетичні відносини близьких таксонів залишилися нерозв'язаними і в цих місцях наявна політомія (вузли мають по три гілки). У випадку із послідовністю 23S рДНК це, скоріше за все, свідчить про низьку роздільну здатність послідовності.

Проте, на обох деревах чітко видно, що зразки *Gongolaria barbata* із Чорного та Адріатичного морів сформували кладу разом зі зразками *Gongolaria barbata* FM958378 (Іспанія, о. Менорка) та *Gongolaria barbata* FM958379 (Італія, о. Сицилія) із Середземного моря. Клада має високу бутстреп-підтримку (BS=96) та максимальну апостеріорну ймовірність (PP=1.00).

Не дивлячись на певні морфологічні відмінності зразків, вирівнювання послідовностей (довжиною 393 нуклеотиди) показало, що всі послідовності 23S рДНК, отримані для зразків *Gongolaria barbata* із Чорного моря (7 – з узбережжя Кримського п-ова, 2 – з Тилігульського лиману Одеської обл. та 1 – з узбережжя Болгарії), ідентичні між собою. Більш того, – порівняння послідовностей чорноморських зразків із двома зразками *Gongolaria barbata* із Адріатичного моря (Італія, зразки IB1 та IB3) показало їхню повну ідентичність за всіма позиціями.

Примітно, що два інших середземноморських зразки з GenBank, визначені як *Cystoseira barbata* (FM958375) та *Cystoseira barbata* f. *aurantia* (MF767972), потрапили у дві інші клади із значно нижчою бутстреп-підтримкою і значенням апостеріорної ймовірності.

Що стосується левантійських зразків, які потрапили до клади *Gongolaria* (*Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp.), то ані на дереві ML, ані на дереві BI, вони не сформували чіткої клади. В той же час, встановлено, що попри глибокі морфологічні відмінності між зразками *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp., всі 13 послідовностей 23S рДНК (Додаток В, табл. В1) виявилися ідентичними. Водночас, послідовності левантійських зразків *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. мають унікальну мутацію у 231 позиції (С замість А або Т), що не зустрічається у інших видів роду *Gongolaria*.

У випадку із клядою *Ericaria*, філогенетичні дерева ML та BI мають невеликі відмінності у топології (рис. 5.5, 5.6). На філогенетичному дереві, побудованому за методом ML, бачимо розділення на дві окремі монофілетичні гілки із відносно високою бутстреп-підтримкою (BS=88 та 96). Всі інші філогенетичні зв'язки в середині цих двох гілок на цьому етапі відслідкувати важко, що ще раз підтверджує низьку роздільну здатність філогенії за 23S рДНК.

До роду *Ericaria*, зокрема, потрапили послідовності чорноморських зразків, які були морфологічно визначені як *Cystoseira bosphorica*. На дереві ML, разом із середземноморськими видами *Ericaria crinita*, *Ericaria barbatula* та *Ericaria brachycarpa* вони формують кладу із високою бутстреп-підтримкою (BS=96) (рис. 5.5). Виділити окремі клади для різних видів не є можливим в цьому аналізі, однак можна помітити, що зразки *Ericaria crinita* із Адріатичного моря сформували окрему кладу із зразком *Ericaria crinita* FM958360 з о. Сицилія (бутстреп-підтримка середня – BS=63). Цікаво, що до цієї клади також потрапив ще один середземноморський вид – *Ericaria barbatula* FM958365 (Draisma et al., 2010).

На філогенетичному дереві, що побудовано за методом BI, вищезазначені таксони не формують окремої монофілетичної гілки, а розділилися на декілька окремих клад, що мають слабо визначену топологію і не прив'язані до конкретних таксонів. Однак, можна відмітити, що чорноморські зразки *Cystoseira bosphorica* сформували кладу разом із середземноморським зразком

Ericaria crinita MF767984 (Франція, м. Антіб) із достатньо високим значенням апостеріорної ймовірності (PP=0,88) (рис 5.6).

Вирівнювання чорноморських зразків *Cystoseira bosphorica* (довжиною 389 нуклеотидів) показало їхню повну ідентичність один одному (7 зразків – з кримського узбережжя та 1 – з Болгарії), а також повну ідентичність послідовності *Ericaria crinita* MF767984 із Лігурійського моря (Франція, м. Антіб). Від всіх інших послідовностей ці 9 відрізняються заміною G (гуанін) на A (аденін) у 176-й позиції та делецією у 241-й позиції (у інших послідовностях у цій позиції відмічені A або T) (рис. 5.7).

Цікаво, що отримані нами послідовності італійських зразків *Ericaria crinita* із Адріатичного моря (IC1 та IC2) мають найбільшу подібність до зразку *Ericaria crinita* FM958360. Ці три послідовності відрізняються від всіх інших близькоспоріднених видів заміною двох нуклеотидів AA на TT у позиціях 343-344. Водночас, послідовності адріатичних зразків *Ericaria crinita* мають унікальну заміну у 237 позиції (замість T або пропуску вони мають A) (рис. 5.7).

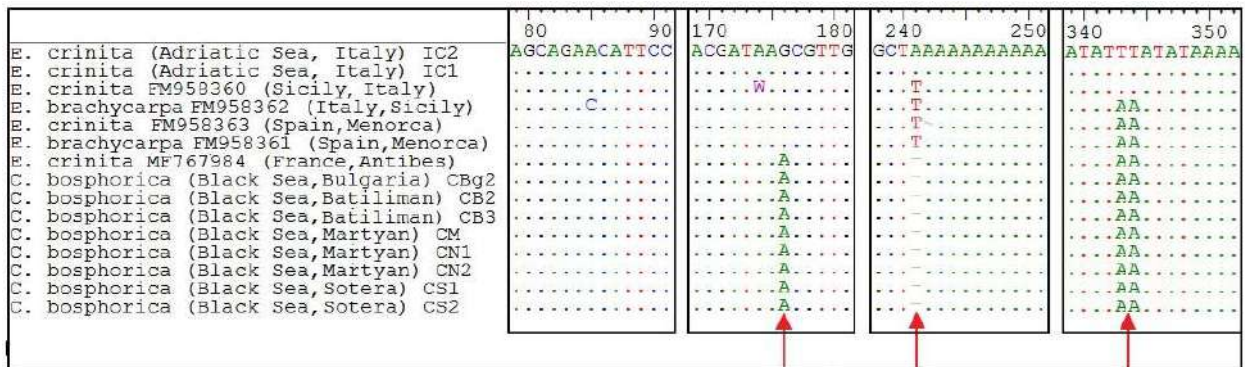


Рис. 5.7. Ділянки вирівнювання нуклеотидних послідовностей 23S рДНК для *Cystoseira bosphorica* з Чорного моря, *Ericaria crinita* з Адріатичного моря та послідовностей близьких видів з GenBank.

Топологія третьої класи – *Cystoseira s.s.* – незначною мірою відрізняється на деревах, побудованих методами ML та BI. Для цієї класи на обох деревах характерна політомія. Очевидно, що в даному випадку 23S рДНК не має достатньої роздільної здатності, щоб чітко відділити окремі види роду *Cystoseira s.s.* один від одного. Водночас, левантійські зразки *Cystoseira compressa* на обох деревах потрапляють у різні класи, являючи собою два різних гаплотипи,

що відповідають морфологічним визначенням «типової» *Cystoseira compressa* та *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*. Так, послідовності левантійської *Cystoseira compressa* (ваучери зразків – SC1 та BC5c) формують кладу разом із атлантичними зразками *Cystoseira compressa* FM958355 (Тенеріфе, Іспанія), *Cystoseira compressa* MF767960 (Албуфейра, Португалія) та *Cystoseira aurantia* MH493059 (Тенеріфе, Іспанія).

Послідовності 23S рДНК *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*, в свою чергу, на філогенетичному дереві ML опиняються ближче до зразків *Cystoseira humilis* та *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*, які не формують окрему кладу (рис. 5.5, 5.6). Водночас, на дереві BI разом зі зразками *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* MF767958 (Азорські о-ви, Португалія) та *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* FM958354 (о. Сицилія, Італія) вони формують окрему кладу із максимальним значенням апостеріорної ймовірності (PP=1.00).

Вирівнювання послідовностей 23S рДНК цих близькоспоріднених видів (довжиною 391 нуклеотид) показало, що всі сіквенси *Cystoseira compressa* (а також *Cystoseira aurantia*) ідентичні один одному незалежно від географічного походження. Від інших нуклеотидних послідовностей вони відрізняються наявністю гуаніну (G) в 243 позиції (рис. 5.8). Як послідовності *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*, так і *Cystoseira humilis* у цій позиції мають аденін (A). В той же час, *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* (всі послідовності ідентичні між собою) характеризується унікальною мутацією у позиціях 60-61, коли AA замінюється на TT.

	60	240
<i>C. compressa</i> MF767960	AAAATAATTTT	ATGTGCTTC
<i>C. compressa</i> FM958355
<i>C. aurantia</i> MH493059
<i>C. compressa</i> (HaBonim, Israel) BC5c
<i>C. compressa</i> (Shikmona, Israel) SC1
<i>C. humilis</i> MH493058A.....
<i>C. humilis</i> MF767964A.....
<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> MF767957TT.....A.....
<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> MF767958TT.....A.....
<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> FM958354TT.....A.....
<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> (Israel) RC2TT.....A.....

Рис. 5.8. Ділянки вирівнювання нуклеотидних послідовностей 23S рДНК для *Cystoseira compressa* та *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* з Левантійського басейну, а також послідовностей близьких видів з GenBank.

Загалом, очевидно, що 23S рДНК дозволяє достовірно розрізнити роди *Sargassaceae* і показати спорідненість таксонів. В той же час, 23S рДНК має низьку роздільну здатність і для чіткого визначення окремих видів не завжди підходить. Для прояснення філогенетичних зв'язків близькоспоріднених видів необхідно використовувати інші молекулярно-філогенетичні маркери.

5.2.2 Молекулярно-філогенетичний аналіз на основі порівняння послідовностей гену COI

Мітохондріальний ген, що кодує субодиницю I цитохром с-оксидази (COI), довжиною близько 600 нуклеотидів, широко використовується в проєктах, пов'язаних з ДНК-баркодуванням – визначенням належності організму до того чи іншого таксону на основі коротких маркерів ДНК. Ген COI є білоккодуючою послідовністю і добре підходить для баркодування завдяки швидкому відбору і накопиченню мутацій, через що ген досить суттєво відрізняється у різних видів. При цьому, в межах кожного виду дана послідовність мітохондріальної ДНК є досить консервативною. В роботі Bruno de Sousa et al. (2019) було показано, що цей маркер також підходить для розрізнення видів *Cystoseira* s.l. завдяки відносно високим міжвидовим розбіжностям з низькими внутрішньовидовими варіаціями.

Для побудови філогенетичного дерева було обрано 55 послідовностей гену COI (Додаток В, табл. В1, В2). В якості зовнішньої групи використана нуклеотидна послідовність COI *Stephanocystis geminata* (C.Agardh) Draisma, Ballesteros, F.Rousseau & T.Thibaut (зразок FJ409138 із Канади).

Вибір найбільш відповідної еволюційної моделі нуклеотидних заміні із застосуванням критерію АІС показав, що для цього набору даних найкращим варіантом є модель НКУ+І+G.

Загальна топологія побудованих дерев (ML та ВІ) співпадає між собою і відповідає результатам, що були отримані раніше за допомогою мультигенної філогенії (Bruno de Sousa et al., 2019). Древа, побудовані на основі аналізу

ділянки COI, показують, що спершу дивергує клада *Cystoseira* s.s. і вона є сестринською до гілки *Gongolaria+Ericaria+Bifurcaria* (рис. 5.9, 5.10).

Як і у випадку із деревами, побудованими на основі аналізу гену 23S рДНК, чорноморські та левантійські цистозіри потрапили у різні роди, а саме – *Gongolaria*, *Ericaria* та *Cystoseira* s.s. (рис. 5.9, 5.10).

Топологія клади *Gongolaria* практично ідентична на обох деревах. Так, видно, що із достатньо високою достовірністю дана клада поділяється ще на дві окремі клади. До першої клади потрапляють послідовності чорноморської *Gongolaria barbata* (разом із середземноморськими зразками та видами *Gongolaria usneoides* (Linnaeus) Molinari & Guiry і *Gongolaria baccata* (S.G.Gmelin) Molinari & Guiry). Левантійські зразки, визначені як *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp., разом із декількома іншими видами, формують другу кладу (рис. 5.9, 5.10).

Клада, куди входять послідовності *Gongolaria barbata* із Чорного моря та середземноморські зразки, має дуже високу бутстреп-підтримку і максимальне значення апостеріорної ймовірності (BS=100; PP=1.00). Цікаво, що на обох деревах видно відділення (хоч і з невисокою достовірністю) всіх чорноморських зразків від трьох середземноморських, що представлені послідовністю KY682970 із GenBank (Венеційська лагуна, Італія), а також оригінальними послідовностями із о. Сицилія (Італія) та о. Менорка (Іспанія) (ваучери зразків – SbarMAR01 та SbarMEN01 відповідно).

Цікаво, що до цієї клади потрапляє також нуклеотидна послідовність KP136545 із GenBank (Чорне море, Туреччина), яка була визначена авторами як *Cystoseira baccata*. Цей сіквенс практично ідентичний послідовностям, отриманим із наших чорноморських зразків *Gongolaria barbata*. Це, а також той факт, що зразок був відібраний у Чорному морі, для якого *Cystoseira baccata* ніколи не вказувалася, дозволяє нам стверджувати, що зразок KP136545 є неправильно визначеним зразком *Gongolaria barbata* (= *Cystoseira barbata*) із чорноморського узбережжя Туреччини. Більш того, – таксон *Cystoseira baccata* взагалі був виключений із середземноморської флори і є винятково атлантичним видом (Ribera et al., 1992; Taşkin et al., 2012; Cormaci et al., 2012).

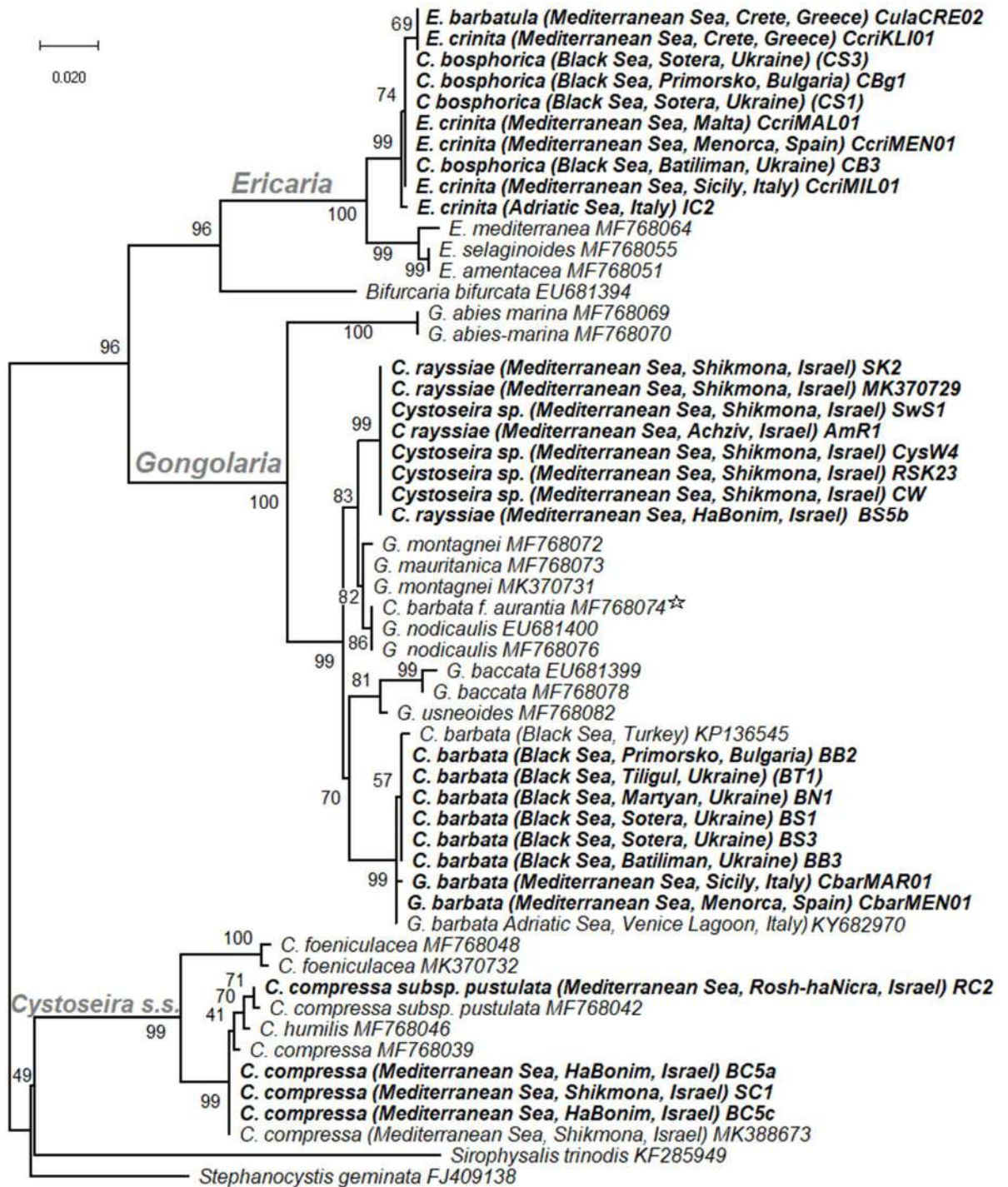


Рис. 5.9 Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності COI методом ML з використанням моделі НКУ+І+G. Статистична підтримка забезпечена методом бутстрефу (1000 повторів), значення бутстреф-підтримки вказані біля кожного вузла. В аналіз включені 55 послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

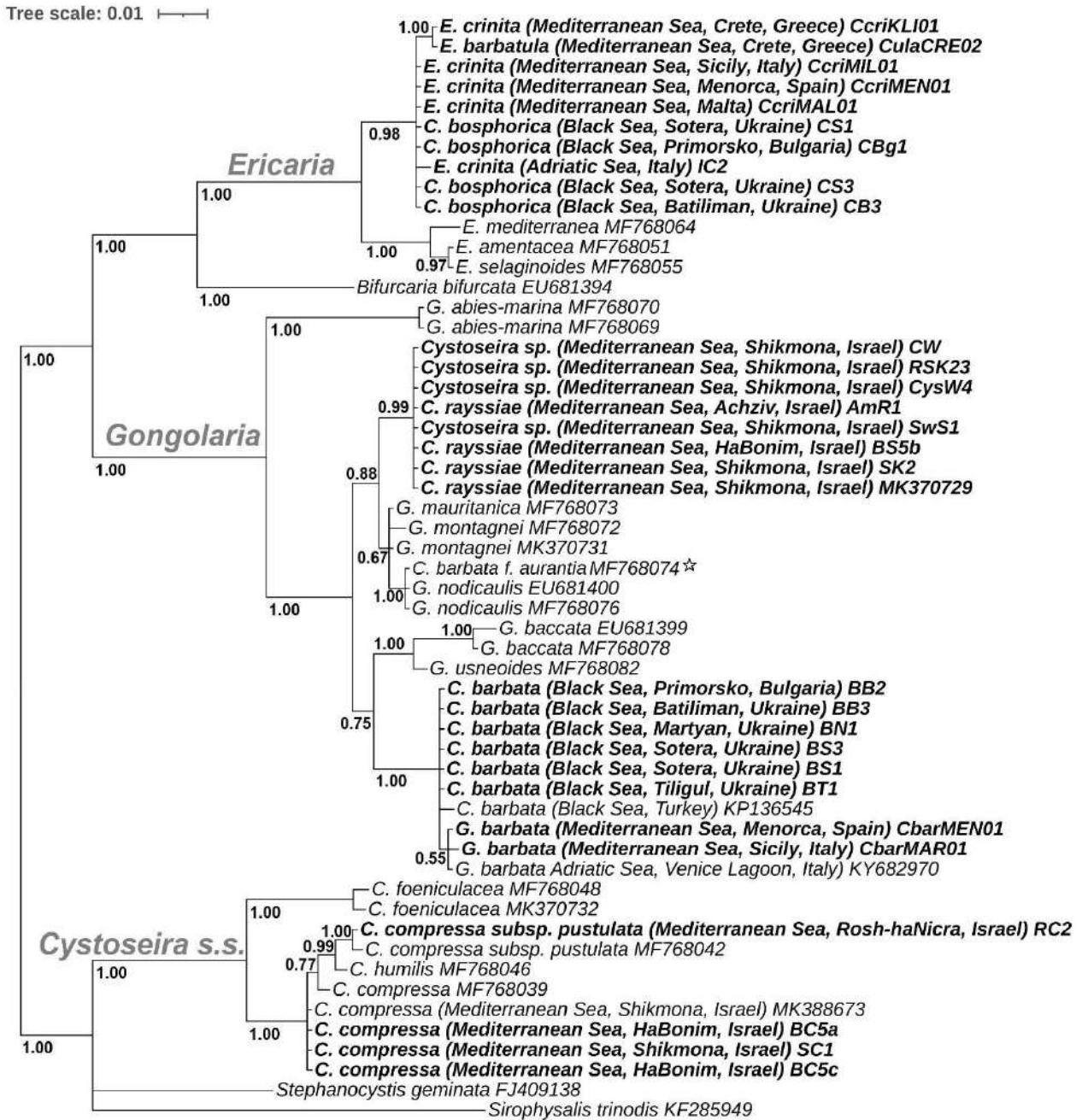


Рис. 5.10 Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності COI методом ВІ з використанням моделі НКУ+І+G. Значення апостеріорної ймовірності показано біля кожної гілки. В аналіз включені 43 послідовності, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

Вирівнювання нуклеотидних послідовностей гену COI із *Gongolaria barbata* та близьких видів (*Gongolaria usneoides*, *Gongolaria baccata* та *Gongolaria nodicaulis* (Withering) Molinari & Guiry) показало, що всі послідовності COI *Gongolaria barbata* (включаючи наші зразки із Чорного моря і сіквенси із GenBank) дуже схожі між собою і суттєво відрізняються від інших видів класу *Gongolaria* (мають 9 унікальних нуклеотидних замін). Всі послідовності, отримані для зразків із Чорного моря, ідентичні між собою.

Відмінності послідовностей гену COI *Gongolaria barbata* один від одного незначні: в 73-й позиції всі чорноморські зразки мають Т (як і види *Gongolaria usneoides* (Linnaeus) Molinari & Guiry та *Gongolaria baccata*), а зразки *Gongolaria barbata* із Середземного моря мають С (як інші середземноморські види *Gongolaria nodicaulis* та *Gongolaria montagnei* (J. Agardh) Kuntze). Чорноморський зразок *Gongolaria barbata* KP136545 з Туреччини має заміну у 418 позиції: замість С (як у всіх інших видів) у нього відзначено G.

Відмітимо також, що на деревах, побудованих на основі аналізу гену COI, видно, як зразок MF768074, визначений авторами як неприкріплена форма *Cystoseira barbata* f. *aurantia* (Kützinger) Giaccone (Bruno de Sousa et al., 2019) не потрапляє у кладу разом з іншими послідовностями *Gongolaria barbata* (рис. 5.9, 5.10, зразок відмічений зірочкою). Натомість, він разом із послідовностями атлантичних зразків *Gongolaria nodicaulis* EU681400 (Франція) та MF768076 (Ла-Корунья, Іспанія) формує кладу, що чітко відділена від інших близьких таксонів (BS=78, PP=1). Це той самий атлантичний зразок (ваучер MBR87, табл. А2), який на дереві 23S рДНК також не потрапив у кладу *Gongolaria barbata* (рис. 5.5, 5.6, відмічений зірочкою). Враховуючи, що і тут, і на дереві 23S рДНК, зразок MBR87 групується із видом *Gongolaria nodicaulis*, можна припустити, що він був неправильно визначений морфологічно, враховуючи той факт, що *Gongolaria nodicaulis* та *Gongolaria barbata* мають багато спільних рис.

Як зазначалося вище, послідовності гену COI *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. із Левантійського басейну формують другу кладу в середині

клади *Gongolaria* (рис. 5.9, 5.10). Так, до цієї класи також потрапляють сіквенси *Gongolaria montagnei*, *Gongolaria nodicaulis*, *Gongolaria mauritanica* (Sauvageau) Molinari & Guiry та таксону, що був визначений авторами як *Cystoseira barbata* f. *aurantia*.

На деревах, побудованих на основі аналізу COI, *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. формують чітку класу із майже максимальною бутстреп-підтримкою та значенням апостеріорної ймовірності (BS=99; PP=0.99). Це є відмінною від дерев, що були побудовані на основі аналізу гену 23S рДНК (рис. 5.5, 5.6), де послідовності цих зразків мали невизначену позицію і взагалі не формували окремої класи.

В той же час, як і у випадку із 23S рДНК, послідовності гену COI *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. з узбережжя Ізраїлю виявилися ідентичними. Їхнє вирівнювання із послідовностями COI близьких видів роду *Gongolaria* (довжиною 635 нуклеотидів) показало, що левантійські зразки суттєво відрізняються від інших видів. Так, ці сіквенси мають 5 унікальних мутацій, які відрізняють їх від близьких таксонів (у 88-й, 274-й, 373-й, 474-й та 646-й позиціях) (рис. 5.11).

	80	90	270	370	470	640
<i>G. mauritanica</i> MF768073	AGTCCAGGCAACACG	TTACCACCG	ACTCGG	CGCGCCCC	TGTACTTTA	
<i>G. nodicaulis</i> EU681400G.....
<i>G. barbata</i> KY682970C.....
<i>G. montagnei</i> MF768072
<i>G. montagnei</i> MK370731
<i>C. rayssiae</i> (Achziv) AmR1C.....T.....G.....A.....T.....C.....
<i>C. rayssiae</i> (HaBonim) B85bC.....T.....G.....A.....T.....C.....
<i>Cystoseira</i> sp. (Shikmona) SK2C.....T.....G.....A.....T.....C.....
<i>Cystoseira</i> sp. (Shikmona) CWC.....T.....G.....A.....T.....C.....
<i>Cystoseira</i> sp. (Shikmona) RSK23C.....T.....G.....A.....T.....C.....
<i>Cystoseira</i> sp. (Shikmona) CysW4C.....T.....G.....A.....T.....C.....
<i>Cystoseira</i> sp. (Shikmona) SwS1C.....T.....G.....A.....T.....C.....

Рис. 5.11. Ділянки вирівнювання нуклеотидних послідовностей гену COI для *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp., а також послідовностей близьких видів з GenBank.

Що стосується класи *Ericaria*, то на обох деревах COI чітко видно, що вона розбивається на дві окремі класи із достовірною бутстреп-підтримкою і високою апостеріорною ймовірністю (рис. 5.9, 5.10).

Перша клада включає в себе зразки середземноморських видів *Ericaria crinita* та *Ericaria barbatula*, а також послідовності чорноморських зразків *Cystoseira bosphorica* (BS=99, PP=0.98). Друга – середземноморські та атлантичні зразки *Ericaria selaginoides* (Linnaeus) Molinari & Guiry, *Ericaria amentacea* (C.Agardh) Molinari & Guiry та *Ericaria mediterranea* (Sauvageau) Molinari & Guiry (BS=99, PP=1.00).

Внутрішня топологія спільної клади *Ericaria crinita*+*Ericaria barbatula*+*Cystoseira bosphorica* незначною мірою відрізняється на деревах ML та BI. На обох деревах зразки *Ericaria crinita* та *Ericaria barbatula*, що були одночасно відібрані на о. Крит, відділяються від всіх інших зразків із середньою достовірністю (BS=69, PP=1.00). На дереві ML також можна прослідкувати відділення всіх інших нуклеотидних послідовностей від італійських зразків (BS=74). Цікаво, що відокремлення сіквенсів пов'язано із географічним походженням зразків, а не прийнятими таксономічними одиницями. Очевидно, що жоден із трьох видів не формує окремої клади, що дозволило б відмежувати один вид від іншого.

Примітно, що для другої клади (*Ericaria selaginoides*+*Ericaria amentacea*+*Ericaria mediterranea*) така ситуація теж є характерною. Так, ці три види відносять до так званого «комплексу *Cystoseira tamariscifolia* s.l.» (= *Ericaria selaginoides*), де видові межі між таксонами не визначені і вони вважаються конспецифічними (Bermejo et al., 2018). В той же час, порівняння генетичних дистанцій між таксонами в середині двох клад показало, що спорідненість таксонів *Ericaria crinita*, *Ericaria barbatula* та *Cystoseira bosphorica* навіть вища, ніж у «комплексі *Cystoseira tamariscifolia* s.l.» (табл. Б2а).

Аналізуючи нуклеотидні послідовності *Cystoseira bosphorica* та близьких таксонів, ми брали до уваги лише наші оригінальні зразки, адже у відкритому доступі не опубліковано жодної послідовності гену COI ані *Cystoseira bosphorica*, ані *Ericaria crinita* чи *Ericaria barbatula*.

Вирівнювання послідовностей COI *Cystoseira bosphorica* та середземно-морських видів *Ericaria crinita* і *Ericaria barbatula* (довжиною 627 нуклеотидів) показало їхню практично повну ідентичність. Так послідовності *Cystoseira bosphorica* з Криму та Болгарії (ваучери CS3, CBg1, CS1) абсолютно ідентичні послідовностям *Ericaria crinita* з Мальти, Менорки та Сицилії (ваучери CcriMAL01, CcriMEN01, CcriMIL01 відповідно). Адріатичний зразок *Ericaria crinita* (IC2) має дві мутації порівняно із основним гаплотипом: у 150-й позиції він має Т (як у клади *Ericaria selaginoides*+*Ericaria amentacea*+*Ericaria mediterranea*), а в 498-й позиції наявний G замість А (рис. 5.12). Нуклеотидні послідовності зразків *Ericaria crinita* та *Ericaria barbatula* з Криту ідентичні один до одного і також відрізняються мутаціями у двох позиціях: у 342-й позиції критські зразки замість G мають С (як і один із зразків *Ericaria amentacea*), а в 604-й позиції відбулася заміна С на Т, що не зустрічається у інших видів роду *Ericaria*.

	150	340	500	600
C. bosphorica (Batiliman, Ukraine) CB3	T C G G A G	C T C G G G	A C A G C A	G T G G C G
C. bosphorica (Sotera, Ukraine) CS3
C. bosphorica (Sotera, Ukraine) CB3
C. bosphorica (Primorsko, Bulgaria) CBg1
E. crinita (Adriatic Sea, Italy) IC2	. T G
E. barbatula (Crete, Greece) CulaCRE02 C T . . .
E. crinita (Crete, Greece) CcriKLI01 C T . . .
E. crinita (Malta) CcriMAL01
E. crinita (Menorca) CcriMEN01
E. crinita (Sicily) CcriMIL01
E. amentacea MF768051-52	. T
E. amentacea MF768050	. T C
E. selaginoides MF768053 MF768055	. T
E. selaginoides MF768063	. T
E. mediterranea MF768064-65	. T

Рис. 5.12. Ділянки вирівнювання нуклеотидних послідовностей гену COI для *Cystoseira bosphorica* та послідовностей близьких видів.

Клада *Cystoseira s.s.* на обох деревах COI ідентична за топологією (рис. 5.9, 5.10). До цієї класи потрапляють левантійські сіквенси *Cystoseira compressa* та *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*. Як і на деревах, що побудовані на основі аналізу ділянки 23S рДНК, ці зразки потрапляють в різні класи. В той же час, на рис. 5.9 та 5.10 видно, що серед таксонів *Cystoseira s.s.*, лише

Cystoseira foeniculacea формує чітку кладу із максимальною статистичною підтримкою. Ця кладу відділяються від таксонів *Cystoseira compressa*, *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* та *Cystoseira humilis*, що формують збірну кладу, де межі між таксонами важко встановити.

Для того, щоб розділити близькоспоріднені таксони, ми залучили до аналізу додаткові нуклеотидні послідовності гену COI із баз даних GenBank та BOLD і побудували окреме дерево для кладу *Cystoseira* s.s. Древа побудовані на основі аналізу 19 сіквенсів із застосуванням моделі НКУ+I, що виявилася найбільш прийнятною для цього набору даних. Зразок *Stephanocystis geminata* FJ409138 використаний як зовнішня група (рис. 5.13, 5.14).

Отримані філогенетичні дерева схожі за топологією, і на відміну від попередніх дерев, на них чітко видно відділення окремих клад (рис. 5.13, 5.14). Зокрема, на обох деревах видно відділення кладу *Cystoseira foeniculacea* (BS=100; PP=1.00) та кладу *Cystoseira humilis* (BS=80; PP=0.98). Що цікаво, саме до останньої кладу потрапляє левантійський зразок *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* (RC2). Разом з іншими послідовностями цього таксону (MF768042-44) він формує кладу всередині кладу *Cystoseira humilis* із достатньо високим рівнем статистичної достовірності (BS=79; PP=1.00). В той же час, на обох деревах видно генетичну відмінність *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* від послідовностей *Cystoseira humilis*, що із високою достовірністю групуються в окрему кладу (BS=85; PP=0.94).

Нуклеотидні послідовності «типової» *Cystoseira compressa* з Ізраїлю очікувано виявилися ближчими до інших зразків *Cystoseira compressa*, що задепоновані в GenBank та BOLD. Водночас, можна прослідкувати розділення на окремі кладу в залежності від географічного походження зразків. Так, на дереві ML всі сіквенси *Cystoseira compressa* формують кладу із середнім рівнем достовірності (BS=52). Всередині цієї кладу із достатньо високим рівнем статистичної підтримки видно розподіл на дві кладу: 1) зарзки із Атлантики та Західної частини Середземного

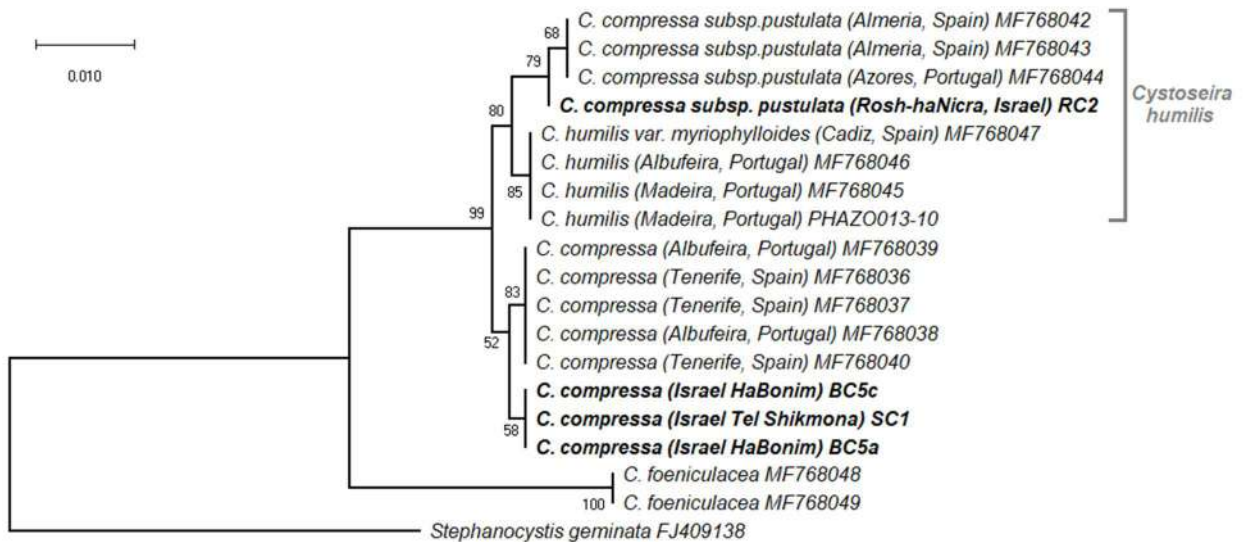


Рис. 5.13 Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності COI методом ML з використанням моделі НКУ+I. Значення бутстреп-підтримки (1000 повторів) показано біля кожної гілки. В аналіз включені 19 послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

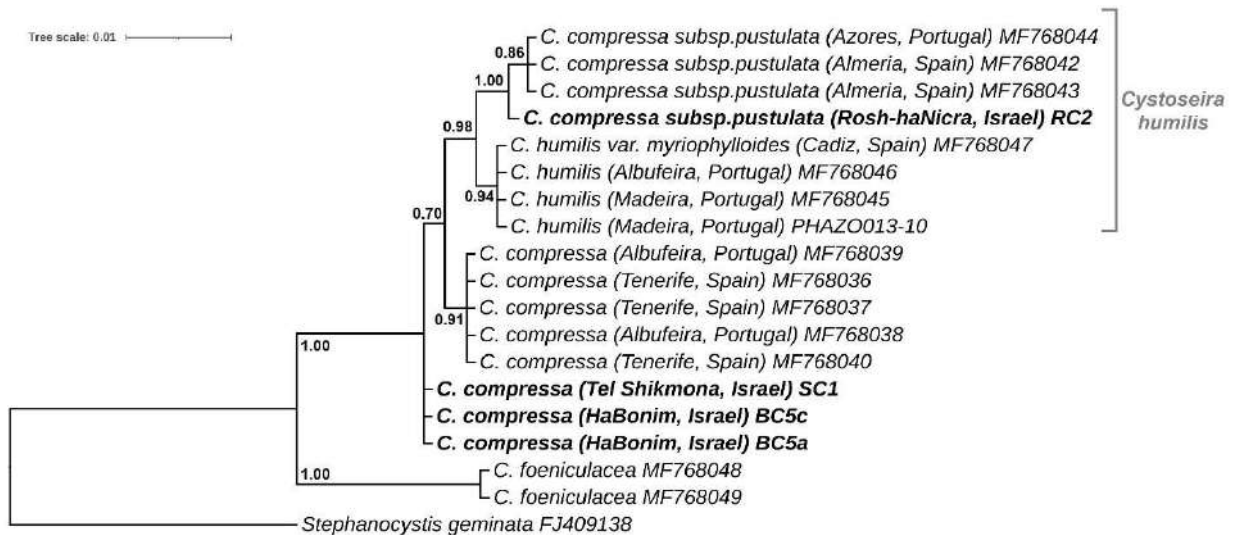


Рис. 5.14 Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності COI методом VI з використанням моделі НКУ+I. Значення апостеріорної ймовірності показано біля кожної гілки. В аналіз включені 19 послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

моря (MF768036-40) та 2) зразки зі Східного Середземномор'я. Як раз остання клада і сформована зразками *Cystoseira compressa* з Ізраїлю (BS=58) (рис. 5.13). На дереві ВІ послідовності *Cystoseira compressa* не формують чітко окресленої кледи, хоча і тут також видно відділення зразків із заходу (MF768036-40) від східних левантійських зразків (BC5 та SC1) (рис. 5.14).

Вирівнювання нуклеотидних послідовностей гену COI таксонів роду *Cystoseira* s.s. показує значну відмінність послідовностей виду *Cystoseira foeniculacea* (20 унікальних мутацій) та спорідненість таксонів *Cystoseira compressa*, *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* та *Cystoseira humilis*. Нуклеотидні послідовності цих трьох таксонів мають 7 варіабельних сайтів (рис. 5.15).

Так, всі послідовності COI *Cystoseira compressa* з Ізраїлю (BC5, SC1, МК388673) ідентичні між собою, але відрізняються від інших послідовностей *Cystoseira compressa* (MF768036-40) двома мутаціями у 262-й та 269-й позиціях (в обох випадках – заміна С на Т). Ці ж дві мутації є характерними для таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* (RC2). Водночас нуклеотидні послідовності цього таксону відрізняється від *Cystoseira compressa* мутаціями у 4 інших позиціях. Дві з них зближають його із видом *Cystoseira humilis* (у 184 та 607 позиціях), а дві – є унікальними і зустрічаються лише у таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* (у 175-й та 436-й позиціях) (рис. 5.15).

	170	180	260	270	430	590	610
<i>C. compressa</i> (HaBonim, Israel) BC5c	CCTGTTCTATAGGGGGG		TTTGGTTGTTA		TTTAGGTGC	TAACAGA	ACAACAT
<i>C. compressa</i> (Shikmona, Israel) SC1
<i>C. compressa</i> (Shikmona, Israel) MK388673
<i>C. compressa</i> MF768036
<i>C. compressa</i> MF768037
<i>C. compressa</i> MF768038
<i>C. compressa</i> MF768039
<i>C. compressa</i> MF768040
<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> (Israel) RC2
<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> MF768044
<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> MF768042
<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> MF768043
<i>C. humilis</i> var. <i>myriophylloides</i> MF768047
<i>C. humilis</i> MF768045
<i>C. humilis</i> MF768046
<i>C. humilis</i> PHAZO013-10
<i>C. foeniculacea</i> MF768048
<i>C. foeniculacea</i> MF768049
<i>C. foeniculacea</i> MK370732

Рис. 5.15. Ділянки вирівнювання нуклеотидних послідовностей гену COI для *Cystoseira compressa*, *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* та послідовностей близьких видів.

5.2.3 Молекулярно-філогенетичний аналіз на основі порівняння послідовностей ділянки мітохондріального міжгенного спейсеру mt-spacer

Найбільш варіабельною серед досліджених маркерів є ділянка мітохондріального міжгенного спейсеру 23S-IGS-tRNA^{Lys}-IGS-tRNA^{Val}, який розташований між геном 23S рДНК та геном tRNA-Val і частково включає в себе їхні відрізки, а також ділянку гену tRNA-Lys (далі – mt-spacer). За рахунок дуже високої швидкості накопичення мутацій, ця ділянка використовується для уточнення філогенетичних відносин між досліджуваними близькими таксонами.

Для побудови філогенетичного дерева було обрано 66 нуклеотидних послідовностей ділянки mt-spacer (Додаток В, табл. В1, В2). Застосування критерію АІС показало, що найбільш відповідною еволюційною моделлю нуклеотидних замінів для цього набору даних є модель GTR+I+G.

Філогенетичні дерева ML та BI, побудовані на основі аналізу послідовності mt-spacer, за загальною топологією схожі на попередні дерева – вони також із достовірною статистичною підтримкою показують розділення цистозір на 3 окремі клади – *Gongolaria*, *Ericaria* та *Cystoseira* s.s. (рис. 5.16, 5.17)

Аналіз послідовностей mt-spacer ще раз підтверджує приналежність чорноморських та левантійських таксонів до різних родів.

Топологія клади *Gongolaria* практично ідентична на обох деревах. Послідовності *Gongolaria barbata* разом із зразками із Середземного моря (включаючи наші адриатичні зразки) формують окрему кладу. На дереві ML клуда має середню бутстреп-підтримку (BS=64) за рахунок того, що при аналізі зразок *Gongolaria barbata* FM993043 не увійшов ані у кладу *Gongolaria barbata*, ані у сестринську кладу *Gongolaria usneoides*+ *Gongolaria baccata* (рис. 5.16). В цьому місці дерево BI має суттєву відмінність – на ньому види *Gongolaria usneoides* та *Gongolaria baccata* не формують сестринську до *Gongolaria barbata* кладу, а по чергово дивергують у основи всієї клади *Gongolaria* (рис. 5.17). Крім того, на ньому зразки *Gongolaria barbata* (включно із зразком FM993043) достовірно формують кладу із максимальним показником апостеріорної ймовірності (PP=1.00).

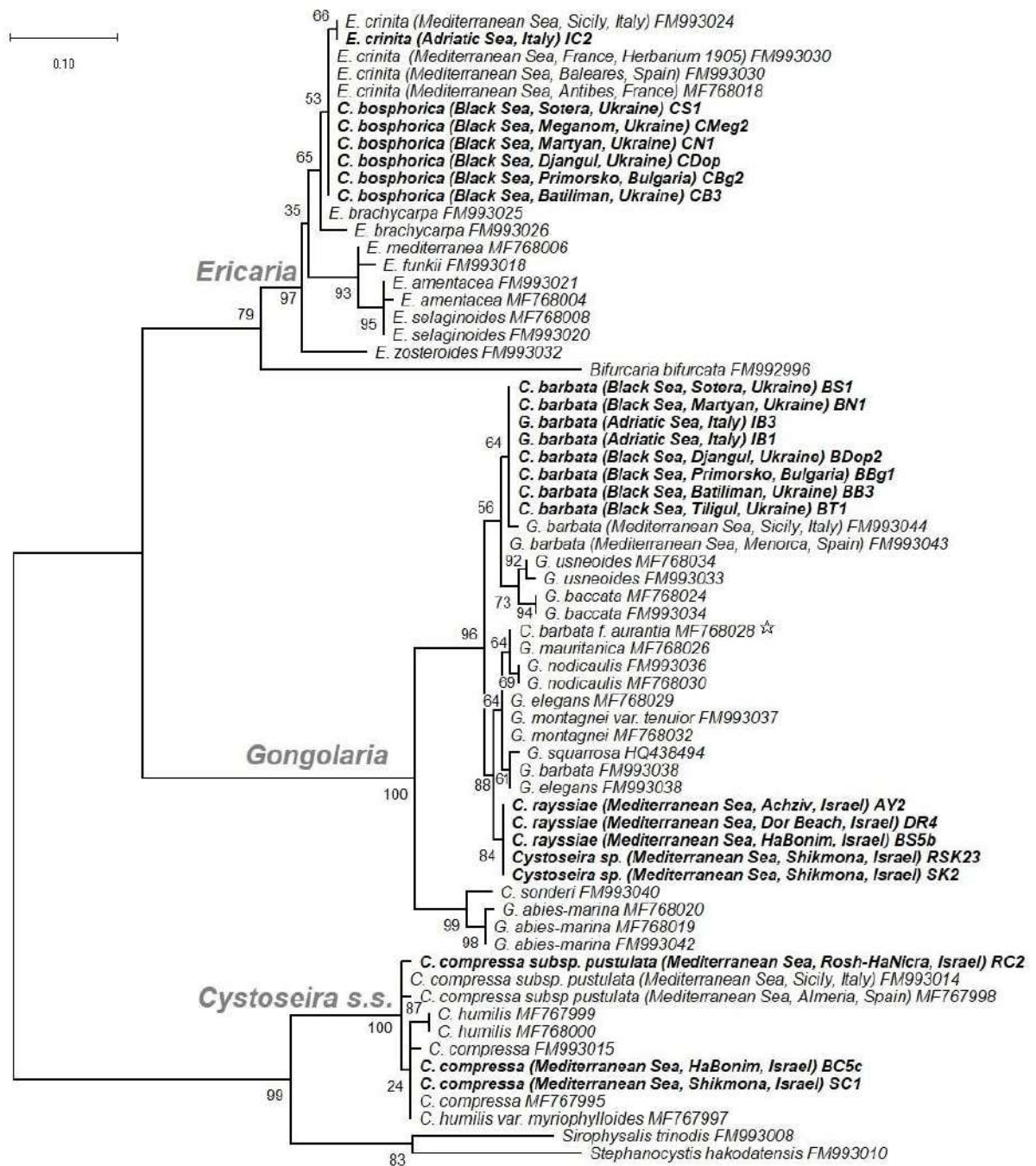


Рис. 5.16 Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності mt-spacer методом ML з використанням моделі GTR+I+G. Статистична підтримка забезпечена методом бутстрепу (1000 повторів), значення бутстреп-підтримки вказані біля кожного вузла. В аналіз включені 66 послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

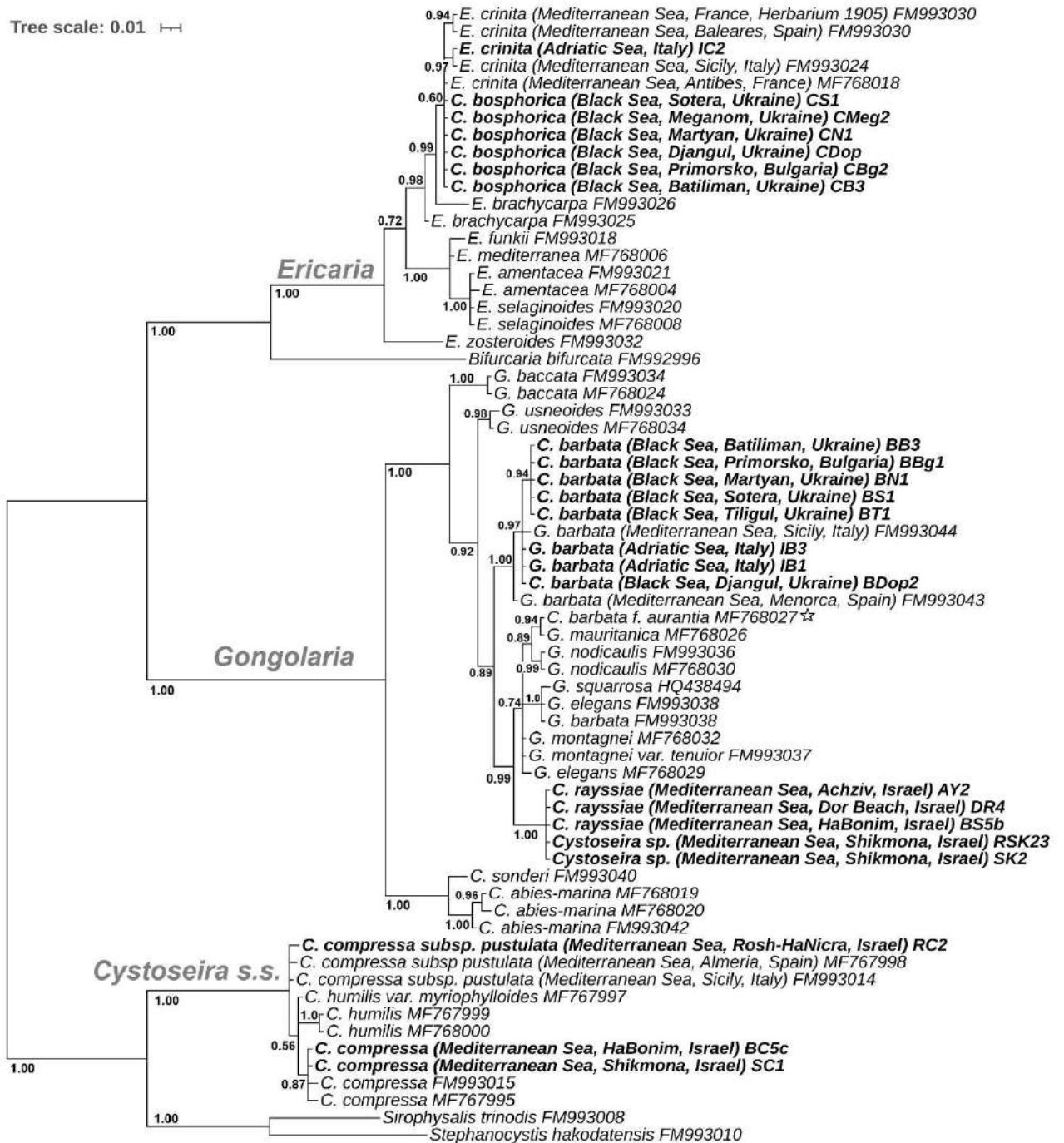


Рис. 5.17 Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності mt-sraser методом ВІ з використанням моделі GTR+I+G. Значення апостеріорної ймовірності показано біля кожної гілки. В аналіз включені 66 послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

Цікаво, що зразки *Cystoseira barbata* f. *aurantia* MF768028 (ваучер MBR87) та *Cystoseira barbata* FM993038 (ваучер L0609427) потрапили до двох інших клад. Нуклеотидні послідовності цих зразків у попередніх деревах також не потрапляли у кладу *Gongolaria barbata*, що ще раз вказує на можливу некоректну первинну ідентифікацію.

Вирівнювання послідовностей mt-spacer (довжиною 291 нуклеотиди) чорноморських зразків із двома отриманими послідовностями зразків *Gongolaria barbata* із Адриатичного моря (Італія) та сіквенсами із GenBank показало декілька відмінностей, в тому числі – між чорноморськими зразками (рис. 5.18). Так, 13 нуклеотидних послідовностей чорноморської *Gongolaria barbata* представляють два гаплотипи, що відрізняються однією мутацією. У 136-й позиції у більшості чорноморських зразків стоїть G: це зразки із Кримського узбережжя (Сотера, Батіліман, Март'ян), Тилігульського лиману, о. Джарилгач та Болгарії. У всіх інших зразків, включаючи середземноморські зразки *Gongolaria barbata* та три зразки із Кримського узбережжя, у цій позиції стоїть А.

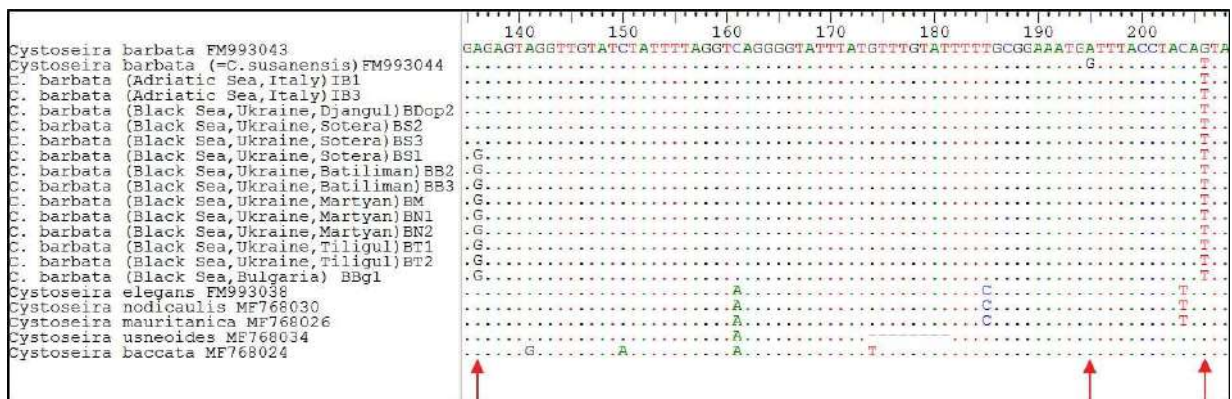


Рис. 5.18. Ділянки вирівнювання нуклеотидних послідовностей mt-spacer для *Gongolaria barbata* з Чорного моря та послідовностей близьких видів з GenBank.

Цікаво, що у пункті Сотера (Південний берег Криму) зареєстровані обидва гаплотипи. Окрім цієї позиції, всі наші оригінальні нуклеотидні послідовності *Gongolaria barbata* і з Чорного моря і з Адриатичного моря, ідентичні. В той же час зразок *Gongolaria barbata* FM993044 має унікальну заміну у 195-й позиції (G замість А), що відрізняє його від всіх близьких сіквенсів. А зразок

Gongolaria barbata FM993043 у 206-й позиції має G, що відрізняє його від всіх послідовностей виду *Gongolaria barbata* і зближує із іншими видами клади *Gongolaria* (наприклад, *Gongolaria elegans* (Sauvageau) Molinari & Guiry та *Gongolaria nodicaulis*).

Крім *Gongolaria barbata*, до клади *Gongolaria* також потрапили послідовності *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. із Левантійського басейну. Вони формують окрему кладу, що має високий рівень статистичної підтримки (BS=84; PP=1.00) (рис. 5.16, 5.17). Вирівнювання підтвердило ідентичність послідовностей mt-spacer *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. (рис. 5.19). А їхнє порівняння також показало наявність у зразків *Gongolaria rayssiae* та *Cystoseira* sp. 6 унікальних мутацій, які не зустрічаються у інших видів роду *Gongolaria*.

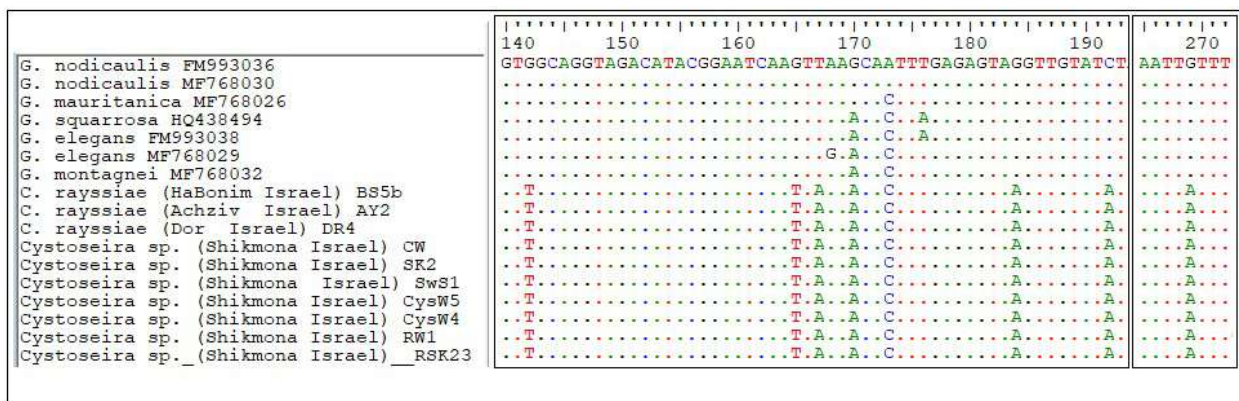


Рис. 5.19. Ділянки вирівнювання нуклеотидних послідовностей mt-spacer для *Cystoseira rayssiae*, *Cystoseira* sp. та послідовностей близьких видів з GenBank.

Топологія клади *Ericaria* ідентична на обох деревах, побудованих на основі аналізу ділянки mt-spacer (рис 5.16, рис. 5.17). Чорноморські зразки *Cystoseira bosporica* згрупувалися із таксонами *Ericaria crinita* та *Ericaria brachycarpa*. Зразки *Cystoseira bosporica* із Чорного моря та *Ericaria crinita* із Середземного моря формують окрему кладу, однак її бутстреп-підтримка та показник апостеріорної ймовірності середні (BS=53, PP=0,60). Це, скоріш за все, обумовлено включенням до аналізу нуклеотидних послідовностей близь-

кого виду *Ericaria brachycarpa*. На деревах ML та ВІ зразки цього виду не сформували окремої клади, а згрупувалися із видами *Cystoseira bosphorica* та *Ericaria crinita*.

Для того, щоб уточнити філогенетичні відносини між близькими видами в середині клади *Ericaria*, нами побудоване окреме дерево із додатковими послідовностями ділянки mt-spacer (модель нуклеотидних замінів – НКУ+І), яке виявилось ідентичним за топологією і при використанні методу ML, і при використанні аналізу ВІ (рис. 5.20).

У цьому випадку клада *Cystoseira bosphorica*+*Ericaria crinita* достовірно відділяється від інших таксонів завдяки включенню в аналіз додаткових

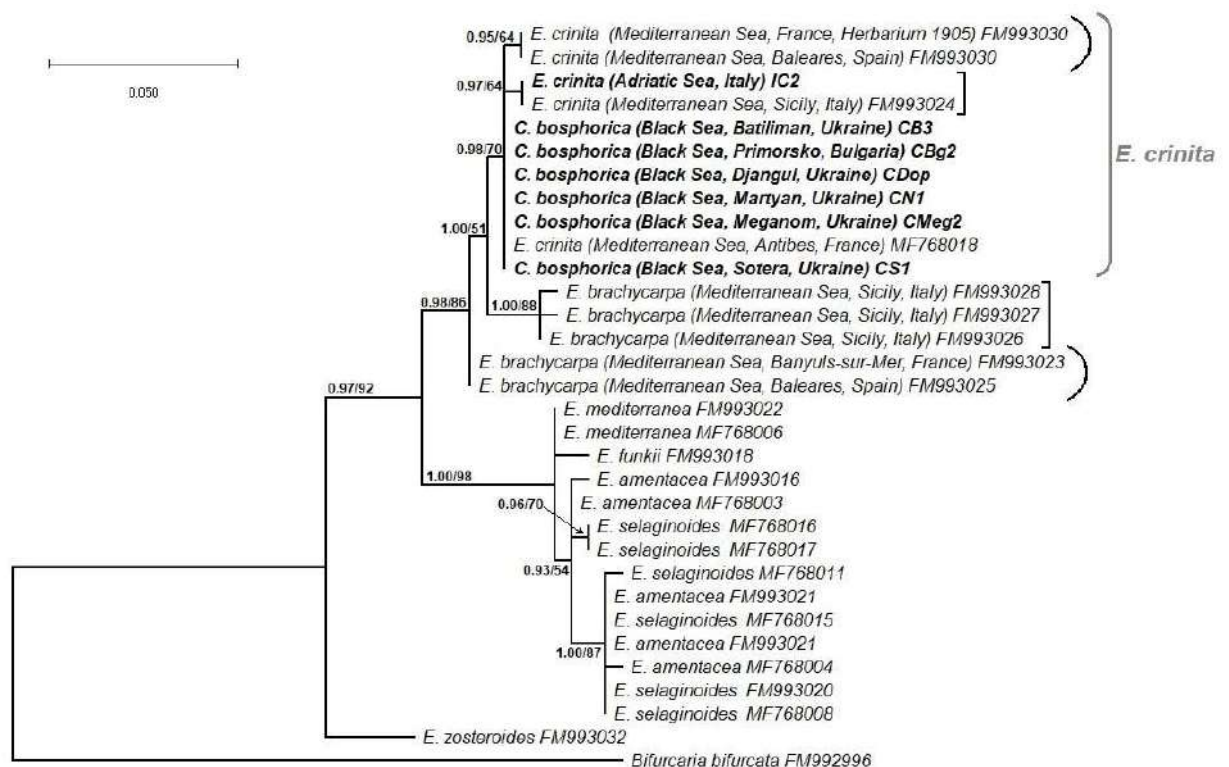


Рис. 5.20 Консенсусне молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності mt-spacer методами ML та ВІ з використанням моделі GTR+I. Значення апостеріорної ймовірності та бутстреп-підтримки (1000 повторів) показано біля кожної гілки. В аналіз включені 16 послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

послідовностей *Ericaria brachycarpa* (BS=70, PP=0,98). При цьому видно, що всередині цієї клади виокремлюється ще дві клади, які сформовані послідовностями *Ericaria crinita* з Італії (наш зразок IC2 та сіквенс FM993024, на рис 5.20 виділені квадратною дужкою) та Балеарського моря (FM993030, виділені круглою дужкою).

Клада *Cystoseira bosphorica*+*Ericaria crinita* є сестринською до клади, що сформована зразками *Ericaria brachycarpa* із Тирренського моря (на рис. 5.20 об'єднані квадратною дужкою). Ця клада має високий рівень статистичної підтримки (BS=88, PP=1.00). Два інших зразки *Ericaria brachycarpa* із Балеарського моря (FM993023 та FM993025) не формують окремої клади і розташувалися у основи кластеру видів *Cystoseira bosphorica*+*Ericaria crinita*+*Ericaria brachycarpa*.

Вирівнювання послідовностей mt-spacer (292 нуклеотиди) чорноморських зразків із зразками з GenBank показало, що всі 11 послідовностей *Cystoseira bosphorica* з Чорного моря ідентичні між собою, а також із середземноморським зразком *Ericaria crinita* MF768018. Зразок *Ericaria crinita* FM993030 відрізняється лише однією заміною у 131-й позиції (нуклеотид А, який знаходиться у цій позиції у всіх інших послідовностей, замінюється на G) (рис. 5.21). Нуклеотидні послідовності, отримані нами для зразків *Ericaria crinita* з Адріатичного моря, відрізняються від всіх інших заміною С на А у 81-й позиції.

Цікаво, що тоді як аналіз гену 23S рДНК таксонів *Ericaria brachycarpa* не показав відмінностей від інших близьких видів, послідовності mt-spacer у *Ericaria brachycarpa* мають ряд особливостей, які відрізняють їх від послідовностей групи *Ericaria crinita*+*Cystoseira bosphorica*. Зокрема, їх всіх об'єднує заміна А на G у 96-й позиції, а також наявність гіперваріабельної ділянки, для якої характерні делеції та повтори великих відрізків нуклеотидів (на рис. 5.21 виділена рожевим кольором).

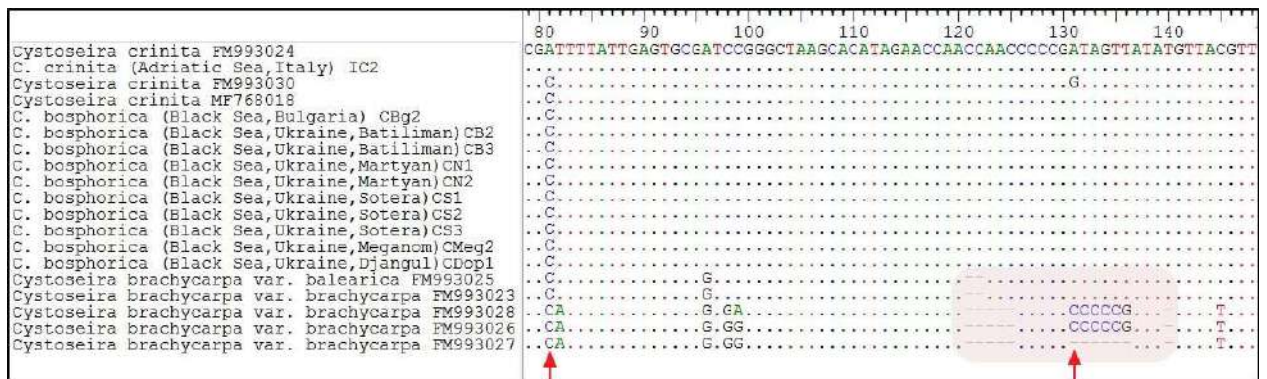


Рис. 5.21. Ділянки вирівнювання нуклеотидних послідовностей mt-spacer для *Cystoseira bosphorica* з Чорного моря, *Ericaria crinita* з Адріатичного моря та послідовностей близьких видів з GenBank.

На деревах, що побудовані на основі аналізу послідовності mt-spacer, зразки в середині клади *Cystoseira s.s.* не формують окремих монофілетичних гілок (рис. 5.16, 5.17). У зв'язку із цим ми побудували дерева, залучивши додаткові послідовності (рис. 5.22, 5.23). Як і у попередніх деревах, побудованих на основі аналізу генів 23S рДНК та COI, у основи дерев відділяється клада *Cystoseira foeniculacea*. Інші таксони на дереві ML формують кладу, де межі таксонів не визначені (рис. 5.22).

Однак застосування байєсівського методу, хоч і з середнім рівнем достовірності, дозволило розділити близькоспоріднені таксони на окремі клади (рис. 5.23). Так, *Cystoseira compressa* із Левантійського басейну формує кладу із зразками *Cystoseira compressa* з Італії та Іспанії (PP=0,54, BS=44). Всі інші зразки формують спільну кладу із досить низьким значенням апостеріорної ймовірності (PP=0,52). Відмітимо також, що сюди потрапили левантійські зразки *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*, які відділяються від послідовностей *Cystoseira humilis* із середньою достовірністю (PP=0,56).

Вирівнювання зразків (довжиною 238 нуклеотидів) показало, що у послідовностей mt-spacer таксонів *Cystoseira compressa*, *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* та *Cystoseira humilis* наявні 7 варіабельних сайтів (рис. 5.24). Послідовності *Cystoseira compressa* ідентичні між собою. Послідовності групи *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*+ *Cystoseira humilis* відрізняються від *Cystoseira compressa* мутацією у 68-й позиції – замість Т вони мають G. Крім

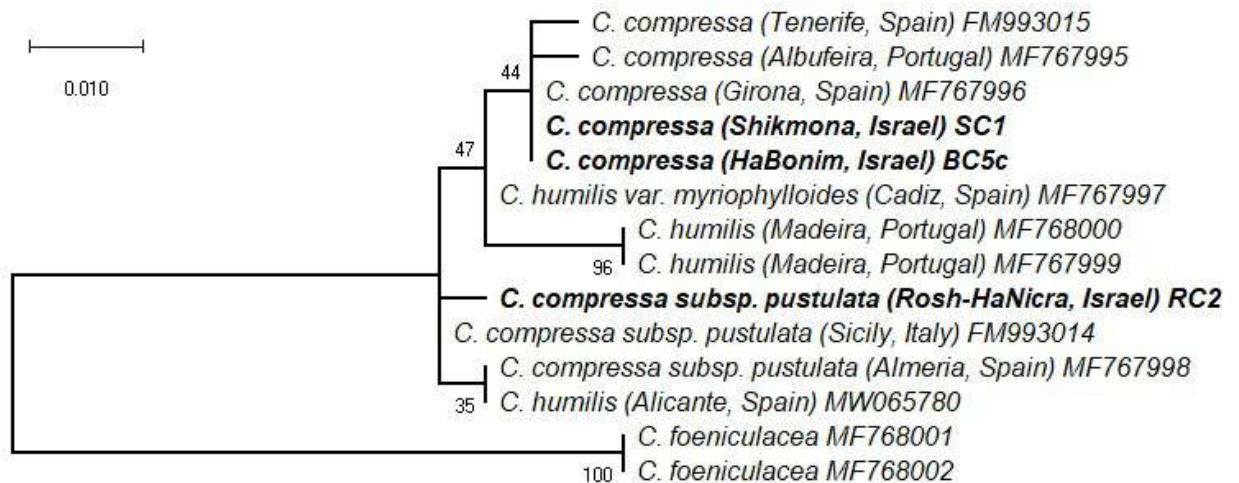


Рис. 5.22 Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності mt-spsacg методом ML з використанням моделі GTR. Статистична підтримка забезпечена методом бутстрепа (1000 повторів), значення бутстрепа-підтримки вказані біля кожного вузла. В аналіз включені 14 послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

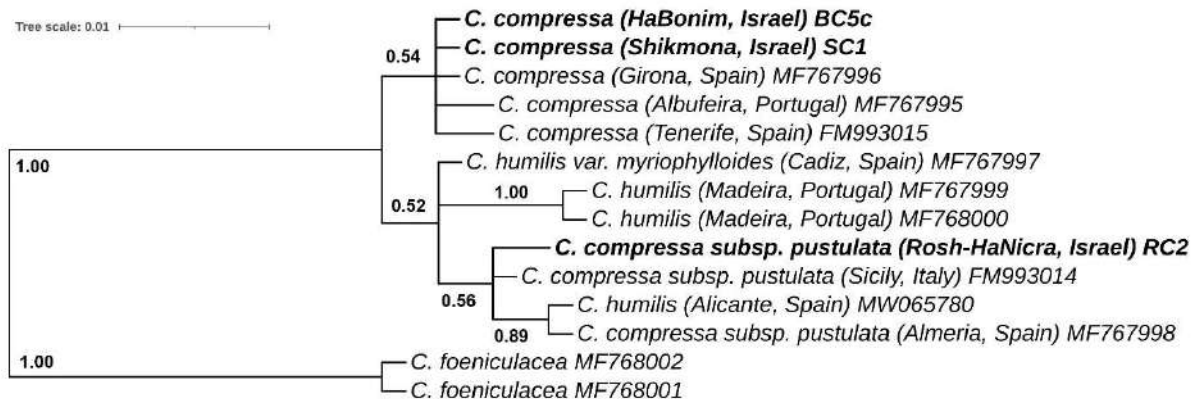


Рис. 5.23. Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу послідовності mt-spsacg методом BI з використанням моделі GTR. Значення апостеріорної ймовірності показано біля кожної гілки. В аналіз включені 14 послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний код доступу).

того, всі зразки *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* у 97-й позиції мають С, що відрізняє їх і від *Cystoseira humilis*, і від *Cystoseira compressa*. Загалом, говорити про достовірне відділення цих видів на основі аналізу послідовності mt-spacer не коректно, адже відмінність нуклеотидних послідовностей цих трьох видів незначна, а значення статистичної достовірності на гілках філогенетичного дерева невисокі. Водночас, ці результати співпадають із результатами, які ми отримали при аналізі ділянки COI.

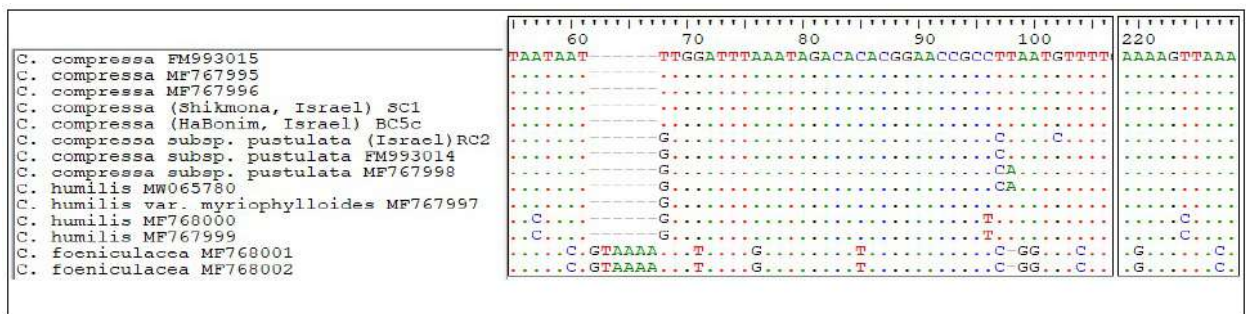


Рис. 5.24. Ділянки вирівнювання нуклеотидних послідовностей mt-spacer для *Cystoseira compressa*, *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* та послідовностей близьких видів.

5.2.4 Молекулярно-філогенетичний аналіз на основі порівняння комбінованих послідовностей мітохондріальної ДНК

У попередніх дослідженнях цистозір показано, що хороші результати у розділенні близькоспоріднених видів і реконструкції філогенетичних відносин можна отримати шляхом аналізу декількох генетичних послідовностей, які були комбіновані (конкатеновані) (Draisma et al., 2010; Bruno de Sousa et al., 2019). При такому аналізі інформація по всіх генах групується в єдиний масив даних, який потім аналізується як єдине ціле. Такий підхід дозволяє позбутися розбіжностей у топології дерев, які виникають при аналізі окремих ділянок геному і проаналізувати весь масив даних одночасно.

Нами проаналізовані філогенетичні дерева, побудовані на основі аналізу комбінації трьох досліджуваних мітохондріальних маркерів (COI, 23S рДНК та mt-spacer). Для реконструкції філогенетичного дерева, побудованого на основі аналізу трьох ділянок, використана модель GTR+I+G. Отримані філогенетичні дерева ML та BI за загальною топологією схожі між собою (рис. 5.25, 5.26).

При аналізі клади *Gongolaria* на обох деревах видно, що вона розкладається на три окремі клади з високою статистичною підтримкою (рис. 5.25, 5.26). До першої клади відносяться види *Gongolaria barbata*, *Gongolaria usneoides* та *Gongolaria baccata*. Зразки *Gongolaria barbata* із Чорного моря разом із середземноморськими зразками формують окрему кладу, що має майже максимальні показники бутстреп-підтримки і апостеріорної ймовірності (BS=99, PP=1.00). Два інших види формують сестринську кладу із середньою бутстреп-підтримкою, але високим показником апостеріорної ймовірності (BS=66, PP=1.00), що вказує на спорідненість цих трьох таксонів.

Зразки *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. з Левантійського басейну, як і на попередніх деревах, формують окрему кладу, яка достовірно відділяється від інших таксонів (BS=99, PP=1.00). У сестринську кладу потрапляють послідовності видів *Gongolaria nodicaulis*, *Gongolaria mauritanica* та *Gongolaria montagnei* (рис. 5.25, 5.26).

Що стосується клади *Ericaria*, то для неї ще раз показане достовірне розділення на дві клади. Зразки із Чорного моря, визначені як *Cystoseira bosphorica*, разом із середземноморськими зразками *Ericaria crinita* формують чітку кладу із достовірною статистичною підтримкою (BS=99, PP=0,99).

На дереві ML видно виокремлення зразків *Cystoseira bosphorica* у кластер із середнім рівнем бутстреп-підтримки (BS=70) (рис. 5.26). Натомість на дереві BI в окрему кладу, навпаки, виділяються середземноморські зразки *Ericaria crinita* (PP=0,93) (рис. 5.26). Це ще раз підкреслює, що генетичні дистанції між таксонами групи *Cystoseira bosphorica*+*Ericaria barbatula*+*Ericaria crinita* дуже малі, що не дозволяє розглядати їх як окремі види.

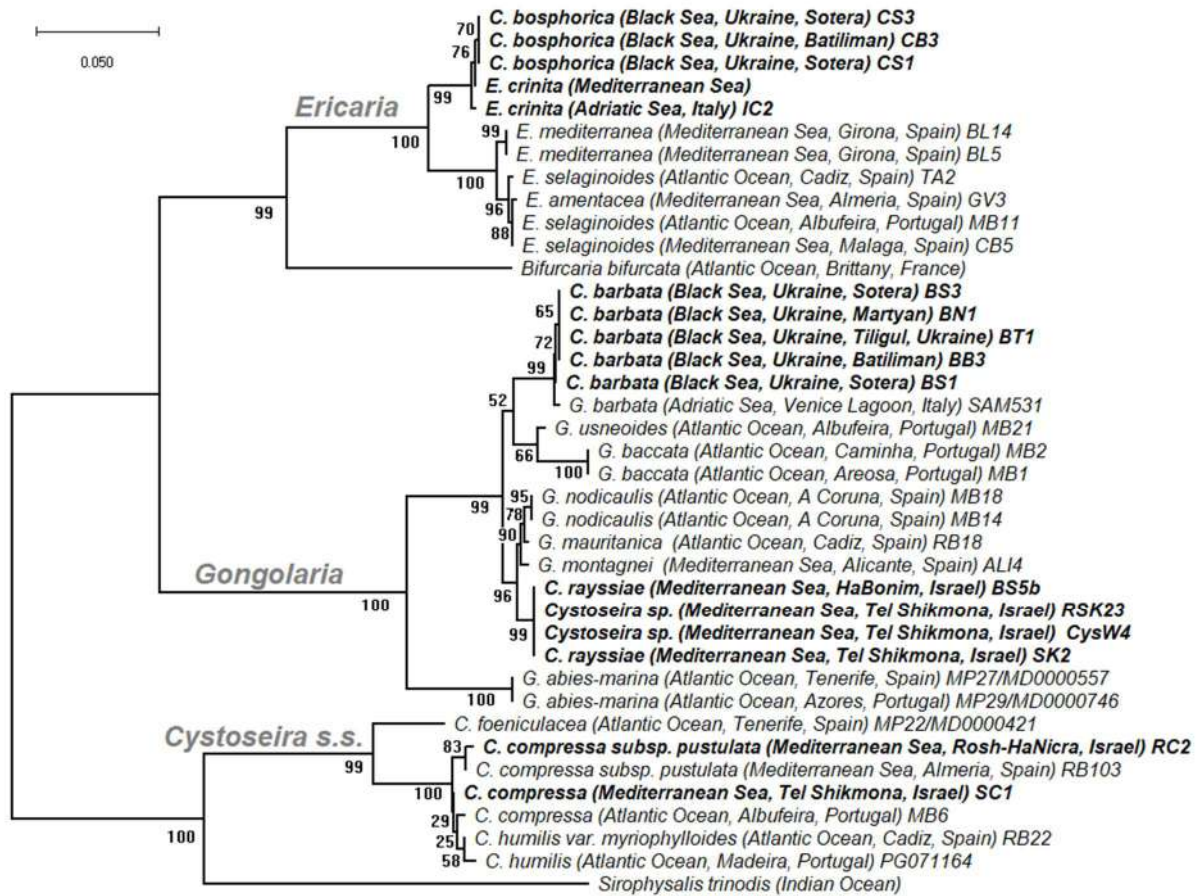


Рис. 5.25. Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу комбінації трьох послідовностей (23S рДНК, COI та mt-spacer) методом ML з використанням моделі GTR+I+G. Статистична підтримка забезпечена методом бутстрепа (1000 повторів), значення бутстреп-підтримки вказані біля кожного вузла. В аналіз включені 39 комбінованих послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний ваучер зразку, коди доступу окремих послідовностей наведені у табл. B2).

Цікаво, що аналіз на основі комбінації трьох ділянок дозволяє достовірно відділити вид *Ericaria mediterranea* від кластеру *Ericaria amentacea*+*Ericaria selaginoides*.

Топологія клادي *Cystoseira* s.s., на відміну від клад *Gongolaria* та *Ericaria*, трохи відрізняється на деревах ML та BI. Так, на дереві ML послідовності таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* формують окрему кладу, не групуючись ані з видом *Cystoseira compressa*, ані із зразками виду *Cystoseira humilis* (рис. 5.25). Натомість реконструкція філогенетичного дерева методом BI

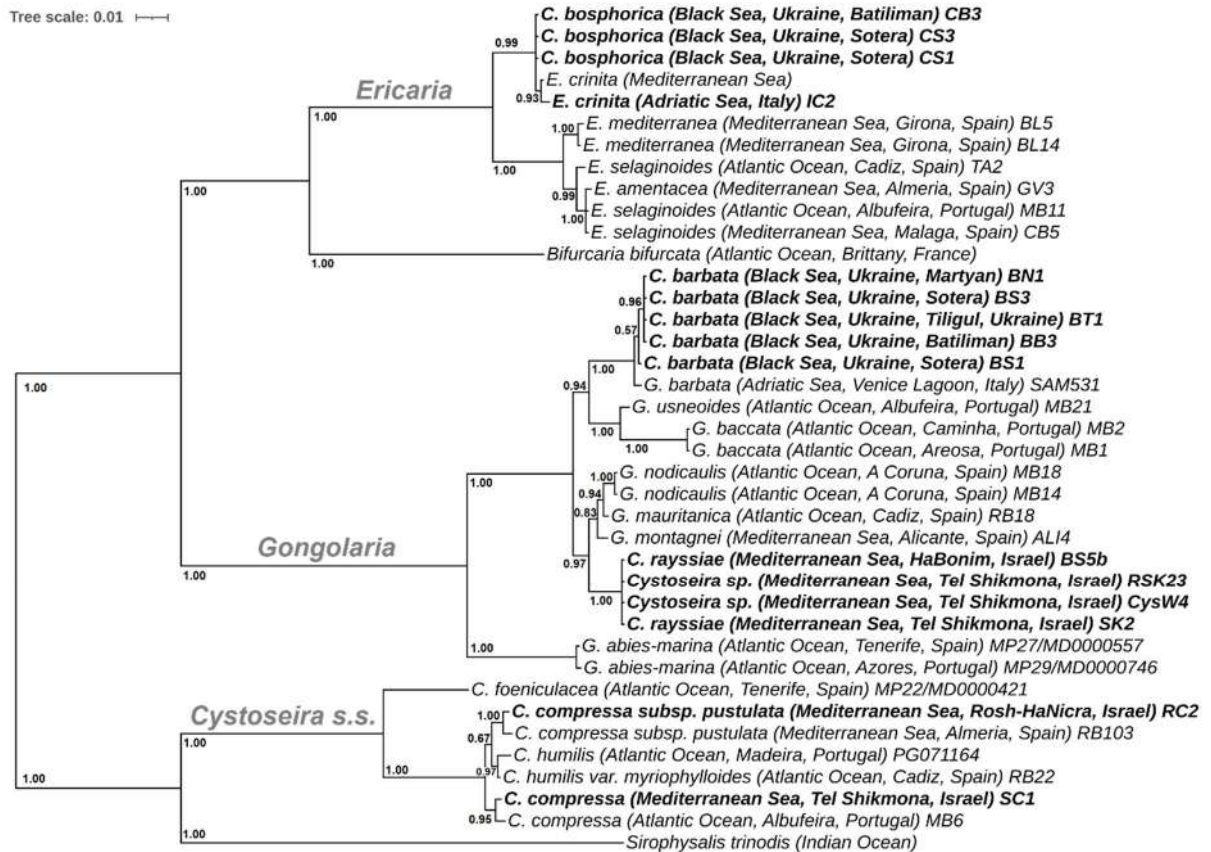


Рис. 5.26. Молекулярно-філогенетичне дерево, побудоване на основі аналізу комбінації трьох послідовностей (23S рДНК, COI та mt-spacer) методом ВІ з використанням моделі GTR+I+G. Значення апостеріорної ймовірності показано біля кожної гілки. В аналіз включені 39 комбінованих послідовностей, в тому числі: послідовності, отримані автором (виділені жирним шрифтом) та послідовності, депоновані у GenBank (для них після назви таксону вказаний ваучер зразку, коди доступу окремих послідовностей наведені у табл. В2).

відповідає результатам, отриманим при аналізі окремих послідовностей COI та mt-spacer. Зокрема, видно, що послідовності таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* потрапляють у спільну кладу із видом *Cystoseira humilis*. Ця кладка має середній рівень бутстреп-підтримки (BS=0.67), однак сестринська кладка (куди потрапляють зразки *Cystoseira compressa* з Леванту та Атлантики), має високий рівень бутстреп-підтримки (BS=0.95). Відмітимо також, що на дереві ВІ кладка *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*, куди увійшли зразки із Ізраїля та Іспанії, із максимальною достовірністю відділяється від зразків *Cystoseira humilis* (PP=1.00) (рис. 5.26).

Отримані результати, на наш погляд, ще раз підтверджують, з одного боку, приналежність таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* до клади *Cystoseira humilis*. А з іншого боку – демонструють, що генетичні дистанції між таксонами у кладі *Cystoseira* s.s. дуже короткі і виділяти таксон *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* в окремий вид буде некоректно (хоч він і формує виокремлену кладу на багатьох деревах).

Відмітимо також, що хоч аналіз на основі декількох комбінованих послідовностей є, загалом, більш точним, він має ряд недоліків. Зокрема, не для всіх таксонів наявні всі три досліджені послідовності, що не дозволяє включити в аналіз послідовності багатьох таксонів. Крім того, філогенетичні дерева, що реконструйовані на основі аналізу комбінації трьох мітохондріальних маркерів (COI, 23S рДНК та mt-spacer), загалом відповідають результатам, що раніше отримані при аналізі філогенетичних дерев, побудованих на основі окремих ділянок COI та mt-spacer. Це свідчить, що дві дані ділянки, самі по собі, є достатньо вдалимими маркерами для розрізнення таксонів *Cystoseira* s.l.

Отже, за результатами досліджень встановлено, що найбільш оптимальним варіантом є виділення ДНК із рецептакулів та верхніх гілочок у свіжому або замороженому вигляді, хоча консервування у силікагелі є найбільш практичним методом, і має ряд переваг. При ампліфікації трьох мітохондріальних маркерів найкращі результати ми отримували при розведенні 1:100. Найбільший відсоток успішних ампліфікацій є характерним для маркерної послідовності mt-spacer, що разом із високою роздільною здатністю при порівнянні близьких видів робить цю ділянку перспективною для баркодингу цистозір. Дослідження показали, що при ампліфікації гену 23S рДНК у зразків, для яких перше ПЛР при концентрації 1:100 виявилось невдалим, більше розбавлення (1:200) давало позитивні результати, а для гену COI, навпаки, – концентрацію ДНК варто підвищити (до 1:50 чи 1:40).

Результати молекулярно-філогенетичного аналізу на основі отриманих послідовностей трьох мітохондріальних маркерів підтвердили поліфілетичність атлантично-середземноморського роду *Cystoseira* s.l. і його розділення на три монофілетичні роди – *Ericaria*, *Gongolaria* та *Cystoseira* s.s.

Досліджувані зразки цистозір потрапили у три різні клади. Зокрема, до клади *Gongolaria* потрапили чорноморські зразки, що були морфологічно визначені як *Cystoseira barbata* (= *Gongolaria barbata*). Зразки *Gongolaria barbata* із Чорного моря разом із середземноморськими зразками на всіх деревах сформували кладу, що має високу бутстреп-підтримку та максимальну апостеріорну ймовірність. Не дивлячись на певні морфологічні відмінності зразків, вирівнювання нуклеотидних послідовностей генів 23S та COI показало, що всі чорноморські зразки, ідентичні між собою, а різниця із середземноморськими послідовностями або взагалі відсутня або представлена 1-2 мутаціями. Вирівнювання послідовностей mt-spacer показало, що чорноморська *Gongolaria barbata* представлена двома гаплотипами, що відрізняються однією мутацією. Загалом показано, що послідовності *Gongolaria barbata* суттєво відрізняються від інших видів клади *Gongolaria* (наприклад у послідовності гену COI вони мають 9 унікальних нуклеотидних замін).

Левантійські зразки *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. також потрапили до клади *Gongolaria*. Більш того – показано, що нуклеотидні послідовності всіх трьох мітохондріальних маркерів є ідентичними, не дивлячись на глибокі морфологічні відмінності між двома формами. На деревах, що побудовані на основі аналізу COI та mt-spacer, зразки *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. формують чітку кладу із майже максимальною бутстреп-підтримкою та значенням апостеріорної ймовірності. Вирівнювання послідовностей *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. показало, що у ділянці COI ці левантійські зразки мають 5 унікальних мутацій, а у ділянці mt-spacer – 6 унікальних мутацій, які не зустрічаються у інших видів роду *Gongolaria*, що підтверджує видовий ранг таксону.

До роду *Ericaria* потрапили чорноморські зразки *Cystoseira bosphorica*. Вирівнювання показало, що всі нуклеотидні послідовності *Cystoseira*

bosphorica з Чорного моря ідентичні. Більш того – жодна із проаналізованих ділянок мітохондріального геному не показала достовірну відмінність чорноморських зразків *Cystoseira bosphorica* від середземноморських видів *Ericaria crinita* та *Ericaria barbatula*. На дереві ML, що побудовано на основі аналізу гену 23S рДНК, разом із послідовностями середземноморських видів *Ericaria crinita*, *Ericaria barbatula* та *Ericaria brachycarpa* вони формують кладу із високою бутстреп-підтримкою. Аналіз генів COI та mt-spacer показав, що послідовності чорноморських зразків *Cystoseira bosphorica* ідентичні або майже ідентичні послідовностям видів *Ericaria crinita* та *Ericaria barbatula*; разом вони формують кладу із високою достовірністю, що свідчить про конспецифічність цих таксонів.

Левантійські зразки *Cystoseira compressa* та *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* потрапляють до класи *Cystoseira* s.s.. Аналіз трьох мітохондріальних маркерів показав їхню відмінність та приналежність до двох різних клад всередині роду. Порівняння послідовностей COI та реконструкція філогенетичного дерева на її основі дозволили достовірно відділити кладу *Cystoseira compressa* (куди увійшли і левантійські зразки цього виду) від класи *Cystoseira humilis* (куди потрапили послідовності таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*). Схожі результати ми отримали при аналізі ділянки mt-spacer, але із низькою статистичною підтримкою. Всі три гени показали не тільки приналежність таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* до класи *Cystoseira humilis*, але і наявність унікальних замін, які відділяють *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* від інших таксонів.

Враховуючи, що кількість послідовностей mt-spacer, доступних у NCBI та BOLD для порівняння, значно вища, ніж в інших послідовностей, він дуже легко ампліфікується та успішно секвенується, а також характеризується високою роздільною здатністю при порівнянні близьких видів, вважаємо його найбільш перспективним для проведення баркодингу та молекулярно-філогенетичних досліджень цистозір.

Матеріали розділу 5 опубліковані у: Sadogurska et al., 2021a,b; Mulas et al., 2020 (Додаток А).

РОЗДІЛ 6

КРИТИКО-ТАКСОНОМІЧНИЙ АНАЛІЗ РОДУ *CYSTOSEIRA* S.L. В ЧОРНОМУ МОРІ ТА ЛЕВАНТІЙСЬКОМУ БАСЕЙНІ

6.1 Критико-таксономічний аналіз роду *Cystoseira* s.l. в Чорному морі

На основі морфологічних та молекулярно-філогенетичних досліджень показано, що в Чорному морі поширені два види, що відносяться до двох різних родів.

Зразки з Чорного та Середземного морів, які були морфологічно ідентифіковані як *Cystoseira barbata* (= *Gongolaria barbata*), були дуже схожими і відповідали діагнозу виду та описам, що надані у різних ідентифікаційних ключах (Зинова 1967; Зинова, Калугина, 1974; Калугина-Гутник, 1975; Gómez Garreta et al., 2000; Cormaci et al., 2012; Verov et al., 2015). Зразки характеризувалися великим діапазоном морфологічної мінливості, що залежить від сезону та впливу хвиль. Зокрема, розмір талому, довжина стовбурів, форма та розмір рецептакулів та повітряних пухирів мали найбільшу пластичність.

Цей широкий діапазон морфологічної мінливості чорноморської *Gongolaria barbata* раніше був описаний як внутрішньовидові таксони (Воронихин, 1908а,б; Зинова, Калугина, 1974). Відібрані нами зразки *Gongolaria barbata* представляли собою різні перехідні морфологічні форми та навіть деякі дуже відмінні форми, які за поглядами М.М. Вороніхіна, А.Д. Зінової та О.А. Калугіної-Гутник могли би бути класифіковані як різні таксони. У той же час усі досліджені зразки *Gongolaria barbata* мали спільні характеристики, а саме: (1) некущистий талом із невеликим базальним диском, від якого відходить один циліндричний стовбур; (2) гілки всіх порядків гладенькі і без колючок; (3) тофули відсутні; (4) криптостоми численні; (5) рецептакули шилоподібні, із мукроном та без бічних колючих відростків; (6) концептакули гермафродитні (містять антеридії, оогонії та стерильні парафізи); (7) повітряні пу-

хирі численні і зазвичай розташовані і вигляді чоток. Ці характеристики, а також анатомічна характеристика виду, відповідають опису роду *Gongolaria* (= *Treptacantha* sensu Orellana et al., 2019) (Orellana et al., 2019; Molinari, Guiry 2020). Таким чином, наші дані чітко підтверджують перенесення *Cystoseira barbata* до роду *Gongolaria*, який раніше був запропонований виключно на основі генетичних даних без аналізу морфології та анатомії виду (Orellana et al., 2019). Крім того, послідовності мітохондріальної ДНК, проаналізовані в цій роботі, з високою статистичною достовірністю підтвердили, що зразки з Чорного моря, морфологічно ідентифіковані як *Cystoseira barbata*, належать до кладу *Gongolaria barbata* (Sadogurska et al., 2021a,b).

У зразків *Gongolaria barbata* як COI послідовності, так і mt-spacer мають незначні відмінності (1-2 заміни), що вкладаються в рамки внутрішньовидової мінливості та не корелюють з морфологічними відмінностями. Це, а також факт наявності багатьох перехідних морфологічних форм, свідчать про те, що розділення *Gongolaria barbata* на окремі внутрішньовидові таксони не має під собою підґрунтя. Це явно результат сезонних змін та екологічної пластичності, як це було також описано для *Gongolaria barbata* в Адріатичному морі (Falace, Bressan, 2006).

В той же час, неприкріплена форма *Cystoseira barbata* f. *repens* A.D.Zinova & Kalugina має ряд унікальних морфологічних характеристик. Ця форма була описана Калугіною-Гутник та Зіноюю (1974) із акваторії Казачої бухти (Кримський п-ів): «*Typus. URSS, Tauria, sinus Kasaczja dictus, 3m alt., X 1970, A.A. Kalugina; in Inst. Bot. Acad. sci. URSS (Leningrad) conservatur*».

Паралельно, у 1985 році, Дж. Джакконе описує неприкріплені цистозіри із Середземного моря як *Cystoseira barbata* f. *aurantia* (Kützing) Giaccone (Amico et al., 1985), ґрунтуючись на описі таксону *Cystoseira aurantia* Kützing, що був запропонований Кютцингом (Kützing, 1843):

«*Cystosira aurantia.*

C. ramis maxime elongatis, inermibus; foliis dichotomis, setaceis; aerocystis diaphanis, elliptico-oblongis, aurantiacis, longo concatenatis, sursum sensim

minoribus; carpomatibus ovato-lanceolatis, rare elongatis, solitariis, simplicibus, apice longe cuspidatis.

Golf von Triest, 1835.»

Хоча номенклатурна комбінація *Cystoseira barbata* f. *repens* була запропонована на 10 років раніше, надалі для означення неприкріплених цистозір в Середземному морі європейські дослідники традиційно використовували саме номенклатурну комбінацію *Cystoseira barbata* f. *aurantia*, що можна пояснити певною ізоляцією радянської науки та відсутністю доступу до російськомовних публікацій. Пізніше Ribera et al. (1992) та Gómez Garreta et al. (2001) пропонують вважати *Cystoseira barbata* f. *aurantia* та *Cystoseira aurantia* синонімом *Cystoseira barbata* f. *repens* і використовують саме останню комбінацію для характеристики неприкріплених середземноморських цистозір.

Водночас, ця думка не стала загальноприйнятою і вже в наступному чеклисті (Cormaci et al., 2012), автори помилково вказують, що пріоритет повинна мати номенклатурна комбінація *Cystoseira barbata* f. *aurantia*.

Ще більшої плутанини додали результати молекулярно-філогенетичних досліджень, куди потрапили зразки неприкріплених цистозір. У роботі Bruno de Sousa et al. (2019) проаналізований зразок неприкріпленої цистозіри, визначений авторами як *Cystoseira barbata* f. *aurantia* (ваучер зразку MBR87) (Додаток В., табл В1). Зразок відібраний на атлантичному узбережжі Іспанії (окол. м. Кадізі); отримані нуклеотидні послідовності задепоновані у базі GenBank (23S рДНК – MF767972, COI – MF768074, mt-spacer – MF768028). Ми проаналізували ці послідовності і виявили їхню практично повну ідентичність із послідовностями виду *Gongolaria nodicailis* та деякими іншими близькими видами. На філогенетичному дереві, що побудовано на основі аналізу гену COI, послідовності цього зразку разом із атлантичними зразками *Gongolaria nodicailis* (EU681400, MF768076) формують кладу із високою статистичною достовірністю (BS=86, PP=1.00) (4.9, 4.10, зразок помічений зірочкою). Аналіз жодного мітохондрального маркеру не показав приналежність цього зразка до класу *Gongolaria barbata*.

У іншій роботі з філогенії цистозірів, автори також включили до аналізу зразок неприкріпленої цистозіри (відібраний на о. Тенеріфе, Атлантичний океан) (рис. 6.1), якій ними на основі морфологічних ознак був визначений як *Cystoseira barbata* f. *aurantia* (Orellana et al., 2019). Водночас, молекулярно-філогенетичний аналіз показав, що зразок відноситься не до клади *Gongolaria* (куди був віднесений вид *Gongolaria barbata*), а до клади *Cystoseira* s.s. Далі, на основі цього результату автори роблять декілька помилкових, на наш погляд, висновків. Автори зазначають, що той факт, що зразок неприкріпленої цистозіри, визначений як *Cystoseira barbata* f. *aurantia* (= *Cystoseira aurantia*), потрапив у кладу *Cystoseira* s.s. і є генетично віддаленим від *Gongolaria barbata*, дозволяє відновити видовий ранг для таксону *Cystoseira aurantia* Kützinger та віднести всі неприкріплені цистозіри до роду *Cystoseira* s.s.

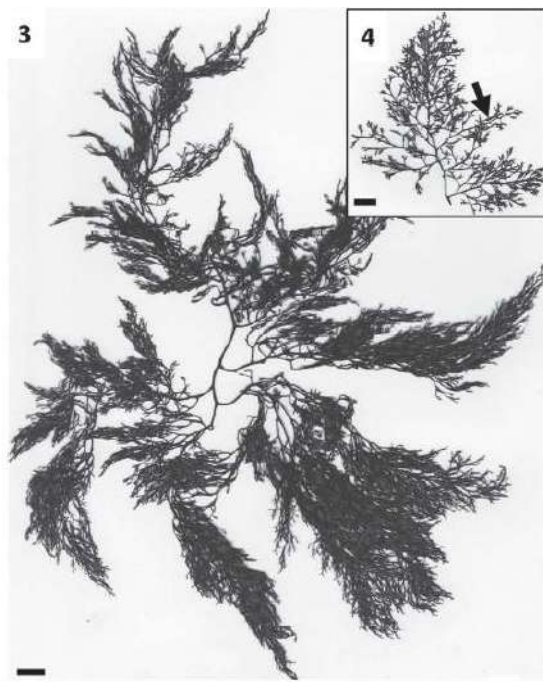


Рис. 6.1 *Cystoseira* sp. (= *Cystoseira aurantia*) (ваучер зразка TFC Phyc 15276) за (Orellana et al., 2019).

Автори не аналізували ані типовий зразок, ані морфологічні характеристики *Cystoseira aurantia*, ані той факт, що взагалі-то нуклеотидні послідовності їхнього зразка ідентичні послідовностям *Cystoseira compressa*, що були відібрані в тому ж пункті (рис. 5.5, 5.6, зразок потрапляє у кладу *Cystoseira compressa* і відмічений зірочкою). Більш того, як один із синонімів до

Cystoseira aurantia Orellana et al., (2019) автори вказують *Cystoseira concatenata* f. *repens* A.D. Zinova & Kalugina, що викликає багато додаткових запитань. Як результат, наразі AlgaeBase вказує наступну синонімію таксонів: *Cystoseira concatenata* f. *repens* A.D.Zinova & Kalugina = *Cystoseira barbata* f. *repens* A.D.Zinova & Kalugina = *Cystoseira barbata* f. *aurantia* (Kützing) Giaccone = *Cystoseira aurantia* Kützing sensu Orellana et al., 2019.

По-перше, А.Д. Зінова та О.А. Калугіна-Гутник ніколи не пропонувати комбінацію *Cystoseira concatenata* f. *repens*, хоча вона помилково зустрічається в декількох сучасних джерелах (тому ця комбінація повинна розглядатися як *nom. inval.*) (Minicheva et al., 2014; Guiry, Guiry, 2021). По-друге, якщо автори і мали на увазі номенклатурну комбінацію *Cystoseira barbata* f. *repens*, то вона аж ніяк не може бути синонімом *Cystoseira aurantia*, що віднесена авторами до роду *Cystoseira* s.s.

Як зазначалося вище, А.Д. Зінова та О.А. Калугіна-Гутник описали неприкріплену форму на основі чорноморського матеріалу і базуючись на морфологічних ознаках віднесли її до виду *Cystoseira barbata* (як *Cystoseira barbata* f. *repens*). Типовий зразок цього таксону відібраний біля узбережжя Криму, а результати наших молекулярних досліджень показують наявність у північній частині Чорного моря лише двох таксонів, що належать до родів *Ericaria* та *Gongolaria*. Крім того, результати нашого морфологічного аналізу зразків неприкріпленої цистозіри із Джарилгацької бухти (Чорне море) підтверджують їх приналежність до виду *Gongolaria barbata* (= *Cystoseira barbata*), що наразі перенесений у рід *Gongolaria*.

Саме тому вважаємо за доцільне для чорноморських зразків неприкріпленої цистозіри запропонувати нову комбінацію:

***Gongolaria barbata* f. *repens* (A.D.Zinova & Kalugina) S.S. Sadogurska comb. nov.**

Базіонім: *Cystoseira barbata* f. *repens* A.D.Zinova & Kalugina (1974: 121, fig. 3). Оpubліковано в: Зінова А.Д., Калугіна А.А. (1974) К систематике

видов роду *Cystoseira* Ag. в Чёрном морі. *Новости систематики низших растений*, 11: 116–125.

Голотип: УРСР, Чорне море, бухта Казача, глибина 3 м., жовтень 1970, зібраний О.А. Калугіною; (гербарний номер А0000250, зберігається в альгологічному гербарії Ботанічного інституту ім. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Росія – LE) (Mikhaylova, Sokolova, 2020).

Що ж стосується середземноморських зразків, то, на нашу думку, ми маємо справу із крайніми проявами морфологічної пластичності цистозір. Цистозірам властива морфологічна мінливість і судячи зі всього, неприкріплені форми можуть утворюватися не лише у *Gongolaria barbata*. Так, у випадку із зразком з роботи Bruno de Sousa et al. (2019) ми, ймовірно маємо справу із неприкріпленою формою *Gongolaria nodicaulis*. А зразок, який помилково описаний як *Cystoseira aurantia*, скоріш за все є неприкріпленою формою *Cystoseira compressa*. Додатковим аргументом є той факт, що обидва зразки були відібрані в атлантичному океані, а *Gongolaria barbata*, на думку багатьох дослідників, є середземноморським видом і в Атлантиці взагалі не зустрічається (Berov et al., 2015). Дана ситуація, з одного боку, ще раз підкреслює необхідність молекулярно-філогенетичного аналізу для визначення цистозір. А з іншого, – є чудовим прикладом, що одних лише молекулярних даних мало для коректного визначення.

Зразки, які були морфологічно ідентифіковані як *Cystoseira bosphorica*, як правило, відповідали діагнозам, що надані у Sauvageau (1912), Зінова (1967) та Berov et al. (2015) (див. табл. 4.1). Порівняльно-морфологічний аналіз показав, що для *Cystoseira bosphorica* морфологічно найближчими видами є середземноморські таксони *Ericaria crinita* та *Ericaria barbatula*, нещодавно перенесені у рід *Ericaria* (за Orellana et al. 2019 – *Carpodesmia*) (Orellana et al., 2019, Molinari, Guiry 2020). У свою чергу, *Cystoseira bosphorica* відрізняється від цих таксонів поєднанням таких ознак, як повна відсутність шиповидних придатків

на всіх гілочках, більшими розмірами талому (до 100–120 см), наявністю численних повітряних пухирів та рецептакулів завжди з тупим кінцем і іноді з колючками (Sadogurska et al., 2021a,b).

Незважаючи на видимі морфологічні відмінності цих трьох таксонів, молекулярно-філогенетичний аналіз не підтверджує виділення цих таксонів в окремі види. Всі три проаналізовані ділянки мітохондріального геному підтверджують приналежність *Cystoseira bosphorica* до роду *Ericaria*, але показують незначні відмінності від послідовностей *Ericaria crinita* (рис. 5, 6). Так, ген COI *C. bosphorica* практично ідентичний послідовності COI *Ericaria crinita*/*Ericaria barbatula* з Адріатичного моря, Балеарських островів, Сицилії, Мальти та Криту, а всі відмінності вкладаються у діапазон внутрішньовидової мінливості (1-2 мутації). Водночас, ні 23S рДНК, ні COI, ні mt-spacer не показують наявності унікальних чорноморських гаплотипів, які можуть бути характерними для *Cystoseira bosphorica* і чітко відокремити цей таксон від середземноморських популяцій.

Підсумовуючи, *Cystoseira bosphorica*, *Ericaria crinita* та *Ericaria barbatula* можна розділити на основі стабільних морфологічних відмінностей, а саме: наявності/відсутності колючок на апексах стовбурів та рецептакулах, наявності/відсутності повітряних пухирів та загальних розмірах талому (див. табл. 4.1). Генетичні дані свідчать про те, що *Ericaria barbatula* та *Ericaria crinita* є конспецифічними (Sadogurska et al., 2021a,b). Водночас, для підтвердження цієї гіпотези потрібна більша кількість зразків з різних частин Середземного моря. Що стосується *Cystoseira bosphorica*, то, виходячи з морфологічних та молекулярних даних, цей таксон явно є конспецифічним із *Ericaria crinita*. Швидше за все, це випадок адаптації середземноморського таксону до специфічних умов Чорного моря (низька солоність, виражена сезонність та ін.).

Підкреслимо, що *Cystoseira bosphorica* має унікальні морфологічні та екологічні особливості, характерні для географічно ізольованої популяції при відсутності генетичних розбіжностей. На наш погляд, це цілком обґрунтовує визнання внутрішньовидового рангу для чорноморських популяцій. Повернення

до внутрішньовидового статусу, запропоноване ще А.Д. Зіноюю та О.А. Калугіною-Гутник (1974), є більш консервативним і точніше описує філогенетичне положення популяцій з Чорного моря. Тому було запропоновано нову комбінацію (Sadogurska et al., 2021a):

Ericaria crinita f. bosphorica (Sauvageau) S.S. Sadogurska, J. Neiva et A. Israel.

Базіонім: *Cystoseira bosphorica* Sauvageau (1912: 413, 529). Опубліковано в: Sauvageau, C. (1912). A propos des *Cystoseira* de Banyuls et Guéthary. *Bulletin de la Station biologique d'Arcachon* 14: 133–556.

Лектотип: визначений у (Gómez Garreta, Ribera, 2005); ТУРЕЧЧИНА, затока Буюк-Дере, Босфорська протока, жовтень 1840, зібраний Густавом Тюре (Gustave Thuret); (гербарний номер PC0596565, зберігається в Herbarium of the Laboratoire de Cryptogamie of the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris — PC).

Аналіз робот Вороніхіна показав, що він, ймовірно, був першим автором, який описав з Чорного моря «форму *Cystoseira* з шипиками на *receptacula*» (Воронихин, 1908а,б). Він помилково назвав таку цистозіру формою *C. barbata*, адже саме цей вид був найбільш відомим для цього регіону на той момент. На наш погляд, його оригінальний опис *Cystoseira barbata* var. *flaccida* та *Cystoseira barbata* f. *hoppei* × *flaccida* відповідають пізнішому опису *Cystoseira bosphorica*, який був запропонований Саважо на 4 роки пізніше (Sauvageau, 1912). Синонімію цих таксонів відзначають також А.Д.Зінова та О.А.Калугіна-Гутник (1974).

Саме тому, ми пропонуємо розглядати ці таксони як синоніми до *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., 2021a).

В той же час, комбінація *Cystoseira barbata* f. *hoppei* (C.Agardh) Woronichin, яка часто зустрічається в літературі, на наш погляд повинна бути визнана невалідною. Дж. Агард запропонував розглядати *Cystoseira hoppei* C. Agardh (1820: 59, як «*Hoppii*») як внутрішньовидовий таксон *Cystoseira barbata*: *C. barbata* var. *hoppei* (C.Agardh) J.Agardh (1842: 51). У своїй оригінальній праці Вороніхін (1908а,б), цитуючи Дж. Агарда, помилково називає цей таксон «формою» і використовує назву «*Cystoseira barbata* f. *hoppii* J. Ag.»». Надалі ця комбінація помилково цитується як *Cystoseira barbata* f. *hoppei* (C.Agardh) Woronich. Враховуючи, що Вороніхін, насправді, ніколи не пропонував такої номенклатурної комбінації під своїм авторством, номенклатурну комбінацію *Cystoseira barbata* f. *hoppei* (C.Agardh) слід розглядати як *nom. inval.* (Sadogurska et al., 2021a).

6.2 Критико-таксономічний аналіз роду *Cystoseira* s.l. в Левантійському басейні

Результати морфологічного аналізу говорять про наявність п'яти різних морфогруп в Левантійському басейні. Водночас, молекулярно-філогенетичний аналіз підтвердив наявність лише чотирьох оперативних таксономічних одиниць, що належать до родів *Gongolaria* та *Cystoseira* s.s.

Зокрема, до роду *Gongolaria* були віднесені зразки, які були морфологічно визначені як *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. Зразки *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. мають спільні риси: підошва у вигляді невеликого (1-2 см) диску, від якої відходить один стовбур, вкритий тофулами; від стовбура іноді можуть відходити додаткові стовбури, що надає таломам псевдокущистого вигляду; стовбур та тофули багаторічні, гілочки – сезонні (наявні протягом березня-серпня), нижні гілочки іноді сплюснені, концептакули розташовані на кінцях гілочок, рецептакули не компактні, термінальні, вкриті шипиками. Концептакули у обох таксонів гермафродитні, оогонії округлі або яйцевидні, антеридії зібрані у грона, наявні стерильні парафізи. Анатомічна будова у *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. подібна і відповідає опису роду *Gongolaria*

(Mulas et al., 2020). Водночас, *Cystoseira* sp. відрізняються від *Cystoseira rayssiae* наявністю великої кількості широких пірамідальних шипиків, які іноді роздвоюються (та навіть розтроюються) на кінцях, колючих тофулів та апексу, дрібними розмірами талому (до 10 см), відсутністю помітної середньої жилки та наявністю іридесценції на молодих частинах талому.

Аналіз ідентифікаційних ключів та літературних відомостей показав, що *Cystoseira* sp. морфологічно схожа на *Cystoseira mauritanica* наявністю короткого стовбура (1-3 см), вкритого тофулами, шипиків на тофулах та апексі, сезонністю талому (опадання гілочок в найспекотніший період). Але відрізняється наявністю іридесценції, сплосчених молодих гілочок та роздвоєних шипиків. Остання характеристика є притаманною лише *Cystoseira squarrosa* De Notaris. Водночас, цей вид не має іридесценції та сезонності талому, а також значно відрізняється формою тофулів та загальним виглядом талому.

Ці відмінності, а також поєднання унікальних характеристик, наштовхнули Е. Рамон на думку, що популяція *Cystoseira* sp. із пункту Тель Шикмона може бути новим видом.

Однак, результати молекулярно-філогенетичного аналізу показали ідентичність всіх нуклеотидних послідовностей *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. Аналіз гену 23S рДНК показав схожість послідовностей левантійських зразків із *Gongolaria mauritanica* (МН493061). Водночас, на деревах, що побудовані на основі аналізу маркерів COI та mt-spacer, ідентичні послідовності *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. формують окрему кладу із високою статистичною достовірністю (рис. 5.9, 5.10, 5.13, 5.14). Більш того, вирівнювання послідовностей COI *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. із послідовностями близьких видів *Gongolaria* показало, що левантійські зразки суттєво відрізняються від інших видів. Так, ці вони мають 5 унікальних мутацій, які відрізняють їх від близьких таксонів (рис. 5.11). Вирівнювання послідовностей mt-spacer показало наявність у *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. 6 унікальних мутацій, які не зустрічаються у інших видів роду *Gongolaria* (рис. 5.16)

Таким чином, молекулярно-філогенетичний аналіз свідчить про те, що

морфологічно відмінні зразки *Cystoseira rayssiae* та *Cystoseira* sp. є генетично ідентичними і представляють собою результат високої пластичності цього виду. Аналіз підтвердив приналежність цього виду до кладу *Gongolaria* (sensu Molinari, Guiry 2021; = *Treptacantha* sensu Orellana et al. 2019) (Mulas et al., 2020).

Найбільше морфологічна мінливість виражена між особинами, які мешкають у субліторалі та літоралі (на верметидних платформах). Оригінальний діагноз виду, запропонований Е. Рамон, базувався на основі опису гербарних зразків, відібраних лише у зоні літоралі, тому він повинен бути розширений завдяки врахуванню морфологічних особливостей субліторальної «форми». Зокрема, Е. Рамон відмічає, що всі досліджені нею зразки були зібрані із глибини, яка не перевищувала 2 м. Наші спостереження та дослідження Mulas et al. (2019) показали, що біля пункту Тель Шикмона (окол. м. Хайфа) *Cystoseira rayssiae* формує угруповання до глибини 12 м.

Підсумовуючи, зазначимо, що на основі молекулярно-філогенетичного, морфологічного та анатомічного аналізу разом з колегами було показано приналежність виду *Cystoseira rayssiae* до роду, який на 2020 рік мав назву *Treptacantha* (= *Gongolaria*). На основі цього, у статті (Mulas et al., 2020) була запропонована нова комбінація:

Treptacantha rayssiae (Ramon) M. Mulas, J. Neiva & A. Israel

Basionym: *Cystoseira rayssiae* Ramon. Опубліковано в: *Israel Journal of Plant Sciences*, Vol. 48: 59 (English), 61 (Latin), Figs 1-5 (Fig. 1: holotype), 1970.

Holotype: HUJ (Ashqelon, Israel; 23 May 1953).

Водночас пізніша публікація (Molinari, Guiry 2020) показала, що правильна назва для цієї кладу – *Gongolaria*. На основі нашої публікації авторами була запропонована комбінація *Gongolaria rayssiae* (Ramon) Molinari & Guiry, яка наразі і є прийнятою таксономічно (Guiry, Guiry, 2021; Molinari, Guiry, 2021)

До роду *Cystoseira* s.s. належать левантійські зразки, що були визначені як *Cystoseira foeniculacea*, *Cystoseira compressa* та *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*.

Із левантійського зразку *Cystoseira foeniculacea* не вдалося отримати ДНК, щоб провести молекулярно-філогенетичний аналіз. Водночас цей вид характеризується дуже специфічною морфологією, що не дозволяє сплутати його з іншими таксонами. Морфологічний аналіз зразків підтвердив приналежність виду до роду *Cystoseira* s.s., яке було попередньо показано на основі аналізу послідовностей ДНК (Orellana et al., 2019). Цей вид має атлантично-середземноморський ареал, однак в останні десятиліття у Середземному морі вид став рідкісним, а в деяких регіонах взагалі зник (Thibaut et al., 2015). В Ізраїлі вид знаходиться на межі ареалу. Аналіз літератури та гербарних зразків підтвердив, що історично вид був поширеним у центральній та північній частині узбережжя Ізраїля від Тель-Авіву до пункту Рош-ХаНікра (Nemlich, Danin, 1964; Lundberg, 1991) (Додаток Е, табл. Е1). Остання достовірно опублікована знахідка зазначена в роботі Б. Лундберг (Lundberg, 1996), де вона відмічає, що вже в 90-ті рр. вид зустрічався лише в пункті Дор. В гербарії також зберігається зразок, відібраний в 1996 р. біля Кейсарії (20 км на південь від пункту Дор) (Додаток Е, табл. Е1). При аналізі гербарію IOLR нами знайдено два фрагменти талома *Cystoseira foeniculacea*, відібрані в 2017 році в пункті ХаБонім (ці знахідки до цього часу не опубліковані). В 2019 році нами цей вид знайдений у вигляді лише одного талому в одному місці – в пункті Дор (приблизно в тому ж районі, де відома остання опублікована знахідка виду); ще один зразок відібраний у пункті Ха-Бонім М. Шонвальд (лютий 2019). Отже за останні 25 років нам відомі лише 4 знахідки цього виду, підтверджені гербарними зразками. Всі вони зроблені в одному районі в центральній частині Ізраїлю у межах пунктів Дор-Ха-Бонім. Таким чином, наразі вид є дуже рідкісним для узбережжя Ізраїля і потребує особливих заходів з його охорони.

Морфологічний та молекулярно-філогенетичний аналіз показав відмінність таксонів *Cystoseira compressa* та *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*.

Зразки *Cystoseira compressa* із Левантійського басейна мають типову морфологію, яка відповідає діагнозу виду. На наш погляд, морфологічна мінливість *Cystoseira compressa* є результатом сезонних змін і пристосувань до різної інтенсивності впливу хвиль і не може бути трактована як внутрішньовидові таксоні. Це релевантно, як мінімум, для досліджених нами зразків з Левантійського басейну. Хоча і в інших регіонах Середземного моря дослідники відмічали, що внутрішньовидові таксони *Cystoseira compressa* (наприклад, *Cystoseira compressa* f. *rosetta* (Ercegovic) M.Cormaci, G.Furnari, G.Giaccone, V.Scammacca & D.Serio) є всього лише результатом фенологічних змін таломів і не можуть вважатися окремими формами (Falace et al., 2005).

Левантійські зразки на всіх деревах із високою достовірністю групуються із нуклеотидними послідовностями *Cystoseira compressa* із різних ділянок Середземного моря. Цікаво, що ген COI також дозволяє простежити різницю між східними і західними популяціями (рис. 5.13, 5.14). Зокрема, послідовності *Cystoseira compressa* з Ізраїлю відрізняються від інших зразків *Cystoseira compressa* з Атлантики (MF768036-40) двома мутаціями. Аналіз гербарних зразків та літературних даних показав, що цей вид є одним із найбільш розповсюджених у Левантійському басейні, а його популяції стабільні протягом тривалого часу. Така сама ситуація характерна для *Cystoseira compressa* по всьому Середземному морю, тому це єдиний вид цистозір, який не охороняється Барселонською конвенцією (Convention, 1976).

Паралельно результати нашого дослідження показали, що зразки таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* з Левантійського басейну відрізняються від «типової» *Cystoseira compressa* не тільки морфологічно, але і генетично. Статус і систематичне положення цього таксона давно було дискусійним, а попередні номенклатурно-таксономічні дослідження внесли ще більше плутанини.

Таксон був описаний в 1952 р. із Адріатичного моря А. Ерцеговичем як *Cystoseira abrotanifolia* subsp. *pustulata* Ercegović (Ercegović, 1952). Він вказує,

що від *Cystoseira abrotanifolia* (= *C. compressa*) таксон відрізняється більш товстими і менш сплющеними первинними гілочками, циліндричними вторинними гілочками та циліндрично-ниткоподібними кінцевими гілочками, а таломи густо вкриті дуже помітними криптостомами:

«*C. abrotanifolia subsp. pustulata* tab. XXX et tab. XXIV c. 9. – Differt a typo ramis primariis crassioribus et angustioribus tantum minori inferiori parte compresso ellipsoideis, maiore superiore parte cylindraneo-filiformibus, ramulis superiorum ordinum praedominanter cylindraneo-filiformibus et tenuioribus, cryptostomatibus creberrimis, sine ordine dispositis et eximie salientibus».

Пізніше, аналізуючи морфологічні особливості таксону, Giaccone та Bruni (1973) запропонували вважати *Cystoseira abrotanifolia subsp. pustulata* синонімом виду *Cystoseira myriophylloides* Sauvageau (зараз = *C. humilis* var. *myriophylloides* (Sauvageau) J.H.Price & D.M.John), який був описаний із атлантичного узбережжя Франції (Sauvageau, 1912).

Однак Verlaque (1988) проаналізував як морфологію, так і поширення двох таксонів і відхилив запропоновану синонімію. Враховуючи, що на той момент *Cystoseira abrotanifolia* була визнана синонімом *Cystoseira compressa*, він запропонував комбінацію «*Cystoseira compressa* (Esper) Gerloff & Nizamuddin var. *pustulata* Ercegovic ex Verlaque (1988: 191)» (наразі визнана *nom. inval.*, адже публікація була невалідною).

Аналізуючи морфологічні характеристики таксонів, Gómez Garreta et al. (2001) припустили конспецифічність середземноморського таксону *Cystoseira compressa* var. *pustulata* та атлантичного таксону *Cystoseira humilis* (= *Cystoseira humilis* var. *humilis*). Однак, вони підкреслювали, що таксони мають помітні морфологічні відмінності і не є синонімічними. Через відмінні ареали та морфологію, вони висунули гіпотезу, що ці два таксони (*Cystoseira humilis* var. *humilis* та *Cystoseira compressa* var. *pustulata*) є двома різними локальними формами виду *Cystoseira humilis* і підкреслили необхідність подальших молекулярно-філогенетичних досліджень.

Пізніше Thibaut et al. (2015) порівняли середземноморські зразки *Cystoseira compressa* var. *pustulata* із зразками *Cystoseira humilis* з Канарських о-вів, Іспанії та Марокко та підтвердили відмінність цих таксонів. На основі цих відмінностей вони відносять таксон не до виду *Cystoseira humilis*, а до виду *Cystoseira compressa*. Автори відмічають, що комбінація *Cystoseira compressa* var. *pustulata* Ercegovic ex Verlaque була опублікована некоректно і пропонують нову валідну комбінацію *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* (Ercegović) Verlaque (саме вона досі є прийнятою таксономічно) (Thibaut et al., 2015). Ранг підвиду вони аргументують тим фактом, що за їхніми спостереженнями популяції *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* можуть мешкати разом із популяціями типової *Cystoseira compressa*, тому таксон не може розглядатися як еко-тип.

Молекулярно-філогенетичні дослідження, проведені Bruno de Sousa et al. (2019) включали також зразки *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*. При аналізі дерев із цієї роботи бачимо, що цей таксон групується із послідовностями виду *Cystoseira humilis* (рис. 6.2). Автори зазначають, що результати аналізу достовірно показують наявність двох окремих незалежних клад – «клади *Cystoseira humilis*» та «клади *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*». Обидві клади достовірно відділяються від «клади *Cystoseira compressa*».

Враховуючи, що раніше деякі автори вже висували ідею про приналежність *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* до виду *Cystoseira humilis* (Giaccone, Bruno, 1973; Cormaci et al., 2012) автори Bruno de Sousa et al. (2019) помилково, нехтуючи всіма правилами ботанічної номенклатури, пропонують назву *Cystoseira humilis* var. *humilis* для клад *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*. Водночас, залишаючи назву клад *Cystoseira humilis* без змін.

Важливо відмітити, що пропозиція дати цим двомкладам нібито різні назви «*Cystoseira humilis*» та «*Cystoseira humilis* var. *humilis*» є помилковою, адже згідно з правилами ICBN, номенклатурна комбінація *Cystoseira humilis* var. *humilis* є автонімом. Тобто ця номенклатурна комбінація виникає автоматично

для означення типових зразків *Cystoseira humilis*, як тільки додаткові внутрішньовидові таксони були запропоновані (наприклад, *Cystoseira humilis* var. *myriophylloides*). Відповідно, номенклатурна комбінація *Cystoseira humilis* var. *humilis* повинна затосовуватися як раз до клади, куди потрапили зразки «типової» *Cystoseira humilis* (на рис. 6.2 виділена синім кольором), але аж ніяк не для клади із зразками *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*, куди потрапляють зразки, що відмінні генетично та морфологічно.

Більше того, автори не робили морфологічний аналіз зразків, тому їхні таксономічні пропозиції, основані виключно на результатах молекулярно-філогенетичного аналізу, призвели до ще більшої плутанини, замість того, щоб нарешті прояснити таксономічний статус таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*.

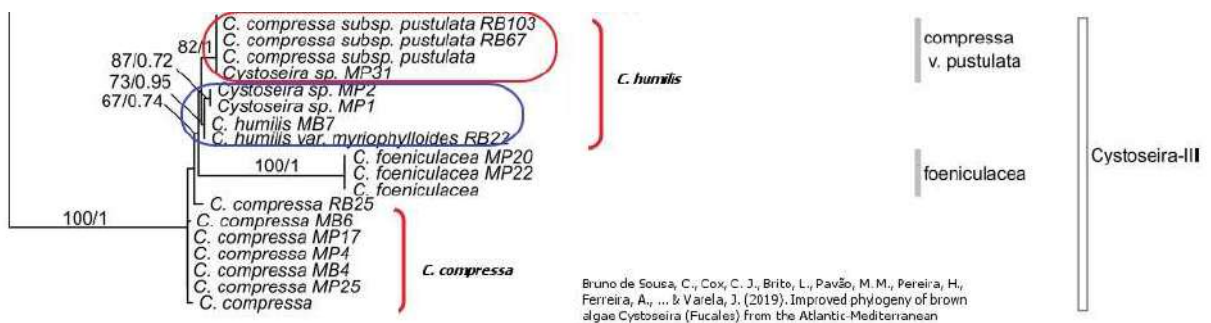


Рис. 6.2. Фрагмент молекулярно-філогенетичного дерева, побудованого методом ML на основі комбінації послідовностей COI-23S рДНК-*mt-spacer* (Bruno de Sousa et al., 2019) із нашими примітками: червоними дужками відмічені клади виду *Cystoseira humilis* та клади виду *Cystoseira compressa*; червоним овалом виділена клада *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* (помилково названа авторами *Cystoseira humilis* var. *humilis*), синім овалом – клада «типової» *Cystoseira humilis*.

Молекулярно-філогенетичний аналіз, проведений нами на основі аналізу наших оригінальних послідовностей із Ізраїлю та послідовностей із GenBank (Bruno de Sousa et al., 2019), ще раз підтвердив приналежність таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* до клади *Cystoseira humilis*. Однак він також показав чіткі відмінності у послідовностях всіх трьох маркерів. Хоча генетичні дистанції між таксонами *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*,

Cystoseira humilis та *Cystoseira compressa* невеликі (і значно менші, ніж у таксонів із інших родів) (Додаток Г), вирівнювання показує, що навіть при невеликих генетичних дистанціях нуклеотидні послідовності *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* набагато ближчі до послідовностей виду *Cystoseira humilis*, а не *Cystoseira compressa*. Порівняння послідовностей COI та реконструкція філогенетичного дерева на її основі дозволили достовірно відділити кладу *Cystoseira compressa* (куди увійшли і левантійські зразки цього виду) від кледи *Cystoseira humilis* (куди потрапили зразки таксону *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*). Більш того, – на дереві COI також видно достовірне виділення кледи *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* від кледи із «типовими» зразками *Cystoseira humilis*. Схожі результати ми отримали і при аналізі ділянки mt-spacer та комбінації трьох послідовностей, але із низькою статистичною підтримкою.

Крім того, варто відмітити, що кледи *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* складається із зразків з різних популяцій як Східного, так і Західного Середземномор'я. Тобто представляє собою окрему таксономічну одиницю, яка генетично постійна в різних районах Середземного моря. Ці генетичні відмінності також відображаються і в специфічній морфології таксону. Наявність сплюснених гілочок і розетковидний апекс роблять цей таксон, на перший погляд, схожим на *Cystoseira compressa*. Однак більш детальний аналіз демонструє, що циліндричні та ниткоподібні кінцеві гілочки, веретеновидні рецептакули та дуже помітні криптостоми морфологічно наближають цей таксон до виду *Cystoseira humilis*.

Значні морфологічні відмінності та генетична відокремленість, підтримують тезу про те, що ці два таксони не можуть бути синонімами, навіть якщо вони є конспецифічними: *Cystoseira humilis* var. *humilis* \neq *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata*.

Як зазначалося вище, відповідно до правил ботанічної номенклатури, автонім *Cystoseira humilis* var. *humilis* закріплюється за кладою, яка включає в

себе зразки, що морфологічно відповідають опису типового зразку виду. Отже, молекулярно-філогенетичні дані показали приналежність зразків *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* до виду *Cystoseira humilis*, водночас морфологічний та молекулярно-філогенетичний аналіз показав відмінність зразків *Cystoseira compressa* subsp. *pustulata* від *Cystoseira humilis* var. *humilis*. Щоб уникнути плутанини між цими двома таксонами, ми пропонуємо комбінацію *Cystoseira humilis* subsp. *pustulata* на основі опису, що був запропонований Ерцеговичем в 1952 році (Ercegović, 1952):

Cystoseira humilis* subsp. *pustulata (Ercegović) S.S. Sadogurska et A. Israel
comb. nov.

Базіонім: *Cystoseira abrotanifolia* subsp. *pustulata* Ercegović (1952: 102, 113), pls XXIVe, XXX. Опубліковано в: Ercegović A. (1952.) *Jadranske Cistozire. Njihova morfologija ekologija i razvitak. Fauna et flora Adriatica*, IOR, Split, 2: 1-212.

Синоніми: *C. planiramea* Schiffner ex Gerloff & Nizamuddin, (1975: 567-568, pls 5-8); *C. epiphytica* Schiffner ex Gerloff & Nizamuddin, (1976: 165, pls 1-3); *C. compressa* var. *pustulata* Ercegović ex Verlaque, (1988: 191), *nom. inval.*; *C. compressa* subsp. *pustulata* (Ercegović) Verlaque in Thibaut et al., (2015: 219-220)

Syntype localities: Split, Lovište and Pelješcu, Croatia.

Даний таксон ніколи не вказувався для акваторії Ізраїля. Найближчі відомі локалітети цього таксону у Східному Середземномор'ї – це узбережжя Туреччини (Aysel, 1997; Taşkin et al., 2008, 2012) та о. Кіпр (Taşkin et al., 2013; Tsiamis et al., 2014). Хоча це дійсно перша задокументована знахідка таксону у Левантійському басейні, у гербарії нами знайдено як мінімум два зразки, які відповідають діагнозу виду (Додаток Е, рис. Е1). Враховуючи, що найстаріший зразок датований 1919 роком, можна стверджувати, що наша знахідка не є результатом нещодавньої «появи» таксону біля берегів Ізраїля. Даний випадок

док ще раз вказує на необхідність проведення постійного молекулярного баркодингу макроводоростей із тих родів, які важко визначаються морфологічно. Це в першу чергу стосується таксонів роду *Cystoseira* s.l.

Зазначимо також, що за результатами аналізу гербарних зразків, показано, що на початку ХХ ст. в Ізраїлі зустрічалися види *Gongolaria barbata* та *Ericaria barbatula* (Додаток Е, табл. Е1). Враховуючи, що за літературними даними, ці таксони приурочені до більш помірних умов, можна припустити, що вони могли зникнути із південного Леванту внаслідок глобального потепління, адже за спостереженнями саме в цій частині Середземного моря зміна клімату проявляється найсильніше (Albano, 2021; Rilov, 2016).

Наявність двох інших таксонів (*Cystoseira dubia* та *Cystoseira platyramosa*) на ізраїльському узбережжі Левантійського басейну сумнівна та потребує подальших досліджень, зокрема глибоководних угруповань.

Отже, встановлено, що для Чорного моря в різні часи вказувалося 11 таксонів цистозір різного рангу, а в результаті номенклатурно-таксономічної ревізії показано, що тут поширені лише три таксони, що відносяться до родів *Ericaria* та *Gongolaria*: *Gongolaria barbata* f. *barbata*, *Gongolaria barbata* f. *repens* та *Ericaria crinita* f. *bosphorica*. Для двох останніх таксонів запропоновані нові номенклатурні комбінації.

Для ізраїльського узбережжя Левантійського басейну за весь період досліджень зазначали 12 таксонів цистозір. Ми підтвердили наявність трьох з них, та показали приналежність до родів *Cystoseira* s.s. та *Gongolaria*: *Cystoseira foeniculacea*, *Cystoseira compressa*, та *Gongolaria rayssiae*. Ще три таксони вперше зазначені для даного району: *Cystoseira humilis* subsp. *pustulata* (запропонована нова комбінація), *Gongolaria barbata* та *Ericaria barbatula*; причому два останніх види – наразі ймовірно зниклі в Ізраїлі.

Матеріали розділу 6 опубліковані у: Sadogurska et al., 2021a,b; Mulas et al., 2020 (Додаток А).

РОЗДІЛ 7
БІОГЕОГРАФІЯ РОДУ *CYSTOSEIRA* S.L. В БАСЕЙНІ
СЕРЕДЗЕМНОГО МОРЯ ТА ПИТАННЯ ЕНДЕМІЗМУ
ОКРЕМИХ ТАКСОНІВ

Пояснення просторових закономірностей біологічної організації залишається центральною проблемою для біогеографічних досліджень. Порівняно з наземними, морські організми отримали менше уваги науковців. Морська біогеографія стикається із багатьма викликами, що пов'язані із важкодоступністю більшості морських екосистем, відсутністю повних даних про поширення багатьох видів та деякими особливостями морського середовища, що впливають на поширення видів. Морські екосистеми відрізняються від сухопутних тим, що вони більш «відкриті» за рахунок меншої кількості фізичних бар'єрів, що можуть перешкоджати біологічному обміну між регіонами (Caley et al., 1996). Зокрема, у морських системах великі океанічні течії можуть змінювати широкомасштабні біологічні закономірності, зв'язуючи екологічні (температура, солоність та кількість поживних речовин) та біологічні властивості як сусідніх, так і дуже віддалених регіонів (Wernberg et al., 2013). В такому випадку структура угруповань буде сильно залежати від пасивного поширення мікроскопічних пропагул (спор, гамет, личинок), а також макроскопічних дрейфуючих або плаваючих організмів із сусідніх областей (Menge et al., 2003). Крім того, багато видів можуть здійснювати активні міграції, що значно впливає на еволюційні процеси та видоутворення (Pinheiro et al., 2017; Kaimuddin et al., 2016).

Басейн Середземного моря є однією із «гарячих точок» морського біорізноманіття та центром локального ендемізму. Близько чверті всіх середземноморських видів є ендемічними для цього басейну (Coll et al., 2010; Bianchi et al., 2012). Базуючись на аналізі інформації щодо континентального дрейфу, розподілу температур та солоності, коливання рівня моря, заледеніння а також

ендемизму біоти, Середземне і Чорне море були віднесені до двох окремих біогеографічних регіонів (Costello et al., 2007).

Враховуючи відносно молоді геологічні історії, ізоляваність та специфічні кліматичні умови, Середземне море є ідеальним районом для вивчення ендемізму, видоутворення та біогеографії морських водоростей. Причини високого біорізноманіття Середземного моря передусім полягають у бурхливій геологічній історії басейну в третинному періоді та в глибоких кліматичних змінах в четвертинному періоді (Bianchi et al., 2012). Система внутрішніх морів Середземноморського басейну, у минулому зазнала низку трансгресивних і регресивних фаз, у результаті чого неодноразово змінювалися межі, екологічні умови і склад біоти в усьому басейні та в його окремих частинах. Це, безумовно, відобразилося і на закономірностях поширення морських макрофітів Середземноморського басейну.

Періодизація фаз і уявлення про умови існування гідробіонтів значною мірою базуються на результатах біостратиграфії (насамперед, за аналізом викопних решток малакофауни та діатомової флори в донних відкладах). Враховуючи, що морські макроводорості майже не залишають скам'янілих решток, ймовірний склад макрофлори в різні геологічні періоди до останнього часу був побудований переважно на припущеннях. Однак застосування молекулярних методів в систематиці морських водоростей дало більш ґрунтовну інформацію про філогенію окремих таксонів, а також можливість моделювати еволюційні зміни (Silberfeld et al., 2010). Крім того, стало очевидним, що морфологія часто не відображає реальне різноманіття видів. Одним із наслідків відкриття «криптичного різноманіття» є фундаментальний зрушення у визначенні видових понять, що має глибокі наслідки для розуміння поширення видів, їхньої рідкості та ендемізму (Brodie, 2015).

Біогеографічні дослідження бурих макроводоростей в основному зосереджені на макроеволюції таких поширених родів, як *Macrocystis* (Rothman et al. 2017), *Lobophora* (Vieira et al., 2017) та *Fucus* (Cánovas et al., 2011).

В свою чергу, в Середземному морі саме таксони роду *Cystoseira* s.l. є ключовими видами для донних прибережних угруповань. Вони поширені по всьому басейну Середземного моря (включаючи Чорне та Азовське моря), а також в прилеглих ділянках Атлантичного океану. Високе видове та внутрішньовидове різноманіття, явище гібридизації та високий рівень морфологічної мінливості свідчать, що цистозіри знаходяться в процесі активного видоутворення в регіоні (Roberts, 1978; Draisma et al., 2010). Все це робить їх ідеальними модельними об'єктами для дослідження *in situ* ендемізму, процесів видоутворення та закономірностей поширення морських макроводоростей в Середземноморському басейні.

Вважається, що рід *Cystoseira* s.l. є досить древнім родом. Виявлені рештки з міоцену підтверджують присутність цистозіроподібних водоростей в древньому екваторіальному океані (океані Тетис) (Дмитриєва и др., 1959; Givulescu, 1975; Molhanov, 2014; Мамчур, 2014). Середземне море як залишок цього океану було заселене тропічною морською біотою, поки воно не втратило зв'язок із Атлантичним океаном в кінці міоцену. Відсутність постійного зв'язку із океаном призвело до поступового випаровування вод і як наслідок – Мессінської кризи солоності. Це призвело до вимирання більшої частини тетійської біоти Середземного моря. Водночас, деякі види могли пережити цю катастрофічну подію у рефугіумах, які могли існувати у найглибших ділянках моря та у дельтах великих річок. До таких видів, наприклад, відносять морську траву *Posidonia oceanica* (L.) Delile, деякі види макроводоростей, безхребетних та ін. Такі види називають палеоендеміками Середземного моря, підкреслюючи їхнє ймовірне походження ще із часів існування Тетису (Giaccone, Geraci, 1989).

Тільки з відкриттям Гібралтарської протоки, на самому початку пліоцену (5 млн р.т), Середземне море було знову заселено морськими видами атлантичного походження (Bianchi et al., 2012). Пліоценова реколонізація дозволила атлантичним видам поступово заселити Середземне море і зайняти всі вільні

екологічні ніші. Вважається, що це стимулювало видоутворення в Середземному морі і появу нових ендемічних видів, які відносять до середземноморських неоендеміків.

Враховуючи, що центром видового різноманіття *Cystoseira s. l.* є Середземне море, а більшість видів є ендемічними виключно для його басейну, саме до неоендеміків можна віднести і цистозіри (Giaccone, Geraci, 1989). Більшість дослідників сходяться у думці, що все таксономічне різноманіття цистозірів виникло після Мессінської кризи солоності протягом останніх 6 млн років (Roberts, 1978; Draisma et al., 2010).

Оскільки до 2010 року цистозіри вважалися монофілетичною групою, то щодо їхнього походження висувалася наступна гіпотеза. Після Мессінської кризи солоності у плейстоцені (6-5 млн р.т.) «предок» сучасних цистозірів потрапив із Атлантики до Середземного моря, де тогочасні умови (вільні екологічні ніші, сприятливий клімат) стимулювали видоутворення (Orfanidis, 1991). Це обумовило високе видове різноманіття атлантично-середземноморських цистозірів.

Однак дані молекулярно-філогенетичних досліджень та розділення цистозірів на три окремих роди (*Gongolaria*, *Ericaria* та *Cystoseira s.s.*) вимагають перегляду уявлень про їхню біогеографію. Можна було б припустити, що всі три роди виникли внаслідок еволюції предкової групи у басейні Середземного моря. Однак, філогенія, побудована на основі аналізу послідовностей ДНК не тільки показала, що род *Cystoseira s.l.* розділяється на три окремі клади, але і продемонструвало поліфілетичну природу цистозірів. Це прямо протирічить уявленню про спільного «предка», який дав початок всім цистозірам, еволюціонуючи у Середземному морі.

Наразі головним питанням є – де і коли відбулося розділення родини *Sargassaceae* на окремі роди. Враховуючи, що Атлантично-Середземноморський регіон є центром різноманіття цистозірів і споріднених родів (Draisma et al., 2010), можна припустити що основне відділення клад відбулося на місці сучасного Середземного моря, але ще до Мессінської кризи солоності. Надалі

вони могли зберегтися в районі Гібралтару, а після відновлення Гібралтарської протоки знову заселити Середземне море. Однак такий сценарій є малоімовірним із двох причин. По-перше Мессінська криза солоності в геологічному плані була досить швидкою подією, яка знищила більшість морської біоти Середземного моря. По-друге, філогенетичні дерева, побудовані на основі нуклеотидних послідовностей, отриманих іншими дослідниками та наших даних, говорять про високу спорідненість атлантично-середземноморських клад із родами із Тихого та Індійського океанів. Це робить припущення про розділення на клади всередині Палеосередземноморського басейну малоімовірним.

Більш ймовірною виглядає гіпотеза, що як мінімум розділення на основні роди відбулося набагато раніше і не в басейні Середземного моря. Про це свідчать і молекулярно-філогенетичні дані (рис. 7.1). Так серед родів *Sargassaceae* лише клади *Ericaria*, *Gongolaria*, *Halidrys*, *Bifurcaria* та *Cystoseira* s.s. є ендемічними для Атлантично-Середземноморського регіону: моновидові роди *Halidrys* та *Bifurcaria* зустрічаються лише уздовж атлантичного узбережжя Європи та Північної Африки, а *Gongolaria*, *Ericaria* та *Cystoseira* s.s. – широко поширені в басейні Середземного моря та по два-три види зустрічаються в Атлантиці (рис. 7.1, атлантично-середземноморські клади виділені зеленим кольором).

Водночас, молекулярно-філогенетичні дослідження показують спорідненість клади *Ericaria*+*Bifurcaria* із кладою ендемічних австралійсько-новозеландських родів *Cystophora* та *Landsburgia*. А клада *Cystoseira* s.s. є спорідненою із іншою гілкою дерева *Sargassaceae*, де лише *Cystoseira* s.s. є ендемічним для Атлантично-Середземноморського регіону, а всі інші роди або зустрічаються у Індійсько-Тихоокеанському регіоні, або як *Sargassum* є космополітами. При цьому, – дані молекулярної біогеографії вказують на те, що род *Sargassum* (також поширений в Середземному морі) з'явився саме в центральній частині

Індо-Тихоокеанської області (Central Indo-Pacific) близько 6.7 млн р.т., а проникнення в Атлантику відбулося взагалі відносно недавно – менше ніж <1.5 млн р.т. (Yip et al., 2019).

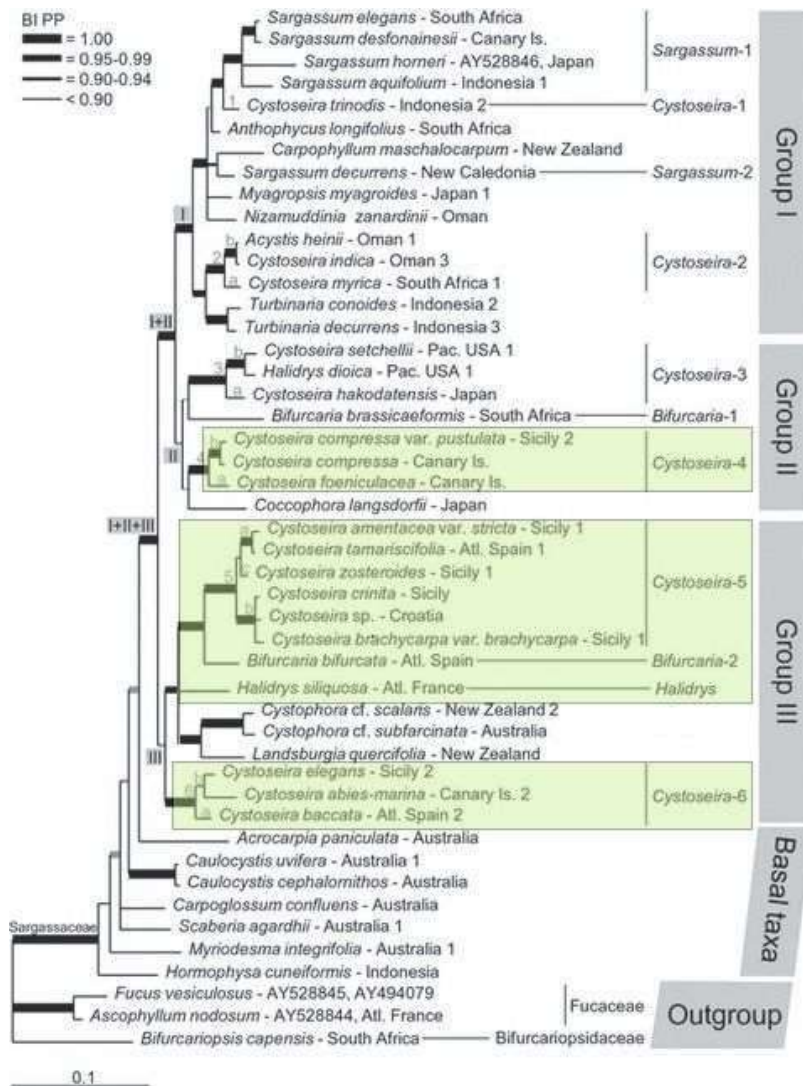


Рис. 7.1. Консенсусне молекулярно-філогенетичне дерево родини *Sargassaceae*, побудоване методом ВІ на основі аналізу послідовностей *psbA* та 23S рДНК за (Draisma et al. 2010). Зеленим кольором виділені ендемічні атлантично-середземноморські клади: *Cystoseira-4* = *Cystoseira* s.s., *Cystoseira-5* = *Ericaria*, *Cystoseira-6* = *Gongolaria*.

На наш погляд, загалом логічним є висновок про розділення родини *Sargassaceae* на окремі роди (і відповідно – формування окремих родів «цистозір») ще до формування сучасного Середземного моря. Наразі філогенія бурих водоростей, калібрована за часом, лише розвивається і ускладнюється тим фактом, що бурі водорості практично не залишають достовірних викопних решток. Однак дані із роботи Silberfeld et al. (2010), де автори намагалися вирішити питання «крової радіації бурих водоростей» (BACR), підтверджують нашу тезу про досить древнє розділення *Sargassaceae* на окремі роди. Аналіз

цієї публікації дозволяє зробити висновок, що ймовірно, цей процес почався близько 40-45 млн р.т., а відділення родів *Halidrys*, *Cystophora*, *Gongolaria*, *Ericaria* та *Bifurcaria* відбувся у проміжку 35-25 млн р.т. Тобто ще за часів існування Тетису, що пояснює споріднення ендемічних атлантично-середземноморських та австралійсько-новозеландських клад родини *Sargassaceae*.

Так чи інакше, потрапляння до Середземного моря родів *Gongolaria* та *Ericaria* відбувалося незалежно один від одного у філогенетичному плані. Ще більше це стосується роду *Cystoseira* s.s. Де і коли відбулося його відокремлення від інших родів другої класи, на даному етапі, припустити важко. Втім, ми вважаємо, що потрапити в Середземне море він міг навіть пізніше, ніж *Gongolaria* та *Ericaria*. Про це, зокрема свідчить як низьке видове різноманіття роду (за різними оцінками – всього 3-4 види), так і дуже короткі генетичні дистанції між видами, порівняно із *Gongolaria* та *Ericaria*. Крім того, наші розрахунки показують, що ця картина спостерігається для всіх досліджених послідовностей ДНК (Додаток Г, табл. Г1, Г2, Г3).

Таким чином, після Мессінської кризи солоності та відкриття Гібралтару, до Середземного моря незалежно один від одного потрапили представники *Gongolaria*, *Ericaria* та *Cystoseira* s.s., де надалі відбувалося видоутворення. На даному етапі постає інше питання – цистозіри, що зараз поширені на узбережжі Атлантики, збереглися там ще з етапу до Мессінської кризи солоності, чи вони вторинно заселили узбережжя Атлантики із Середземного моря?

На наш погляд, наразі однозначної відповіді дати неможливо. В той же час, у випадку із родом *Gongolaria*, молекулярно-філогенетичні дані свідчать, що два види, що в основному поширені в Атлантиці (*G. baccata* та *G. usneoides*), досить чітко відділяються від Середземноморських видів (див. рис. 5.5, 5.6, 5.14).

Цікаво, що у випадку із видами роду *Ericaria* показано, що заселення Атлантичного океану йшло із півдня на північ. Така подія могла відбуватися декілька разів, в залежності від кліматичних умов. Зокрема, останнє поширення

цистозір із Гібралтару, ймовірно сталося після останнього льодовикового максимуму. Про це, зокрема, свідчать дані дослідження т.з. «комплексу *Cystoseira tamariscifolia*», куди входять (за сучасною номенклатурою) *Ericaria mediterranea*, *Ericaria selaginoides* та *Ericaria amentacea* (Bermejo et al., 2018). Дослідження мікросателітів цих трьох видів демонструють, що під час останнього похолодання південь Іберійського півострова слугував своєрідним рефугіумом для теплолюбних видів. Після того, як льодовик відступив, види поширилися на північ і знову заселили західне узбережжя Іберійського півострова, Бретань та Британські острови. Враховуючи антропогенно обумовлене глобальне потепління, ймовірним є подальше поширення цистозірів на північ.

Морфологічна пластичність, що притаманна цистозірам, а також відносна молодість таксонів, що знаходяться в процесі активного видоутворення, призводить до того, що для цистозірів була описана велика кількість таксонів видового та внутрішньовидового рангу. Більшість таксонів ендемічні для Середземноморського басейну. Але деякі з них були описані як ще більш локальні ендеміки з вузьким ареалом (Табл. 7.1).

Таблиця 7.1. Представники *Cystoseira* s.l., описані як локальні ендеміки

Таксон	Посилання на першо-опис	Нотатки
<i>C. adriatica</i> Sauvageau	Sauvageau, 1912	Описаний як ендемік Адріатики. Пізніше відмічений в інших районах Середземного моря. Зведений до синоніма <i>Cystoseira spinosa</i> Sauvageau, який зараз вважається синонімом іншого більш поширеного виду – <i>Gongolaria montagnei</i>
<i>C. balearica</i> Sauvageau:	Sauvageau, 1912	Описаний як ендемік Баlearських островів. Пізніше зведений до внутрішньовидового таксону <i>C. brachycarpa</i> . Зараз вважається синонімом <i>Ericaria brachycarpa</i>
<i>C. bosphorica</i> Sauvageau	Sauvageau, 1912	Описаний як ендемік Чорного моря. Нами показана концептифічність із <i>Ericaria crinita</i> та обґрунтований внутрішньовидовий ранг – <i>Ericaria crinita</i> f. <i>bosphorica</i>
<i>C. canariensis</i> Sauvageau	Sauvageau, 1912	Описаний як ендемік Канарських островів. Зараз вважається синонімом <i>Cystoseira humilis</i>
<i>C. gerloffii</i> Nizamuddin	Nizamuddin, 1978	Описаний із Лівії. Пізніше віднесений до синонімів <i>Cystoseira spinosa</i> var. <i>tenuior</i> (Ercegovic) M.Cormaci, G.Furnari, G.Giaccone, B.Scammacca, & D.Serio, який зараз вважається синонімом <i>Gongolaria montagnei</i> var. <i>tenuior</i> (Ercegovic) Molinari & Guiry

<i>C. gibraltaria</i> (Sauvageau) P.J.L.Dangeard	Dangeard, 1949	Першопочатково описана Sauvageau як <i>Cystoseira selaginooides</i> var. <i>gibraltaria</i> Sauvageau – ендемік Гібралтару. Наразі вважається синонімом <i>Gongolaria mauritanica</i> (Sauvageau) Molinari & Guiry
<i>C. granulata</i> C.Agardh	Agardh, 1821	Описаний як таксон з ареалом, обмеженим Атлантикою. Зараз вважається синонімом атлантично-середземноморського виду <i>Gongolaria usneoides</i> (Linnaeus) Molinari & Guiry
<i>C. masoudii</i> Nizamuddin	Nizamuddin, 1995a	Описаний із Лівії. Cormaci <i>et al.</i> (2012) вважають, що цей таксон може бути поліморфною формою <i>Ericaria brachycarpa</i>
<i>C. micheleae</i> Verlaque, Blanfuné, Boudouresque, Thibaut & Sellam	Sellam <i>et al.</i> , 2017	Вид описаний з Алжиру і відмічений лише там. Наразі номенклатурна комбінація є прийнятою таксономічно, але молекулярно-філогенетичних досліджень зразків не проводили.
<i>C. rayssiae</i> Ramon	Ramon, 2000	Вид описаний із узбережжя Ізраїлю. Нами підтверджений видовий статус таксону і відокремленість від близьких видів. Прийнята назва – <i>Gongolaria rayssiae</i> .
<i>C. senegalensis</i> P.A.Dangeard	Dangeard, 1938	Вид описаний як ендемік атлантичного узбережжя Сенегалу. Наразі номенклатурна комбінація є прийнятою таксономічно, але таксономічних та молекулярно-філогенетичних досліджень зразків не проводили
<i>C. sonderi</i> (Kützing) Piccone	Piccone, 1886	Вид описаний як ендемік островів Кабо-Верде (Атлантичний океан). Деякі дослідники припускали його синонімію із <i>Gongolaria abies-marina</i> (S.G.Gmelin) Kuntze (Draisma <i>et al.</i> , 2010). Потрібні спеціальні таксономічні дослідження, адже молекулярні дані вказують на необхідність переносу таксону до роду <i>Gongolaria</i>
<i>C. wildpretii</i> Nizamuddin	Nizamuddin, 1995b	Вид описаний як ендемік Канарських островів. Наразі номенклатурна комбінація є прийнятою таксономічно, але таксономічних та молекулярно-філогенетичних досліджень зразків не проводили

Аналіз показав, що більшість таксонів, які були описані як ендемічні види, наразі зведені до синонімів більш поширених видів цистозір. Така ситуація пояснюється двома факторами. Перший фактор – це нерівномірність досліджень макроводоростей у басейні Середземного моря. Більшість цих таксонів були описані для північної Африки, островів Макаронезії та східної частини Середземноморського басейну, де історично дослідження морського макрофітобентосу або взагалі не проводилися, або були розпочаті відносно нещодавно. По-друге, як вже неодноразово зазначалося, цистозіри характеризуються надзвичайною пластичністю, і як наслідок – широким діапазоном морфологічної мінливості. Традиційні підходи до систематики, основані на морфологічних ознаках, дозволяли багатьом авторам описувати нові таксони із

цих недосліджених районів на основі навіть незначних морфологічних відмінностей (які найчастіше були результатом сезонної або екологічної мінливості). Пізніші, більш детальні дослідження із застосуванням новітніх підходів, показували, що запропоновані ознаки не є достатніми, щоб відділяти ці форми в окремий таксон.

Водночас, деякі недосліджені таксони, на наш погляд, дійсно можуть бути ендемічними, наприклад для островів Макаронезії та західної Африки. Цілком ймовірно, що наприклад *Cystoseira sonderi* і *Cystoseira wildpretii* можуть бути вузьколокальними ендеміками, але для цього потрібні додаткові номенклатурно-таксономічні дослідження.

Нижче ми розберемо приклади *Ericaria crinita* f. *bosphorica* (= *Cystoseira bosphorica*) та *Gongolaria rayssiae* (= *Cystoseira rayssiae*), що були описані як ендемічні види для Чорного моря та Левантійського басейну відповідно. Обидва басейни характеризуються комплексом унікальних умов, що відрізняє їх від інших суб-басейнів Середземного моря. Це, зокрема, відображається на складі біоти, яка в обох випадках має досить високий рівень ендемізму.

Чорне море, за рахунок своєї складної геологічної історії та відносної ізоляції від Середземного моря, характеризується високим рівнем ендемізму. Частина ендеміків Чорного моря – це понто-каспійські релікти. Але у випадку із цистозірами мова йде про таксон, що проник у Чорне море відносно нещодавно.

У плейстоцені, 130–80 тис. років тому (р.т.) на частині земної поверхні, що нас цікавить, існував великий Карангатський морський басейн. Його рівень був вищим за сучасний на 6–8 (12) м, а солоність сягала 20–30‰ (Чепалыга, 2002; Набоженко, 2013). Босфорська та Керченська протоки були глибшими, водообмін і міграція біоти значно інтенсивнішими, що визначало різноманітність і багатство донних біоценозів середземноморського типу (Panin, Popescu, 2006). Вважаємо, що види роду *Cystoseira* s. l. були широко поширені в Карангатському морі. Певно, їх було навіть не два, а більше, адже, як зазначалося

вище, центром видового різноманіття *Cystoseira* s.l. є Середземне море (Roberts, 1978; Draisma et al., 2010). Цей етап напряму не стосується історії сучасних Чорного та Азовського морів, а також формування їхньої сучасної флори, але він демонструє взаємозв'язок і взаємозалежність трьох внутрішніх морів у межах всього Середземноморського басейну.

Внаслідок потужної Новоевксинської регресії, пов'язаної з похолоданням, у Чорноморській западині сформувався напівпрісноводний Новоевксинський басейн з мінералізацією до 5‰ (тому морська біота зникла), ізольований від Середземного моря на піку заледеніння, адже рівень вод був на 80–100 (120) м нижчим за сучасний. Близько 8,5 тис. р.т., у ранньому голоцені, внаслідок гляцієвстатичного підняття рівня моря, Чорноморська западина катастрофічно стрімко стала заповнюватися через відновлену Босфорську протоку середземноморськими водами, і сформувався Бугазький басейн (Ryan et al., 1997; Valabanov, 2006). Дані стратиграфії показують, що евригалінні морські види з'явилися та закріпилися в Чорному морі не раніше 7,5 тис. р.т. Найбільш ймовірно, що проникнення цистозір у Чорне море відбулося саме в цей момент (Sadogurskiy et al., 2020).

На місці ж Азовського моря весь цей період існувала суша з мілководними лиманами, яку перетинали русла палеорічок Дону і Кубані. І лише 7,0–6,5 тис. р.т., внаслідок Новочорноморської (Джеметинської) трансгресії, чорноморські води через Керченську протоку хлинули вглиб цієї території (Павлидис, Никифоров, 2007; Матишов и др., 2019). Ймовірно, розселення середземноморських біоценозів в Азовське море почалося ще в древньоазовський період (від 7,5–6,5 до 3,5–3,1 тис. р.т.) (Yanko-Hombach, 2006). Склад малакофауни вже наблизився до сучасного збідненого чорноморського варіанту, але діатомовий аналіз надає дещо суперечливі результати про екологічні умови й солоність через домінування евригалінних форм (Набоженко, 2013; Матишов и др., 2016; Ковалёва, 2019). Вселення, а тим більше остаточне закріплення в Азовському морі представників роду *Cystoseira* s. l. у древньоазовський час,

ми вважаємо малоімовірним (Sadogurskiy et al., 2020). Особливо з урахуванням вкрай суперечливих поглядів фахівців щодо рівня морських вод у цей період та того, чи мала місце Кундукська (Хаджибейська) регресія, яка, можливо, переривала трансгресивну фазу 4,3–4,1 тис. р.т. (Чепалыга, 2002). Тоді Азовське море могло знову значно зменшитися, обміліти та опріснитися, зі зрозумілими наслідками для об'єкта нашого дослідження.

Але більшість авторів вважає, що при будь-якому сценарії рівень води в межах Азовського моря досяг максимуму на початку новоазовського періоду приблизно 3,4–3,1 тис. р.т., коли в сформованому Джеметинському басейні екологічні умови та характер біоти максимально наблизилися до сучасних. За даними біостратиграфії, новоазовські відклади, датовані цим періодом, включають мушлі стеногалінних молюсків і морські діатомеї, що свідчить про солоність близько 15‰ на значній частині акваторії Азовського моря, і мабуть ще вищу в передпроточному районі (Набоженко, 2013; Матишов и др., 2016; Ковалёва, 2019). Вважаємо, що саме в цей період в Азовське море знову вселилися і закріпилися до теперішнього часу чимало морських макрофітів. Особливо літофітів, які потребували затоплення вапняків південного узбережжя в Передпроточному районі. Повною мірою це стосується й представників *Cystoseira* s. l.

Таким чином, внаслідок низки трансформацій голоценової доби флора макрофітів Чорного моря сформувалася як збіднена флора Середземного моря (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2010). Проникнення та закріплення таксонів роду *Cystoseira* s. l. в Чорному морі найбільш ймовірно відбулося не раніше ніж 7,5 тис. р.т., а в Азовському – ще пізніше (близько 3,4–3,1 тис. р.т.) (Sadogurskiy et al., 2020).

Загалом, ймовірно, що чорноморські неоендеміки сформувалися внаслідок ефекту «пляшкового горла», коли після Новоевксинської трансгресії у Чорне море потрапили середземноморські види. Однак, дослідження чорноморського ендеміка *Cystoseira bosporica* показало його морфологічну відмінність від середземноморських зразків, але генетичну однорідність із видом *Ericaria*

crinita (Sadogurska et al., 2021a). На основі молекулярно-філогенетичного аналізу чорноморські популяції відділити неможливо (рис. 7.2). На наш погляд, це можна пояснити відносно низькими темпами еволюції у макроводоростей, тому 7-6 тис. років не достатньо для формування окремого таксону, відмінного на генетичному рівні. Водночас, виникнення форми робить цей таксон цікавим для вивчення видоутворення у цистозір *in situ*.

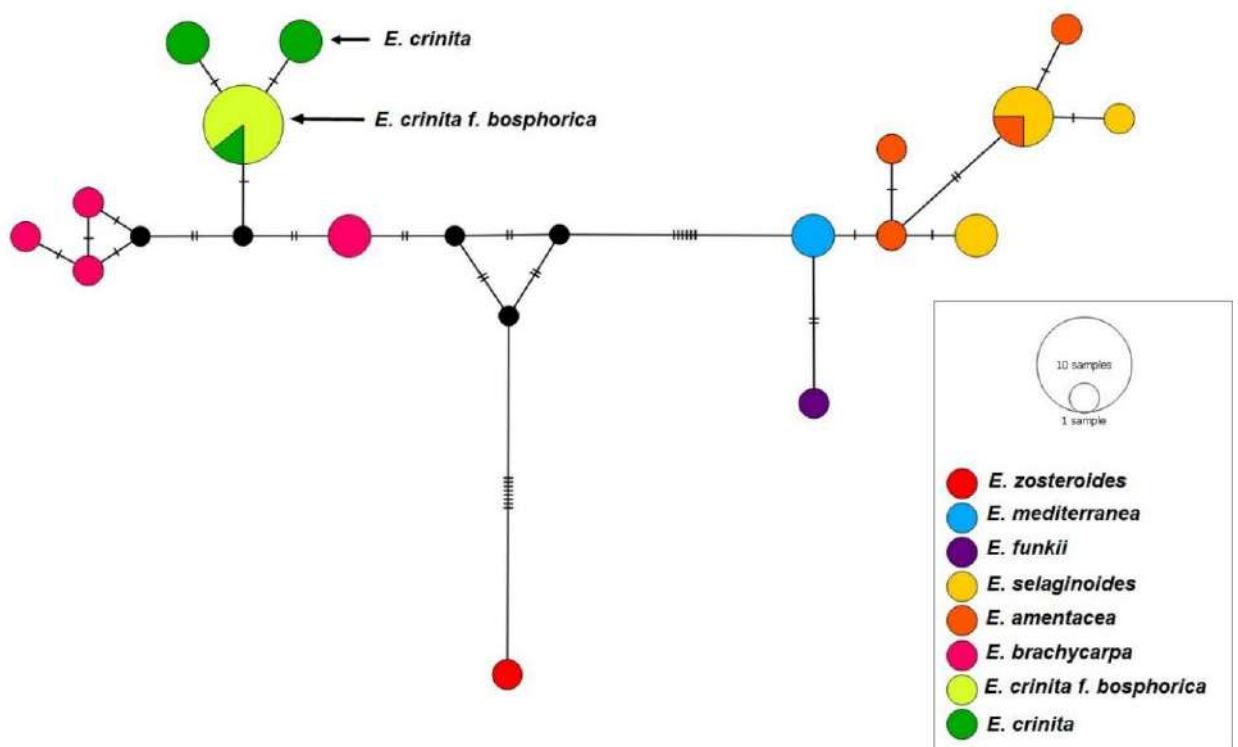


Рис. 7.2 Медіанна мережа, яка відображає філогенетичні відносини гаплотипів послідовності mt-sraser, отриманих для таксонів роду *Ericaria*. Реконструйована із використанням програми PopArt за допомогою алгоритму з'єднання медіан.

Левантійський басейн є найсолонішим, найтеплішим та найдревнішим басейном Середземного моря (Por, 1989). Не дивлячись на загальну бідність видового різноманіття цього району (внаслідок екстремальних кліматичних умов та низького вмісту органіки), невелика частина видів є ендемічними для цього басейну. Деякі види є палеоендеміками, що пережили Мессінську кризу солоності та залишилися тут із часів Тетісу. До таких ендеміків належать деякі

види ракоподібних, риб та молюсків (Por, 1989). Серед макроводоростей дослідники виділяють лише 3 види, які, ймовірно, є ендемічними для Левантійського басейну (Israel, Einav, 2017).

Gongolaria rayssiae є найбільш поширеним серед них і формує основу донних угруповань на скелястих породах уздовж узбережжя Левантійського басейну (Ізраїль та Ливан) (Mulas et al., 2019, 2020; Badreddine et al., 2018). Результати наших досліджень підтвердили видовий статус цього таксону, а порівняння із нуклеотидними послідовностями близьких видів показало відокремленість цього виду від інших таксонів (рис. 7.3).

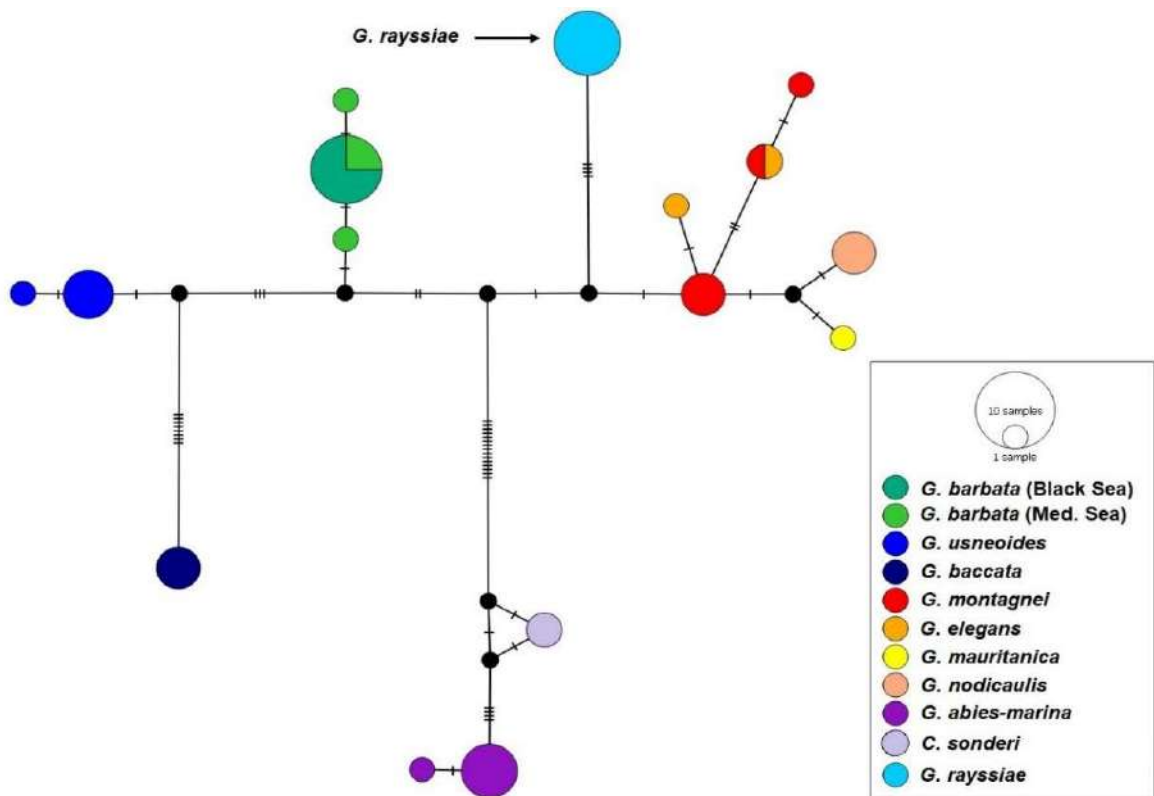


Рис. 7.3 Медіанна мережа, яка відображає філогенетичні відносини гаплотипів послідовно ті mt-spacer, отриманих для таксонів роду *Gongolaria*. Реконструйована із використанням програми PopArt за допомогою алгоритму з'єднання медіан.

Водночас, існують літературні дані стосовно знахідок *Gongolaria rayssiae* поза межами Середземного моря. Мова йде про одне місцезнаходження на єгипетському узбережжі затоки Акаба (Червоне море) (Abdel-Raouf et al. 2015) та

шість місць у Перській затоці у Саудівській Аравії (Abdel-Kareem 2009). Якщо вважати, що їх ідентифікація (не підтверджена молекулярно-філогенетичними методами) не була помилковою, можна запропонувати три можливі варіанти пояснення їх появи (Mulas et al., 2020).

По-перше, *Gongolaria rayssiae* може бути палеоендеміком, який раніше (до закриття проходу між Середземним морем та Індійським океаном близько 20 млн р. т.) був широко поширеним видом, а зараз його ареал обмежений кількома невеликими «реліктовими» районами. За другим варіантом, *Gongolaria rayssiae* може бути лесепсівським мігрантом, який спочатку виявили у Левантійському басейні, що є районом його вселення, а пізніше в регіоні походження – Червоному морі та Перській затоці. Результати молекулярно-філогенетичних досліджень роблять обидва варіанти необґрунтованими, адже показують високу спорідненість *Gongolaria rayssiae* із іншими видами, ендемічними для Середземного моря, що є свідченням його середземноморського походження (Mulas et al., 2020). Так *Gongolaria rayssiae* і *Gongolaria nodicaulis* є філогенетично більш спорідненими, ніж, наприклад, *Gongolaria nodicaulis* і *Gongolaria baccata*, які за оцінками Silberfeld et al. (2010) дивергували приблизно 10 млн р. т., тобто вже після закриття східного тетіанського морського шляху (Bialik et al., 2019). Більш того – біологія цього виду підтверджує малоймовірність таких сценаріїв. Період росту та розмноження *Gongolaria rayssiae* припадає на зимово-весняний сезон, тоді як у спекотні літні місяці водорість переходить у період спокою (Mulas et al. 2019). Такі сезонні ритми відповідають помірній зоні і не підтримують тропічне походження цього виду, хоча сезонність розвитку спостерігається і серед тропічних видів.

Третім сценарієм гіпотетичного розвитку подій може бути міграція левантійського ендеміка *Gongolaria rayssiae* до Індійсько-Тихоокеанського регіону. Тоді цей випадок був би рідкісним прикладом антилесепсівської міграції. Однак наразі відомо лише кілька прикладів антилесепсівських мігрантів (при чому жоден з них не є макроводорістю) (Golani et al., 2002), що робить цей останній сценарій дуже малоймовірним (Mulas et al., 2020).

Підсумовуючи, зазначимо, що усі можливі гіпотетичні сценарії для пояснення позасередземноморських знахідок не підтверджені жодними доказами. Наведений вище аналіз дозволяє висловити припущення, що повідомлення про знахідки *Gongolaria rayssiae* у Перській затоці та Червоному морі скоріше за все базуються на помилковій ідентифікації.

Всі дані вказують на те, що вид є унікальним прикладом левантійського ендемізму (Mulas et al., 2020). Вид вимагає особливої уваги і охорони через його обмежений ареал та зростаючий тиск негативних факторів, таких як надмірне виїдання рибами та морськими їжаками, забруднення, глобальне потепління та урбанізація.

Таким чином, за результатами наших досліджень, з урахуванням нових таксономічних змін та наявних даних з філогенії роду переглянуті уявлення про біогеографію роду *Cystoseira* s.l. в Середземноморському басейні. Показано, що розділення на окремі роди, ймовірно, відбулося ще в Атлантиці до Мессінської кризи солоності, а заселення Середземного моря представниками *Ericaria*, *Gongolaria* та *Cystoseira* s.s відбувалося незалежно один від одного.

Заселення цистозір у Чорне море могло відбуватися декілька разів відповідно до чергування його трансгресивних і регресивних фаз. Відповідно до даних стратиграфії, останнє проникнення у Чорне море, ймовірно, відбулося близько 7,5 тис. р.т, а в Азовське – приблизно 3-4 тис. р.т. Внаслідок медитеранізації Чорного моря можна очікувати подальше просування інших середземноморських таксонів.

Серед двох досліджених ендемічних «цистозір» лише для *Gongolaria rayssiae* підтверджений видовий статус. Враховуючи, що вид є достатньо древнім і чітко відокремленим від інших таксонів, його ендемізм, ймовірно, пояснюється скороченням ареалу, а не виникненням у Левантійському басейні. У випадку із ендемічною формою *Ericaria crinita* f. *bosphorica*, навпаки – маємо справу із таксоном, що за дослідженими мітохондріальними маркерами є конспецифічним із Середземноморськими таксонами. Це підтверджує, що таксон

сформувався відносно нещодавно і відокремився внаслідок ефекту «пляшкового горла» після формування сучасного басейну Чорного моря приблизно 6-8 тис. р.т. Цього часу недостатньо для формування виду, але виникнення форми робить цей таксон цікавим для вивчення видоутворення у цистозір *in situ*.

Матеріали розділу 7 опубліковані у: Sadogurska et al., 2021a, Mulas et al., 2020, Sadogurskiy et al., 2020 (Додаток А).

РОЗДІЛ 8

УГРУПОВАННЯ *CYSTOSEIRA* S.L. В АКВАТОРІЇ ДЖАРИЛГАЦЬКОГО НАЦІОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКУ

Угрупування морських бурих водоростей з роду *Cystoseira* s.l. є ключовими в морях Середземноморського басейну. Зокрема, ці водорості створюють основу найбільш продуктивних і різноманітних за складом угруповань бентосу і перифітону в прибережних акваторіях Чорного моря (Сабурин, 2004). Через комплекс факторів (евтрофікація, трансформація біотопів, зміна клімату, інвазії) цистозірові зарості скорочуються або взагалі зникають у багатьох районах Середземноморського басейну. Ці процеси спостерігаються і в Чорному морі (Дикий, 2007; Сабурин, 2004; Еременко, 2001; Ткаченко, 2004). Ще до середини ХХ століття цистозіри були наймасовішими видами водоростей уздовж всього сучасного узбережжя України (Погребняк, 1965). Через інтенсивну евтрофікацію до кінця ХХ століття на всіх прибережних морських ділянках північно-західної частині Чорного моря (ПЗЧМ) цистозіра зникла повністю (Ткаченко, 2004; Еременко, 2001; Миничева и др., 2013).

Проте в останні 20 років у ПЗЧМ спостерігається тенденція до стійкої де-евтрофікації, і як наслідок – до відновлення угруповань макрофітів (Миничева и др., 2013). Зокрема, одним із прикладів є відновлення популяції *Gongolaria barbata* в Тилігульському лимані (Миничева и др., 2012), яка донині була єдиною відомою стабільною популяцією цистозір у ПЗЧМ. Численні дослідження інших ділянок ПЗЧМ досі свідчать про відсутність угруповань цистозір у Дунайсько-Дніпровському районі. Варто відмітити, що відомі окремі знахідки *Gongolaria barbata* з акваторії біля о. Зміїного (Соляник, 1959; Зайцев и др., 1999; Ткаченко, 2005, 2008; Ткаченко, Ковтун, 2014), але переважно у вигляді поодиноких таломів. Нещодавні дослідження макрофітобентосу Ягорлицької та Тендрівської заток, де цистозіри траплялися до 60-х рр. ХХ ст. (Погребняк, 1965), також підтвердили їхню відсутність (Миничева и др., 2016; Королєсова, 2017).

В Каркінітській затоці наразі угруповання цистозірів є характерними лише для її південної частини (уздовж кримського узбережжя) (Sadogurska, 2017), де наявні тверді субстрати. Водночас, в середині 60-х рр. *Gongolaria barbata* була відмічена у вигляді неприкріплених таломів у Джарилгацькій затоці (Калугина и др., 1967). Наявність в цій акваторії таломів неприкріпленої цистозіри підтверджено і Ф.П. Ткаченком за зборами 1995-1997 рр. (Ткаченко, 2003). Тоді ж він вперше вказує для Джарилгацької затоки прикріплену форму *G. barbata*, відзначаючи, що вона реєструється тільки на хвилерізі підхідного каналу Скадовського порту. Пізніше окремі таломи *Gongolaria barbata* були виявлені і в західній частині цієї затоки (Скребовська, Шапошникова, 2016)

Знахідки прикріпленої *Gongolaria barbata* у Джарилгацькій затоці важливі, насамперед через те, що поза межами Кримського півострова у ПЗЧМ це друге після Тилігульського лиману задокументоване місцезростання цистозірів і єдине відоме місцезростання саме неприкріпленої форми, яка потребує окремого дослідження. Також обидва локалітети важливі для збереження та подальшого відновлення популяцій цистозірів і відповідних оселищ у ПЗЧМ.

У зв'язку з цим одним з наших завдань стало дослідження видового складу і структури, а також обґрунтування екологічної цінності угруповань *Gongolaria barbata* в акваторії Джарилгацької затоки (Sadogurska, 2019).

Завдяки розмаїттю природних умов, о. Джарилгач і відокремлена ним однойменна затока в 1995 р. увійшли до переліку водно-болотних угідь міжнародного значення за Рамсарською конвенцією. У 2009 р. був створений Національний природний парк «Джарилгацький», до якого увійшли о. Джарилгач, материкові ділянки вздовж північного узбережжя Джарилгацької затоки, а також 2469 гектарів морської акваторії (вузька смуга вздовж північної частини острова) (Дубина та ін., 2012).

Джарилгацька затока характеризується переважанням м'яких рухливих ґрунтів, на яких розвиваються угруповання морських трав, харових водоростей і

неприкріпленої філофори (Калугина и др., 1967; 1993). Однак, під час попереднього обстеження акваторії в 2016 р. в районі коси Глибокої на фрагментах гідротехнічних споруд (бетонні конструкції, залізні палі, дерев'яні уламки) було зареєстровано зарості *Gongolaria barbata* (Садогурська, 2017б). Це перша знахідка угруповань цистозіри безпосередньо в морській акваторії, що прилягає до центральної частини о. Джарилгач.

Спеціальне обстеження 2017 р. показало, що угруповання *Gongolaria barbata* – *Codium vermilara* + *Laurencia coronopus*, що має загальне проективне покриття (ПП) 70-90%, розвивається в субліторалі на глибині 0,5-2,5 м на антропогенному твердому субстраті (рис. 8.1); його площа сягає 100 м² (Sadogurska, 2019). На горизонтальних і вертикальних поверхнях бетонних блоків *Gongolaria barbata* при довжині таломів 0,5-0,8 м має ПП 30-50%, тоді як частка ПП *Codium vermilara* (Olivi) Delle Chiaje складає 20-25%, а частка *Laurencia coronopus* J. Agardh – 10-15%. На вертикальних поверхнях ПП цистозіри зменшується, а частка ПП кодіума навпаки зростає. Крім того, досить помітну роль у формуванні рослинного покриву відіграють *Palisada thuyoides* (Kütz.) Cassano, Senties, Gil-Rodríguez & M.T. Fujii, *Callithamnion granulatum* (Ducluz.) C. Agardh, а також деякі види роду *Ceramium* Roth. (Додаток Д).

На горизонтальних поверхнях затоплених залізних палей (діаметр до 0,4 м) переважає *Codium vermilara* (ПП 20-30%), частки цистозіри і *Laurencia coronopus* набагато менші (ПП 15-20% і 5-10% відп.). У той же час на уламках затопленого дерев'яного човна (розміри якого становлять 5х2,5 м), розташованого на глибині 1 м, ПП цистозіри сягає 15-30%, частка *Codium vermilara* значно нижча (ПП – 1-5%), а в другому ярусі переважає *Laurencia coronopus* при досить помітній участі *Cladophora sericea* (Huds.) Kütz. (Sadogurska, 2019).

Повсюдно таломи цистозіри густо вкриті епіфітами. У основи таломів це переважно кіркові водорості *Peyssonnelia dubyi* P.Crouan et H.Crouan і *Pneophyllum confervicola* (Kütz.) Y.M. Chamb. На гілках, особливо на їх дистальних частинах, рясно розвиваються сферичні таломи *Corynophlaea umbellata*

(С. Agardh) Kütz., нитчасті *Colaconema daviesii* (Dillwyn) Stegenga, *Feldmannia irregularis* (Kütz.) Hamel, *Cladophoropsis membranacea* (Bang ex С. Agardh) Børgesen (включений до Червоної книги України – ЧКУ) (Дідух, 2009). Рідше в епіфітоні зустрічаються *Ulva linza* L. і *Myrionema seriatum* (Reinke) Kylin. Твердий субстрат під шаром водоростей вкритий двостулковими молюсками *Mytilaster* sp., блакитними губками *Disidea* sp. та актиніями; в той же час окремий ярус кіркових макроводоростей не виражений.



Рис. 8.1 Угрупування *Gongolaria barbata* – *Codium vermilara* + *Laurencia coronopus* в акваторії Джарилгацької затоки, глибина 1,5 м (серпень 2020).

На вертикальних поверхнях залізних паль таломи кодіума, що найчастіше мають форму практично правильних півсфер, формують густий покрив, який зі збільшенням глибини до 2 м трансформується в монодомінантне угруповання *Codium vermilara* з ПП до 80-100% (рис . 8.2). Ближче до поверхні води, між таломами кодіума, трапляються *Laurencia coronopus* і зелені нитчасті водорості *Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kützing та *Cladophora sericea*.

Codium vermilara – рідкісний вид макроводоростей, включений до Червоної книги України (Дідух, 2009). Для нього характерним є поширення на глибинах 5-15 м (у Середземному морі – до 30 м) (Зинова, 1967, Ricart et al., 2018). Однак біля берегів о. Джарилгач верхня межа поширення кодіума становить лише 0,2 м від поверхні води (Sadogurska, 2019).



Рис. 8.2 Монодомінантне угруповання *Codium vermilara* в акваторії Джарилгацької затоки, глибина 2 м (серпень 2020).

Наскільки нам відомо, для Чорного моря таке раніше не відзначалося, хоча вивчення багаторічних змін прибережних екосистем в Середземному морі зафіксувало зменшення глибини поширення цього виду (Ricart et al., 2018). Виявлення кодіума на такій глибині, який до того ж формує моноценоз, є унікальним для ПЗЧМ. Складно виділити фактор або групу факторів, що обумовлюють просування кодіума в бік мілководь. Можливо, це зниження гідродинаміки в умовах майже замкнутої затоки в порівнянні з відкритими берегами, де він зазвичай зростає. Зразки кодіума, незважаючи ні нетиповий біотоп, відповідають діагнозу виду, включаючи такі важливі діагностичні ознаки, як будова утрікула (рис. 8.3).

Загалом в обстеженому районі нами виявлено 30 видів водоростей-макрофітів, що належать до трьох відділів: *Rhodophyta* – 16 видів, *Chlorophyta* – 8, *Ochrophyta (Phaeophyceae)* – 6 (Додаток Д). Всі вони відзначені в складі цистозірового угруповання, тоді як в угрупованні кодіуму відмічені лише 10 видів, що становить 33% загального списку видів (Садогурська, 2018б).

В цілому за кількістю видів переважають представники *Rhodophyta* (53%), а частка *Chlorophyta* сягає 27%. У минулому в Джарилгацькій затоці *Chlorophyta* були менш поширені (Морозова-Водяницкая, 1936б; Калугина и др., 1967), але вже з початку 90-х рр. ХХ ст. їх роль істотно зростає, що, на думку низки авторів, обумовлено евтрофікацією і розпрісненням вод (Ткаченко, 2003; Скребовская, Шапошникова, 2016).



Рис. 8.3. *Codium vermilara* (Olivi) Delle Chiaje з акваторії Джарилгацької затоки: А – загальний вигляд талому; Б – кінцеві гілочки талому; В – утрікул (Об. $\times 40$, Ок. $\times 7$): ключові таксономічні ознаки виду – булавовидна форма і округла верхівка утрікула, місце прикріплення волоска розташоване ближче до вершини утрікула (вказано стрілкою).

Водночас сапробіологічний аналіз виявленої альгофлори свідчить про її виражений олігосапробний характер (олігосапроби – 63%, мезосапроби – 24% і полісапроби – 13%). Це, а також той факт, що всі доміанти виявлених угруповань (*Gongolaria barbata*, *Codium vermilara*, *Laurencia coronopus*, *Palisada thuyoides*) є багаторічними олігосапробами, навпаки свідчить про відносно невисокий рівень евтрофікації вод. Взагалі угруповання цистозіри і кодіума досить чутливі до підвищення трофності середовища, яке призводить до їх скорочення і зникнення. Виявлення угруповань цистозіри і кодіума може свідчити

про покращення екологічного стану морського середовища в Джарилгацькій затоці в порівнянні із результатами попередніх досліджень (Ткаченко, 2003).

В макроальгофлорі домінують морські водорості (63%), частка солоновато-водно-морських становить 30%, а солоноватоводних – лише 7% (2 види). З огляду на те, що коротковегетуюча компонента фітоценозу (однорічні, сезонні літні та сезонні зимові види) найбільш вразлива до впливу короткострокових і епізодичних змін навколишнього середовища (в т.ч. коливань солоності), важливим є аналіз найбільш стабільної, багаторічної, компоненти. В нашому випадку всі багаторічні види, виявлені в фітоценозах цистозіри, відносяться до морської групи, що може свідчити про незначний вплив прісноводного материкового стоку на макрофітобентос і макроперіфітон обстеженої акваторії.

Загалом в альгофлорі домінують коротковегетуючі водорості (80%), серед яких переважають однорічні види (53%), трохи менше – сезонних літніх видів (24%), і лише 1 сезонний зимовий вид (3%). Частка багаторічних видів виявилася значно меншою – 20%, однак саме вони домінують за біомасою.

Майже 40% виявлених нами макроводоростей за О.А. Калугіною-Гутник за траплянням належать до категорії рідкісних (Калугина-Гутник, 1975). Раритетна фракція налічує вісім видів (Додаток Д). Сім видів занесені до ЧКУ: *Codium vermilara*, *Cladophoropsis membranacea*, *Stilophora tenella* (Esper) P.C. Silva, *Chroodactylon ornatum* (C. Agardh) Basson, *Laurencia coronopus*, *Callithamnion granulatum* і *Cladostephus hirsutus* (L.) Boudouresque & M. Perret-Boudouresque (Садогурська, 2018в). При цьому, кількісні показники більшості з цих видів в обстеженій акваторії досить високі, а *Codium vermilara* і *Laurencia coronopus* взагалі є домінантами разом із *Gongolaria barbata*. Останній вид включений до Червоної книги Чорного моря, як ценозоутворюючий, що знаходиться під загрозою зникнення (Dumont, 1999). Угруповання макрофітів формують основу біотопів, що підлягають особливій охороні згідно з Оселищною директивою ЄС (Habitats Directive 92/43 / ЕЕС; код 1170 – Рифи) та Бернською конвенцією, як частина біотопу «А3. Infralittoral rock and other hard substrata» (European Commission, 2007; Revised Annex, 2014).

Для альгофлори Джарилгацької затоки вперше вказані 11 видів макроводоростей (три занесені до ЧКУ, а сім – належать до категорії рідкісних) (Додаток Д). Це істотно розширює уявлення про рівень біорізноманіття заповідного об'єкту і вносить уточнення для регіону в цілому. Порівняння власних результатів з літературними даними про фітобентос затоки свідчить, що виявлене цистозірове угруповання грає роль своєрідного природного депо фіторізноманіття. Багато макроводоростей, в тому числі і рідкісних, розвиваються саме в епіфітоні цистозіри, а деякі – майже виключно в ньому. Певною мірою саме цим пояснюється той факт, що понад десять макрофітів вперше вказані нами для альгофлори Джарилгацької затоки.

Виявлення угруповань цистозіри і кодіума свідчить про поліпшення екологічного стану морського середовища в Джарилгацькій затоці і підтверджує тезу про поступову деєфтрофікацію вод в ПЗЧМ (Миничева и др., 2013).

Таким чином, формування угруповань макроводоростей в районі, де домінують рухливі піщані ґрунти, відбувається локально на антропогенному твердому субстраті. Тому вважаємо, що основним фактором, який нині лімітує їх розвиток в цьому районі, є відсутність відповідних ґрунтів. Для оптимізації охорони і для відтворення угруповань макрофітобентосу і макроперіфітону ми рекомендуємо збільшити площу заповідної акваторії Джарилгацького НПП (за рахунок включення всієї затоки до його складу) та розглянути доцільність створення в ній окремих ділянок штучних рифів. Реалізації цих заходів повинні передувати спеціальні комплексні дослідження із залученням фахівців різного профілю.

Отже, в результаті гідроботанічного дослідження, проведеного в морській акваторії Джарилгацької НПП, встановлено, що макроскопічний рослинний покрив представлений полідомінантним угрупованням *Gongolaria barbata* – *Codium vermilara* + *Laurencia coronopus* з ПП 70-90% і монодомінантним угрупованням *Codium vermilara* з ПП 80-100%. Це перша знахідка угруповань цистозіри і кодіума в субліторалі морської акваторії, що безпосередньо примикає

до центральної частини о. Джарилгач. Показано, що вони розвиваються в інтервалі глибин 0,5-2,5 м на твердих субстратах антропогенного походження загальною площею близько 100 м². В них виявлено 30 видів макроводоростей: *Rhodophyta* – 16 видів (53%), *Chlorophyta* – 8 (27%), *Ochrophyta (Phaeophyceae)* – 6 (20%). Це становить майже третину видів, зазначених на даний момент для Джарилгацької затоки. В цілому, альгофлора обстеженого району має виражений олігосапробний характер; за галобністю домінують морські види; до категорії рідкісних відноситься близько половини ідентифікованих видів.

Раритетна фракція включає вісім видів макрофітів (сім занесені до ЧКУ, один – до Червоної книги Чорного моря). Біотоп, основу якого формують угруповання макрофітів, охороняється в рамках Оселищної директиви ЄС та Бернської конвенції (Садогурська, 2017в). Асоціація *Gongolaria barbata* – *Codium vermilara* + *Laurencia coronopus*, вперше описана для узбережжя України, потребує особливої охорони, зокрема, за рахунок розширення заповідної акваторії Джарилгацького НПП, а також в рамках створення Смарагдової мережі України.

Матеріали розділу 8 опубліковані у: Садогурська, 2017б,в; 2018б,в; Sadogurska, 2019 (Додаток А).

РОЗДІЛ 9

МЕТОДОЛОГІЧНІ ЗАСАДИ ОХОРОНИ ТАКСОНІВ РОДУ

CYSTOSEIRA S.L. ТА ПИТАННЯ ЇХ ЗБЕРЕЖЕННЯ

У ПІВНІЧНІЙ ЧАСТИНІ ЧОРНОГО МОРЯ

9.1 Підходи до охорони угруповань *Cystoseira* s.l. в Чорному та Середземному морях

Збереження біологічного різноманіття в останні десятиліття набуває особливого значення через негативні наслідки антропогенного навантаження.

Зникнення популяцій цистозір є характерним явищем останніх десятиліть у всьому басейні Середземного моря (Falace et al., 2010; Thibaut et al., 2015). З 2010 року нова поправка Додатку II Барселонської Конвенції (Convention for the Protection of the Mediterranean Sea Against Pollution (Barcelona Convention), 1976) включає всіх представників роду *Cystoseira* s.l. (крім *C. compressa*) у Середземному морі, як види, що знаходяться під загрозою зникнення (Convention, 1976). Крім того, всі види цистозір, як складова частина оселища «1170 Reefs», також підпадають під охорону Оселищної Директиви Європейського Союзу (Habitats Directive) (European Commission, 2007; Council Directive 92/43/EEC, 1992). В ЄС великі зусилля спрямовуються на покращення якості морської води та збереження екосистем за рахунок впровадження Водної рамкової директиви (Water Framework Directive) та Рамкової директиви про морську стратегію (Marine Strategy Framework Directive) (Directive 2008/56/EC, 2008; Directive 2000/60/EC, 2000). В цьому контексті види роду *Cystoseira* s.l. використовуються як індикатори доброї якості морської води (Ballesteros et al., 2007), що актуально і для України в рамках процесу євроінтеграції та імплементації європейського законодавства.

В Чорному морі види роду *Cystoseira* s.l. (як *Cystoseira barbata* та *Cystoseira crinita*) були включені до попереднього Червоного списку Чорного моря (Black Sea Red Data List, 1997), на основі якого в 1999 році була видана

Червона книга Чорного моря (Dumont, 1999). Крім того, цистозіри, як зникаючі види, включені до Протоколу щодо збереження біорізноманіття та ландшафтів Чорного моря (доповнення до Конвенції про захист Чорного моря від забруднення), який Україна ратифікувала у 2007 році (The Black Sea..., 2002).

Що стосується національного рівня охорони, то до останнього часу в Україні взагалі не існувало жодного законодавчого підґрунтя, яке б забезпечувало охорону угруповань морського фітобентосу, зокрема і цистозір. Деякі види макрофітів включені до Червоної книги України (Дідух, 2009). Однак цистозіри та інші морські ценозоутворюючі види макрофітів не увійшли до останнього видання Червоної книги України. Таке рішення обґрунтовували тим, що види є масовими, не беручи до уваги різке скорочення ареалів, а подекуди і остаточне зникнення цих видів. По суті така ситуація практично унеможлиблює впровадження ефективних заходів зі збереження та охорони морського макрофітобентосу. Логічним рішенням в цьому випадку виглядає охорона цистозір не як окремих видів, а на рівні фітоценозів, наприклад, у рамках Зеленої книги України. Однак морські рослинні угруповання не були включені до Зеленої книги як в 2009 році, так і при останній її редакції. Водночас, необхідність включення морських рослинних угруповань до переліку рідкісних і таких, що потребують охорони в Україні, не раз підкреслювалася вченими, що займаються питаннями збереження морського макрофітобентосу (Садогурський та ін., 2016).

Останніми десятиліттями все більшої актуальності набуває підхід до збереження біорізноманіття в рамках охорони оселищ, з якими види нерозривно зв'язані екологічно та філогенетично. Такий підхід, як зазначалося вище, широко застосовується в країнах ЄС (наприклад – підходи Оселищної Директиви). Раніше відзначалося, що перехід до законодавчої охорони на основі біотопічної (оселищної) концепції, враховуючи ряд факторів, може бути більш вдалим рішенням так само і для морських угруповань (Садогурський та ін., 2016).

В Чорному морі цистозіри – ключові види, які є невід’ємною частиною прибережних морських екосистем, адже вони формують оселище для багатьох організмів. Саме тому не дуже коректно розглядати їхню охорону не тільки на рівні виду, але й відірвано від охорони інших морських оселищ. Враховуючи це, нижче розглянемо загальний процес включення морських акваторій у Смарагдову мережу України.

9.2 Смарагдова мережа в Україні як інструмент охорони угруповань *Cystoseira* s.l. та інших морських оселищ

Фітоценози цистозіри за класифікацією EUNIS входять до типу «A3 - Infralittoral rock and other hard substrata», що підлягає особливій охороні в рамках Бернської конвенції і потребує уваги при створенні переліку об’єктів Смарагдової мережі (Куземко та ін., 2017; Convention, 1979). Україна приєдналася до Бернської конвенції ще у 1996 році, але лише після ревізії Додатку I Резолюції 4, що відбулася у 2014 році, чорноморські цистозірові фітоценози були відмічені як окремі типи морських оселищ, які потребують особливої охорони: «A3.23A – Mediterranean and Pontic Association with *Cystoseira crinita*» та «A3.23M – Pontic association with *Cystoseira barbata* and *Ulva rigida*» (Revised Annex, 2014; EUNIS, 2012; Садогурська, 2018a). Наразі в Україні розробляється національне законодавство щодо Смарагдової мережі та підготовлений проект Закону «Про території Смарагдової мережі», який повинен бути прийнятим вже найближчим часом (Про території., 2020). Таким чином, одним із реальних механізмів охорони угруповань цистозіри та інших морських біотопів, що базується на оселищному підході і має під собою нормативно-правове підґрунтя, буде включення морських акваторій до Смарагдової мережі України, як частини загальноєвропейської мережі (Садогурська, 2017в; Василюк та ін., 2019а, 2020).

У 2015-2016 роках пройшов перший тур біогеографічних семінарів з оцінки достатності мережі Емеральд (Смарагдової мережі) України для збереження видів і оселищ із Резолюцій №4 та №6 Бернської конвенції. До першого туру

біогеографічних семінарів, Україна підійшла, подавши до Ради Європи пропозиції щодо включення до Мережі 169 територій (Полянська та ін., 2017). Абсолютна більшість цих територій представляли собою вже існуючі об'єкти ПЗФ, хоча на початку формування мережі експертами було чітко продемонстровано, що включення до Мережі лише основних природоохоронних територій не буде достатнім для задоволення вимог побудови мережі Емеральд (Полянська та ін., 2017). Варто зауважити, що першопочатково процес розробки Мережі проходив непрозоро, більш того – до нього не були залучені необхідні фахівці. Біогеографічні семінари, по суті, стали першою можливістю для широкого кола науковців та експертів долучитися до розробки та вдосконалення Смарагдової мережі в Україні, в тому числі – до обґрунтування включення акваторій Чорного та Азовського морів до складу мережі.

6-8 вересня 2016 року в Києві відбувся біогеографічний семінар з оцінки достатності мережі Емеральд для охорони видів тварин (крім птахів), рослин та типів оселищ з Резолюцій №4 та №6 Бернської конвенції (Council of Europe, 2016c). Під час цього семінару було наголошено, що спроектована Мережа має неповний характер (Василюк та ін., 2020).

Зокрема, нами був проведений аналіз репрезентативності Мережі для охорони морських оселищ (категорія А за класифікацією EUNIS). Виявлено, що Мережа містить значні недоліки щодо охорони не тільки угруповань цистозіри (що входять до типу А3), але й практично всіх типів морських оселищ.

Наприклад, відповідно до карти, наданій для обговорення, цистозірові угруповання (у складі оселища типу «А3 - Infralittoral rock and other hard substrata»), були представлені у наступних 12 об'єктах (Council of Europe, 2016a,d) (рис. 9.1):

- UA0000007 Mys Martian NR
- UA0000008 Karadazkyi NR
- UA0000009 Opukskyi NR (затверджений об'єкт не включає морську акваторію)
- UA0000022 Kazantypskyi NR (не включає морську акваторію)
- UA0000128 Bilohirskyi (акваторія – до 200 м. від берега)

- UA0000129 Karalarskyi (не включає морську акваторію)
- UA0000132 Baidarskyi ta Mys Aia (не включає морську акваторію)
- UA0000148 Chornomorski Delfiny (включає лише глибоководну частину моря)
- UA0000200 Aiu-Dah (акваторія – до 200 м від берега)
- UA0000201 Ak-Monaiskyi Steppe (акваторія – до 50 м від берега)
- UA0000204 Mehanom (акваторія – до 100 м від берега)
- UA0000155 Tere-Oba

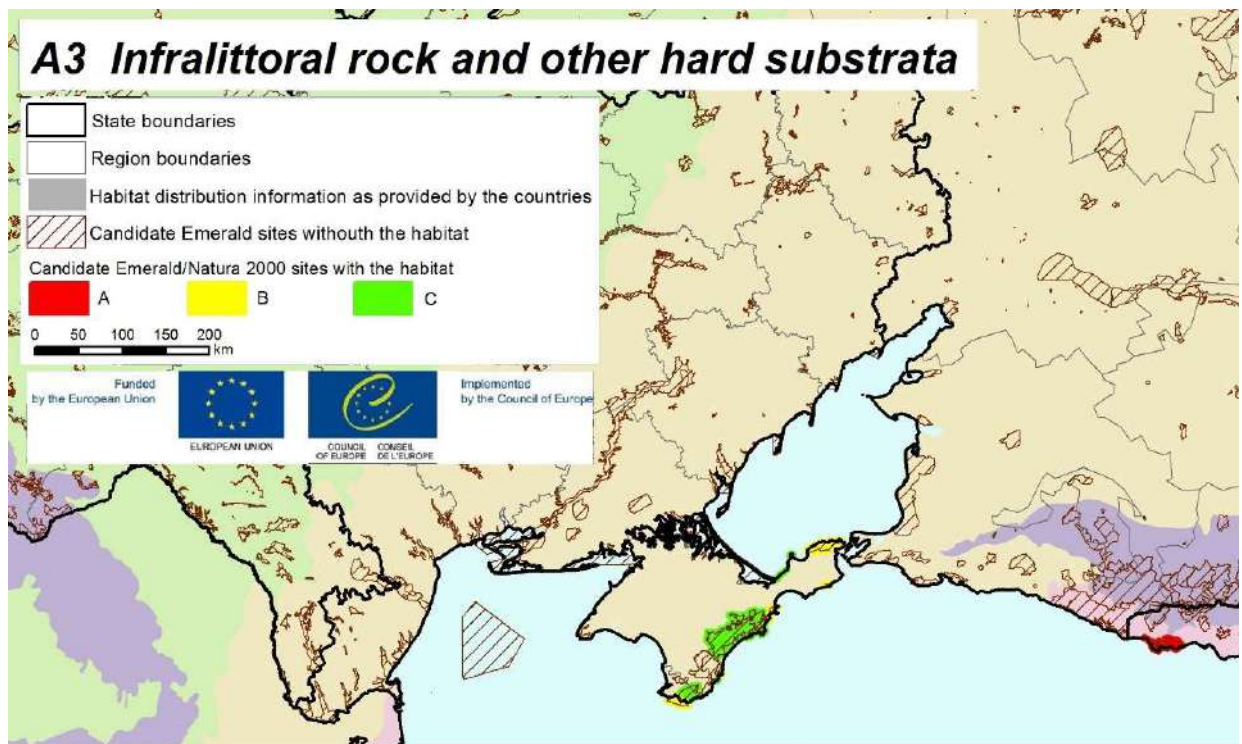


Рис. 9.1 Карта поширення оселища А3 в межах існуючих об’єктів Смарагдової мережі (станом на 2016 рік), опублікована для обговорення на першому біогеографічному семінарі (Council of Europe, 2016d).

Детальний аналіз карт показав, що з 12 заявлених об’єктів лише 3 мають у своєму складі морську акваторію, достатню для забезпечення охорони морських оселищ типу А3 (European Environment Agency, 2020). Серед інших – 4 об’єкти включають в себе дуже вузьку смугу морської акваторії (від 50 до 200 м), один об’єкт містить у своєму складі лише глибоководну частину моря, а 4 об’єкти взагалі не мають у своєму складі морської акваторії і при цьому у всіх звітах зазначені як такі, що забезпечують охорону морських прибережних оселищ. Для цих об’єктів важливо в подальшому виключити морські біотопи з

переліку характерних оселищ, адже це створює проблеми при оцінці репрезентативності мережі.

За результатами обговорення на біогеографічному семінарі вдалося довести неефективність запропонованої офіційною делегацією Мережі по багатьох позиціях. Оселище А3 отримало оцінку «IN MOD/IN MIN» (Insufficient moderate – мережа недостатня, до неї мають бути додані нові території) разом з 30 іншими типам оселищ (українські назви оцінок подані за Полянська та ін., 2017). Серед морських оселищ це також «A1.22 Mussels and fucoids on moderately exposed shores», «A1.44 Communities of littoral caves and overhangs» (з поміткою «enlarge the sites towards the sea»), «A2.2 Littoral sand and muddy sand». Оселища типу «A2.3 Littoral mud» отримали оцінку «IN MIN» (Insufficient minor – оселища/види мають бути додані до бази даних в існуючих територіях мережі, але у додаванні нових територій немає потреби), а – «A4 Circalittoral rock and other hard substrata» – «SR» (Scientific reserve – точний висновок неможливий: потрібно провести дослідження) (Council of Europe, 2016b). Крім того, не дивлячись на заперечення громадськості та обґрунтовану аргументацію, більшість морських оселищ м'яких ґрунтів отримали оцінку «SUF» (A2.4 Littoral mixed sediments; A2.5 Coastal saltmarshes and saline reedbeds; A2.61 Seagrass beds on littoral sediments; A5 Sublittoral sediment; X02 Saline coastal lagoons; X03 Brackish coastal lagoons), хоча для них мережа так само була нерепрезентативною.

Після біогеографічного семінару в 2016 році і першого кола оцінки репрезентативності мережі, стало очевидно, що існує нагальна потреба науково обґрунтувати включення до Смарагдової мережі нових морських об'єктів. Ці пропозиції повинні базуватися на принципах створення природоохоронних морських об'єктів, які вже були озвучені раніше на основі багаторічних моніторингових досліджень. Зокрема, важливо враховувати, що в береговій зоні існує нерозривна структурно-функціональна взаємозалежність між морськими та суходільними приморськими біотопами, тому до мережі варто включати лише цілісні територіально-аквальні комплекси (Садогурский и др., 2009). При цьому, враховуючи властивості водного середовища, міграції гідробіонтів та

особливості сучасного вертикального розподілу макрофітобентосу, мережа природоохоронних морських акваторій повинна бути нерозривною, а її межа має проходити не ближче, ніж 1 км від берега (Садогурский и др., 2017).

Прикладом такого комплексного об'єкту може бути поданий разом з іншими експертами об'єкт «UA0000377 Kerch Peninsula» (231363,7 га) (Василюк та ін., 2019б). Об'єкт офіційно прийнятий Секретаріатом Бернської конвенції у грудні 2019 року і включає в себе суходільні степові ділянки Керченського півострова, а також найбільш цінні морські акваторії, що важливі для охорони птахів, китоподібних та морських оселищ (Standing Committee, 2019).

Однак, навіть із новим великим об'єктом на Керченському півострові, наявні об'єкти за грубою оцінкою репрезентують не більше 20% оселища АЗ, яке є ключовим для екосистем Чорного та Азовського морів. Зокрема, до Смарагдової мережі майже не включені морські акваторії на заході Кримського півострова (узбережжя Тарханкутського півострова), в Керченській протоці, в південній та західній частині Кримського півострова та в Азовському морі. З урахуванням цього, однією з наших пропозицій, озвученій на робочій зустрічі в Мінприроди з оцінки достатності Смарагдової мережі (2019 р.), є розширення площ морських акваторій, зокрема, за рахунок включення до Смарагдової мережі прибережних аквальних комплексів (ПАК). ПАКи – вже існуючі об'єкти ПЗФ, гідрологічні пам'ятки природи місцевого значення, які цілеспрямовано створювалися для охорони морських екосистем і де збереглися рідкісні морські оселища у відносно незміненому вигляді. Наразі із 18 кримських ПАКів до Смарагдової мережі включено лише 7 (з них 4 – у новоствореному об'єкті «Kerch peninsula»). Ці пропозиції також були озвучені на останньому біогеографічному семінарі, який відбувся 2019 році в Мінську. У рішеннях семінару, прийнятих секретаріатом Бернської конвенції, підкреслюється необхідність включення нових ділянок акваторій Чорного та Азовського морів до Мережі, а для оселища АЗ, разом із 5 іншими морськими оселищами, знову обґрунтований статус «IN MOD», що передбачає розширення існуючої мережі (Council of Europe, 2019).

9.3. Пропозиції включення до складу Смарагдової мережі нових акваторій Чорного та Азовського морів

Враховуючи вищесказане, нами разом з іншими експертами на основі власних спостережень та даних з літературних джерел до включення у Смарагдову мережу запропоновані 16 нових об'єктів, які в майбутньому можуть забезпечити охорону угруповань цистозіри та інших морських та приморських біотопів (Борисенко та ін., 2020).

UA0000378 Saksyki. Об'єкт включає ділянки зі степовою, галофітною та псаммофітною рослинністю, а також акваторію солоного озера Сасик з прилеглою акваторією Чорного моря, де домінують піщані та мулисті ґрунти. Існуючі об'єкти ПЗФ: ландшафтний заказник місцевого значення «Сасикський». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Василюк О. В., Марущак О.Ю.

UA0000379 Donuzlavskiy. Об'єкт охоплює систему степової балки, акваторію озера Донузлав та прибережну смугу з акваторією Чорного моря шириною 1 км. Донні угруповання західної частини озера представлені фітоценозами *Stuckenia pectinata* (L.) та *Zostera marina* L., в яких також зустрічається неприкріплена форма *Gongolaria barbata* f. *repens* (Мильчакова, Александров, 1999). Існуючі об'єкти ПЗФ: ландшафтний рекреаційний парк «Донузлав»; ботанічний заказник місцевого значення «Ділянка степу на Тарханкутському півострові». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Василюк О.В., Марущак О.Ю.

UA0000380 Kyzyl-Yar. Об'єкт включає акваторію солоного озера Кизил-Яр, піщаний пересип та прилеглу морську акваторію Чорного моря, де домінують піщані та мулисті ґрунти. Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Василюк О.В., Марущак О.Ю.

UA0000381 Kerch strait. Пропонований об'єкт включає в себе акваторію Керченської протоки та територію піщаної коси (острова) Тузла. В цьому районі

домінують м'які піщані ґрунти з угрупованнями морських трав. Проте в місцях виходів вапняків та на штучних твердих субстратах формуються угруповання *Gongolaria barbata*. Зокрема – в районі м. Зміїного та м. Хроні (Садогурський и др., 2005; 2013). Існуючі об'єкти ПЗФ: гідрологічна пам'ятка природи місцевого значення «Прибережний аквальний комплекс у мису Хроні». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Садогурський С.Ю., Гольдін П.Є., Василюк О.В.

UA0000388 Marine area along the Tarkhankut Peninsula and Karadzha Lake.

Пропонований об'єкт включає в себе акваторію Чорного моря навколо Тарханкутського півострова, акваторію оз. Караджа та акумулятивний піщаний пересип, що відділяє його від моря. Угруповання видів роду *Cystoseira* s.l. формують пояс донної рослинності уздовж усього Тарханкутського півострова; на м'яких ґрунтах в закритих бухтах домінують морські трави (Маслов, 2001а; Садогурська, 2013, 2015; Sadogurska, 2017; Sadogurskiy, 2017, 2018). Існуючі об'єкти ПЗФ: ландшафтний рекреаційний парк «Атлеш» та гідрологічна пам'ятка природи місцевого значення «Прибережно-аквальний комплекс біля Джангульського зсувного узбережжя», що прилягають до території національного природного парку «Чарівна Гавань». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Садогурський С.Ю., Гольдін П.Є., Василюк О.В.

UA0000390 Dzharylhach, Jarylhach and Pans'ke lakes. Об'єкт включає в себе

дві великі степові балки, а також акваторію Ярилгацької бухти (Чорне море) та озер Джарилгач, Ярилгач і Панське. Угруповання цистозіри відмічені нами на штучних субстратах (буни) та на валунах у західній частині Ярилгацької бухти та на мисі Чорний/Кара-Бурун (с. Міжводне) у східній частині бухти. Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Василюк О. В., Марущак О.Ю.

UA0000391 Ai-Todor cape. Об'єкт включає в себе вапнякові скелі мису Ай-

Тодор з реліктовою середземноморською рослинністю та прилеглу акваторію Чорного моря зі скелею Парус. Донна морська рослинність субліторального поясу представлена фітоценозами, де домінують *Gongolaria barbata* та

Ericaria crinita f. *bosphorica* (Маслов, 1999). Існуючі об'єкти ПЗФ: комплексна пам'ятка природи місцевого значення «Мис Ай-Тодор», гідрологічна пам'ятка природи місцевого значення «Прибережний аквальний комплекс у мису Ай-Тодор». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Рифф Л.Е., Гольдін П.Є.

UA0000392 Laspi and Sarych. Пропонований об'єкт включає в себе акваторію Чорного моря: прибережну частину бухти Ласпі та ділянку біля мису Сарич. Види роду *Cystoseira* s.l. формують основу донних фітоценозів уздовж усього узбережжя даної ділянки (Мильчакова, 2003). Існуючі об'єкти ПЗФ: заповідне урочище «Скелі Ласпі», гідрологічна пам'ятка природи місцевого значення «Прибережний аквальний комплекс біля мису Сарич». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Рифф Л.Е., Марущак О.Ю.

UA0000395 Plaka cape. Об'єкт включає в себе скелясті схили мису Плака та прилеглу акваторію Чорного моря. Субліторальний пояс представлений фітоценозом цистозіри (Маслов, 2002). Існуючі об'єкти ПЗФ: гідрологічна пам'ятка природи місцевого значення «Прибережний аквальний комплекс у мису Плака», комплексна пам'ятка природи місцевого значення «Мис Плака». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С.

UA0000397 Mount Kosh-Kaya, Swan Wing and Diva rocks. Пропонований об'єкт включає природний комплекс гори Кішка з реліктовою середземноморською рослинністю, прибережні скелі Діва, Панея і Лебедине Крило, а також прибережну смугу акваторії Чорного моря. Донна морська рослинність субліторального поясу представлена фітоценозами, де домінують *Gongolaria barbata* и *Ericaria crinita* f. *bosphorica* (Маслов, 2001б). Існуючі об'єкти ПЗФ: гідрологічна пам'ятка природи місцевого значення «Прибережний аквальний комплекс у скелі Діва та гори Кішка», комплексна пам'ятка природи загальнодержавного значення «Гора Кішка». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Рифф Л.Е.

UA0000398 The Karkinit Gulf and the Bakal Spit. Об'єкт включає морську акваторію Каркінітської затоки, а також територію піщаної Бакальської коси разом із солоним Бакальським озером. В акваторії домінують м'які мулисті та піщані ґрунти; узбережжя представлено великими бухтами, косами та піщаними банками. В мілководній частині зустрічаються угруповання харових водоростей та морських трав. В акваторії бухти розташована унікальна екосистема – Мале філофорне поле, що представляє собою скупчення неприкріпленої червоної водорості *Phillophora crispa* (Hudson) P.S.Dixon (= *Ph. nervosa*) (Ткаченко и др., 2012). Існуючі об'єкти ПЗФ: регіональний ландшафтний парк «Бакальська коса»; ботанічний заказник загальнодержавного значення «Мале філофорне поле». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Садогурський С.Ю., Гольдін П.Є.

UA0000399 Soniachnohirs'ke and Malorichyns'ke. Об'єкт розташований на ділянці берега між селами Сонячногірське і Малоріченське, включаючи акваторію Чорного моря. Узбережжя між цими селами є геологічною пам'яткою природи місцевого значення, до якої примикає прибережний аквальний комплекс, що так само має природоохоронний статус. Для даного району типовими є гравійно-галькові пляжі з поодинокими розташованими великими валунами, на яких домінують угруповання *Cystoseira* s.l. (Беліч и др., 2014). Існуючі об'єкти ПЗФ: геологічна пам'ятка природи місцевого значення «Ділянка узбережжя між селом Сонячногірське та селом Малоріченське»; гідрологічна пам'ятка природи місцевого значення «Прибережний аквальний комплекс у селі Сонячногірське та селі Малоріченське». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Садогурський С.Ю., Гольдін П.Є., Беліч Т.В.

UA0000460 Western Azov. Об'єкт включає західну частину Азовського моря. Цей регіон характеризується комплексом унікальних характеристик, що визначає існування тут рідкісної біоти, включаючи деякі ендемічні види. Цистозірові угруповання досить рідкісні в Азовському морі (на відміну від Чорного). Вони були відмічені на кримському узбережжі Азовського моря (Маслов, 2004; Садогурская С.А. и др., 2006). Існуючі об'єкти ПЗФ: гідрологічна

пам'ятка природи місцевого значення «Прибережний аквальний комплекс біля Арабатської стрілки». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Василюк О.В., Гольдін П.Є., Вишнякова К.

UA0000462 Herakleyskyi. Об'єкт знаходиться на південному заході Кримського п-ва і включає в себе прибережну зону Гераклейського п-ва (в т.ч. природні комплекси мису Фіолент і околиць Балаклави), морську акваторію бухти Козача, історико-археологічний заповідник «Херсонес Таврійський» і прилеглу морську акваторію. У відкритих берегів домінує поясний тип рослинності, представлений угрупованнями *Gongolaria barbata* і *Ericaria crinita* f. *bosphorica* і червоної водорості *Phyllophora crispa*; в затоках і бухтах угруповання морських трав (Миронова и др., 2007). Існуючі об'єкти ПЗФ: гідрологічні пам'ятки природи місцевого значення «Прибережний аквальний комплекс біля мису Фіолент» та «Прибережний аквальний комплекс біля Херсонесу Таврійського», комплексна пам'ятка природи місцевого значення «Мис Фіолент», ландшафтний заказник загальнодержавного значення «Мис Фіолент», загальнозоологічний заказник загальнодержавного значення «Бухта Козача», національний заповідник «Херсонес Таврійський». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Василюк О.В., Красиленко Ю.А.

UA0000603 Канака. Об'єкт включає в себе ділянки навколо урочищ Канака і Камишли, а також прилеглу акваторію Чорного моря. В субліторалі на валунах розвивається угруповання *Ericaria crinita* f. *bosphorica* (Садогурський, 2009). Існуючі об'єкти ПЗФ: ботанічний заказник загальнодержавного значення «Канака». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Садогурський С. Ю., Рифф Л.Е.

UA0000604 Kuchuk-Lambatskyi stone chaos. Об'єкт включає в себе природні ландшафти Кучук-Ламбатського кам'яного хаосу і акваторію Кучук-Ламбатської бухти (Чорне море). В субліторалі на скелях розвиваються угруповання цистозір. Існуючі об'єкти ПЗФ: геологічна пам'ятка природи місцевого значення «Кучук-Ламбатський кам'яний хаос». Автори стандартної форми даних: Садогурська С.С., Рифф Л.Е.

Таким чином, у 13-ти пропонованих об'єктах в різні часи та різними дослідниками відмічені угруповання цистозіри, які потребують особливої уваги при подальшій розробці природоохоронних заходів (Садогурська, 2020).

Також важливо відмітити, що цистозірові угруповання (та загалом оселище А3) спорадично зустрічаються і поза межами Кримського узбережжя, що не було відображено у попередніх звітах секретаріату Бернської конвенції (Садогурська, 2020). Біотоп А3 зустрічається також в об'єктах «UA0000138 Tyligulskyi lyman» (Ткаченко, Маслов, 2014), де зберіглася ізольована популяція *Gongolaria barbata*, та «UA0000108 Dzharlygatskyi NNP», де угруповання *Gongolaria barbata* були описані нами в 2017 році (Sadogurska, 2019).

Якщо запропоновані в 2020 році об'єкти будуть включені до Смарагдової мережі України, то кількість об'єктів, де потенційно можливо забезпечити охорону угруповань цистозіри досягне 23-х. Навіть при цьому, на наш погляд, додаткові ділянки повинні бути подані до Смарагдової мережі, щоб забезпечити її репрезентативність та можливість ефективно охорони в майбутньому. Зокрема, мова йде про морські акваторії у північно-західній частині Чорного моря (наприклад – о. Зміїний), в районі Каламітської затоки (в т.ч. ПАК біля мису Лукулл), в південному та у південно-Західному Криму.

Зменшення чисельності та зникнення угруповань *Cystoseira* s.l. у багатьох регіонах Чорного моря підкреслюють необхідність їхньої охорони та відновлення популяцій. В першу чергу, це стосується рідкісних та ендемічних таксонів, таких як *Ericaria crinita* f. *bosphorica*. Враховуючи обмежений ареал таксону, а також темпи скорочення його популяцій в Чорному морі, він потребує особливої уваги при розробці природоохоронних стратегій. Зокрема, на наш погляд, доречним є включення цього таксону в регіональні та національні червоні списки, а також проведення додаткових популяційно-генетичних досліджень для подальшої розробки заходів із відновлення втрачених популяцій.

Матеріали розділу 9 опубліковані у: Садогурська, 2017в, 2018а, 2020; Куземко та ін. 2017; Борисенко та ін., 2020; Василюк та ін. 2019б; 2020 (Додаток А).

ВИСНОВКИ

У результаті комплексного дослідження таксонів роду *Cystoseira sensu lato* у Чорному морі та Левантійському басейні Середземного моря із застосуванням методів порівняльної морфології, молекулярної філогенії, фітогеографії та альгосозології виявлено представників родів *Gongolaria* Boehmer, *Ericaria* Stackhouse та *Cystoseira sensu stricto*, вирішено низку питань щодо їх сучасного видового і таксономічного різноманіття, філогенії, еколого-флористичних особливостей та поширення, обґрунтовано практичні пропозиції з охорони та збереження угруповань і оселищ, що утворені цистозірами в досліджених регіонах. Це дозволило сформулювати наступні висновки:

1. За результатами досліджень розроблені методичні аспекти консервування та обробки матеріалу, а також модифікований протокол виділення ДНК із бурих водоростей на основі фенол-хлороформного методу. Показано, що найбільший відсоток успішних ампліфікацій є характерним для маркерної послідовності *mt-spacer*, що разом із високою роздільною здатністю при порівнянні близьких видів робить цю ділянку найбільш перспективною для баркодингу цистозір.

2. Встановлено, що у Чорному морі водорості із роду *Cystoseira* s.l. представлені двома видами, які філогенетично належать до родів *Ericaria* та *Gongolaria*: *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze f. *barbata*, *Gongolaria barbata* f. *repens* (A.D. Zinova & Kalugina) S.S. Sadogurska *comb. nov.* (запропонована нова номенклатурна комбінація) та *Ericaria crinita* f. *bosphorica* (Sauvageau) S.S. Sadogurska, J. Neiva et A. Israel. Для останнього таксону, враховуючи унікальні морфологічні ознаки і географічну ізоляцію, підтверджено ендемічність для Чорного моря та запропонована нова номенклатурна комбінація.

3. Результати номенклатурно-таксономічної ревізії показали приналежність таксонів з Левантійського басейну до родів *Cystoseira* s. s. та *Gongolaria*. Підтверджено наявність видів *Cystoseira compressa* (Esper) Gerloff &

Nizamuddin і *Cystoseira foeniculacea* (Linnaeus) Greville та вперше виявлено екземпляри таксону *Cystoseira humilis* subsp. *pustulata* (Ercegović) S.S. Sadogurska et A. Israel comb. nov., для якого запропонована нова номенклатурна комбінація.

4. Для ендемічного левантійського виду *Gongolaria rayssiae* (Ramon) Molinari & Guiry описано морфологічну мінливість, що найбільш виражена між екземплярами, які зростають у субліторалі та літоралі. Уточнено уявлення про ключові морфологічні ознаки та екологічну приуроченість виду, що дозволило вдосконалити видовий діагноз. За результатами аналізу гербарних зразків, доведено, що на початку ХХ ст. в Ізраїлі також траплялися види *Gongolaria barbata* та *Ericaria barbatula* (Kützing) Molinari & Guiry, які нині можна вважати ймовірно зниклими.

5. За результатами аналізу філогенетичних даних показано, що розділення роду *Cystoseira* s.l. на окремі роди ймовірно відбулося ще в Атлантиці до Мессінської кризи солоності, а проникнення до Середземного моря і подальше розселення представників родів *Ericaria*, *Gongolaria* та *Cystoseira* s.s відбувалося незалежно одне від одного. Обґрунтоване припущення, що проникнення і розселення цистозір у Чорному морі відбувалося неодноразово услід із чергуванням його трансгресивних і регресивних фаз, а останнє проникнення у Чорне море ймовірно відбулося близько 6-7 тис.р.т., в Азовське – 3-4 тис. р.т.

6. За результатами дослідження для ендемічного левантійського таксону *Gongolaria rayssiae* підтверджено видовий статус. Показано, що його ендемізм, ймовірно, обумовлений скороченням ареалу, а не виникненням у межах саме Левантійського басейну. Встановлено, що ендемічна форма *Ericaria crinita* f. *bosphorica* за дослідженими мітохондріальними маркерами, навпаки, є конспецифічною із Середземноморськими таксонами, що вказує на відносно нещодавнє виникнення таксону, вже після формування сучасного басейну Чорного моря.

7. За результатами гідроботанічного дослідження встановлено, що рослинний покрив субліторалі з акваторії Джарилгацького НПП сформований полідомінантним угрупованням *Gongolaria barbata* – *Codium vermilara* +

Laurencia coronopus (вперше описаним для узбережжя України) і монодомінантним угрупованням *Codium vermilara*. Виявлено 30 видів макроводоростей, майже половина з них належить до категорії рідкісних; альгофлора має виражений олігосапробний характер. Результати еколого-флористичного аналізу свідчать про поліпшення екологічного стану морського середовища в Джарилгацькій затоці. Водночас зазначені угруповання підлягають особливій охороні, у зв'язку з чим рекомендовано збільшити площу заповідної акваторії НПП.

8. З метою забезпечення на національному та міжнародному рівнях охорони угруповань і біотопів, що сформовані представниками *Cystoseira* s.l., та інших прибережно-морських оселищ, обґрунтовано включення 16 нових об'єктів до структури Смарагдової мережі України. Доцільним є включення *Ericaria crinita* f. *bosphorica* в регіональні та національні червоні списки.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

- 1.Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Стуколова И.В. (2015). Сообщества бурых водорослей рода *Cystoseira* северо-восточной части Черного моря. *Вопросы современной альгологии*, 3, 2-2.
- 2.Афанасьев Д.Ф. (2004). Структура и продуктивность макрофитобентоса северо-кавказского шельфа Черного моря. (Дис. канд. биол. наук). Кубанский государственный аграрный университет, Краснодар..
- 3.Афанасьев Д.Ф. (2008). Запасы некоторых видов макрофитов на российском шельфе Черного моря: современное состояние, многолетняя динамика и анализ причин изменения. *Известия ТИНРО*, 55, 161-168.
- 4.Афанасьев Д.Ф., Корпакова И.Г. (2008). Макрофитобентос российского Азово-Черноморья. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ.
- 5.Белич Т.В., Садогурская С.А., Садогурский С.Е. (2014). Предварительные данные об альгофлоре прибрежного аквального комплекса между сёлами Солнечногорское и Малореченское (Крым). *Бюлл. ГНБС*, 113, 17–24.
- 6.Беров Д.Н. (2013). Структура на сообществата от кафяви водорасли от род *Cystoseira* и влиянието на антропогенни фактори върху тяхното разпространение. Макроводораслите като индикатор за екологичното състояние на крайбрежните морски екосистеми в Черно море. (Дис. за прид. на научна и образ. степен „доктор“). Институт по биоразнообразие и екосистемни изследвания, Българска Академия На Науките, Созопол.
- 7.Борисенко К.Б., Бронсков О.І., Бронскова О.М., Бузунко П.А., Василюк О.В., Вашеняк Ю.А., Винокуров Д.С., Вітер С.Г., Гольдін П.Є., Головка О.В., Кіш Р.Я., Коломійчук В.П., Куземко А.А., Куцоконь Ю.К., Манюк Вад.В., Марущак О.Ю., Мойсієнко І.І., Некрасова О.Д., Панченко С.М., Пархоменко В.В., Русін М.Ю., Садогурська С.С., Скоробогатов В.М., Спінова Ю.О., Чегорка П.Т., Шаповал В.В., Ширяєва Д.В. (2020). Території, що пропонуються до включення у мережу Емеральд (Смарагдову мережу) України («тіньовий список», частина 3). Чернівці: «Друк Арт». 408 с.

8. Василюк О.В., Борисенко К., Куземко А.А., Марущак О.Ю., Тестов П., Гриник Є. (2019а). *Проектування і збереження територій мережі Емеральд (Смарагдової мережі). Методичні матеріали*. Під ред. Куземко А.А., Борисенко К.А. Київ: «LAT & K», 78 с.
9. Василюк О.В., Вашеняк Ю.А., Куземко А.А., Куцоконь Ю.К., Леснік В.В., Марущак О.Ю., Мойсієнко І.І., Оскирко О.С., Садогурська С.С. (2019б). *Території, що пропонуються до включення у мережу Емеральд (Смарагдову мережу) України («тіньовий список», частина 2)*. Київ: «LAT & K».
10. Василюк О., Марущак О., Садогурська С., Куземко А., Борисенко К., Кіш Р., Куцоконь Ю., Мойсієнко І., Спінова Ю., Шаповал В., Старовойтова Т., Вітер С., Коломицев Г. *Shadow list of Emerald Network of Ukraine #3: огляд внеску українських науковців у розробку мережі Емеральд станом на 2020 рік*. (2020). Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні: Прикладні аспекти моніторингу та охорони біорізноманіття. Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 16. Т. 3). Київ; Чернівці: Друк Арт, 315–327
11. Волков Л.И. (1940). Материалы к флоре Азовского моря. *Тр. Ростов. обл. биол. общ.*, 4, 114–137.
12. Воронихин Н.Н. (1908а) Бурые водоросли (Phaeophyceae) Черного моря. I. Общая часть. *Русский ботанический журнал*, 1-2, 19-46.
13. Воронихин Н.Н. (1908б). Бурые водоросли Черного моря (окончание). *Русский ботанический журнал*, 3-4, 113-138.
14. Воронихин Н.Н. (1908в). О распределении водорослей в Черном море у Севастополя. *Тр. Императорского С.-Петербургского Общества Естествоиспытателей. Ботанический журнал*, 37(3, № 7), 181-200.
15. Вылканов А., Данов Х., Маринов Х., Владев П. (1983). Чёрное море. Сборник: Пер. с болг. Ленинград: Гидрометеоздат.
16. Габлицль К. (1785). Физическое описание Таврической области по её местоположению и всем трём царствам природы. С.-Петербург.

17. Громов В.В. (2000). Появление бурой водоросли *Cystoseira crinita* в Азовском море. Тезисы докладов научного семинара «Виды-вселенцы в европейских морях России, Мурманск, 31–32.
18. Дикий Є.О. (2007). *Сукцесії донної рослинності шельфу південно-східного Криму*. (Автореф. дисс. канд. биол. наук). Київ.
19. Димитрова-Конаклиева С. (2000). Флора на морските водорасли в България (*Rhodophyta, Phaeophyta, Chlorophyta*). София: Pensoft.
20. Дідух Я.П. (Ред.). (2009). *Червона книга України. Рослинний світ*. Київ: Глобалконсалтинг.
21. Дмитриева Р.Г., Сомов В.Д., Богданович А.К. (1959). Алкунский горизонт и его стратиграфическое значение. *Изв. АН СССР. Сер. геол.*, 8, 87–99.
22. Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Ємельянова С.М. (2012). НПП Джарилгацький. В кн.: Онищенко В.А., Андриєнко Т.Л. (Ред.). *Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.2. Національні природні парки*. Київ: Фітосоціоцентр, 230-239
23. Евстигнеева И. К. (1983). Структура цистозирово-и зостерово-лауренциевых фитоценозов в некоторых районах крымского побережья Черного моря. *Экология моря*, 12, 35-41.
24. Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. (2010). Макроводоросли перифитона и бентоса прибрежья бухты Ласпи (Крым, Чёрное море). *Экология моря*, 81, 40-49.
25. Еременко Т.И. (2001). Генезис и характерные черты современного состояния макрофитобентоса в северозападной части Черного моря. *Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія Біологія*, 3(14), 129–131.
26. Жуков Л.А. (1976). *Общая океанология*. Ленинград: Гидрометеиздат.
27. Зайцев Ю.П., Александров Б.Г., Волков С.О., Воробьева Л.В., Дятлов С.Е., Колесникова Е.А., Миничева Г.Г., Нестерова Д.А., Руснак Е.М., Синегуб И.А., Хуторной С.А. (1999). Биология прибрежных вод острова Змеиный. *Доп. НАН України*, (8), 111—114

28. Зернов С.А. (1908). Отчёт о командировке в северо-западную часть Чёрного моря для изучения фауны и собирания коллекций для Зоологического музея Академии Наук. *Ежегодник Зоол. музея Академии Наук*, XIII.
29. Зернов С.А. (1913). К вопросу об изучении жизни Черного моря. *Зап. Академии наук по физ.-мат. отд.*, XXXII.
30. Зинова А.Д. (1967). Определитель зеленых, бурых и красных водорослей Южных морей СССР. Москва-Ленинград: Наука.
31. Зинова А.Д., Калугина А.А. (1974). К систематике видов рода *Cystoseira* Ag. в Чёрном море. *Новости систематики низших растений*, 11, 116–125.
32. Калашнік К.С. (2019). Морфофункціональна організація альгосистеми «базифіт-епіфіт» північно-західної частини Чорного моря. (Дисс. канд. біол. наук). Одеса, Інститут морської біології НАН України.
33. Калугина А.А. (1969). Исследование донной растительности Чёрного моря с применением легководолазной техники. В кн.: Морские подводные исследования. Москва: Наука, 105—113.
34. Калугина-Гутник А.А. (1970). Состав и распределение донной растительности в юго-восточной части Черного моря. В кн.: Экологоморфологические исследования донных организмов. Киев, 185-202.
35. Калугина-Гутник А.А. (1975). Фитобентос Чёрного моря. Киев: Наук. думка.
36. Калугина-Гутник А.А., Евстигнеева И.К. (1993). Изменение видового состава и количественного распределения фитобентоса в Каркинитском заливе за период 1964-1986 гг. *Экология моря*, 43, 98-105.
37. Калугина-Гутник А.А., Евстигнеева И.К., Миронова Н.В. (1992). Состояние ценопопуляций *Cystoseira crinita* Vory и *C. barbata* (Good. et Wood.) Ag. (Phaeophyta) у мыса Омега Севастопольской бухты (Черное море). *Альгология*, 2(4), 73-79.
38. Калугина А.А., Куликова Н.М., Лачко О.Н. (1967). Качественный состав и количественное распределение фитобентоса в Каркинитском заливе. В кн.:

Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. Киев: Наук. думка, 112-130.

39. Ковалёва Г.В. (2019). Биостратиграфия голоценовых отложений Азовского моря по результатам диатомового анализа. *Вопр. современной альгологии*, 20, 215–219.

40. Ковтун О.А. (2012). Фитобентос Тилигульского лимана (Черное море, Украина). Экологобиологическая, морфологическая и таксономическая характеристика. Saarbrücken: LA Lambert Academic Publishing.

41. Коморін В.М., Попов Ю.І., Український В.В. (2008). Оцінка мінливості гідродинамічних характеристик північно-західного шельфу Чорного моря. *Вісник Одеського державного екологічного університету*, 5, 188-201.

42. Королєсова Д.Д. (2017). Сучасний стан макрофітобентосу Тендрівської та Ягорлицької заток Чорноморського біосферного заповідника. *Чорноморський ботанічний журнал*, 13 (4) 457-467.

43. Костенко Н.С., Дикий Є.О., Заклецький О.А. (2006а). Просторовий розподіл та зміни донної рослинності Карадазького природного заповідника. *Український ботанічний журнал*, 63 (2), 243-251.

44. Костенко Н.С., Дикий Є.О., Заклецький О.А. Марченко В.С. (2006б). *Аквально-комплексні бухти Лісьєї та півострова Меганом—перспективні об'єкти природно-заповідного фонду*. Матеріали II міжнародної конференції «Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона», Керчь: ЮгНИРО, 25-29.

45. Костенко Н.С., Дикий Е.А., Заклецкий А.А. (2008). Тенденции многолетних изменений фитоценозов «цистозирового пояса» Карадагского природного заповедника (Крым, Чёрное море). *Морской экологический журнал*, 7(3), 25-36.

46. Кравцова А.В., Мильчакова Н.А., Фронтасьева М.В. (2014). Особенности накопления микроэлементов макроводорослями рода *Cystoseira* из прибрежных акваторий Крыма (Черное море). *Экосистемы*, 10 (29), 146-158.

47. Куземко А.А., Садогурська С.С., Василюк О.В. (2017). *Тлумачний посібник оселищ Резолюції №4 Бернської конвенції, що знаходяться під загрозою і потребують спеціальних заходів охорони. Перша версія адаптованого неофіційного перекладу з англійської (третього проекту офіційної версії 2015 року)*. Київ, 124 с.
48. Лисовская О.А. (2011). Макрофитобентос верхних отделов береговой зоны российского побережья Черного моря. (Дис. канд. биол. наук). Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный университет.
49. Лисовская О.А., Никитина В.Н. (2007). Макрофитобентос кавказского побережья Черного моря в районе Туапсе и Большого Сочи. *Вестник Санкт-Петербургского университета*, 3(2), 22-33.
50. Лукашов В.В. (2009). Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. Москва: БИНОМ.
51. Маккавеева Е. Б. (1959). Биоценоз *Cystoseira barbata* Ag. (Wor.) прибрежного участка Черного моря. *Труды Севастопольской биологической станции*, 12, 168-191.
52. Мамчур А.П. (2014). Порівняльний аналіз систематичного складу міоценової флори різних палеогеографічних районів заходу України. *Наукові записки Державного природознавчого музею*, 30, 199-208.
53. Маслов И. И. (2011). Аннотированный список морского макрофитобентоса природного заповедника «Мыс Мартьян». *Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян»*, (2), 62-71.
54. Маслов И.И. (1999). Фитобентос заповедных объектов (прибрежный аквальный комплекс у мыса Ай-Тодор, Черное море, Украина). *Тез. док. II Междуна. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии»*, *Альгология*, 9(2), 85–86.
55. Маслов И.И. (2001a). Фитобентос заповедной акватории «Прибрежный аквальный комплекс у мыса Атлеш» (Черное море). *Экология моря*, 56, 30–34.

56. Маслов И.И. (2001б). Фитобентос памятника природы местного значения «Прибрежный аквальный комплекс у скалы Дива и горы Кошка». *Бюл. Никит. ботан. сада*, 83, 73–76.
57. Маслов И.И. (2002). Макрофитобентос некоторых заповедных акваторий Черного моря (Украина). *Альгология*, 12 (1), 81–95.
58. Маслов И.И. (2004). Фитобентос некоторых заповедных и естественных аквальных комплексов Азовского моря. *Труды Никит. ботан. сада*, 123, 68–75
59. Матишов Г.Г., Дюжова К.В., Ковалева Г.В., Польшин В.В. (2016). Новые данные об осадконакоплении и биостратиграфии древне- и новоазовских отложений (Азовское море). *Докл. Академии наук*, (467) 4, 463–467.
60. Мильчакова Н.А., Александров В.В. (1999). Донная растительность некоторых районов лимана Донузлав (Черное море). *Экология моря*, 49, 68–71.
61. Мильчакова Н.А., Миронова Н.В., Рябогина В.Г. (2010). Современное состояние запасов макрофитобентоса в прибрежной зоне Тарханкутского полуострова (Черное море). *Научные записки Тернопольского национального педагогического университета*, 176-179.
62. Мильчакова Н.А., Петров А.Н. (2003). Морфофункциональный анализ многолетних изменений структуры цистозировых фитоценозов (бухта Ласпи, Черное море). *Альгология*, 13 (4), 355–370.
63. Миничева Г.Г. Богатова Ю.И., Зотов А.Б. (2012). Особенности гидрохимического режима и структурно-функциональной организации автотрофного компонента Тилигульского лимана. В кн: Лиманы северо-западного Причерноморья: актуальные проблемы и пути их решения. Одесса: ТЕК, 72—75.
64. Миничева Г.Г., Зотов А. Б., Калашник Е. С. (2014). Сопоставление механизмов цветения и пожара на примере альгосистемы фитопланктон–макрофиты. *Альгология*, 24 (3), 243-249.
65. Миничева Г.Г., Тучковенко Ю.С., Большаков В.Н., Зотов А.Б., Руснак Е.М. (2013). Реакция альгосообществ северо-западной части Черного моря на локальные, региональные и глобальные факторы. *Альгология*, 23(1), 19-36.

66. Миничева Г.Г., Соколов Е.В., Швец А.В. (2016). Оценка природно-антропогенного статуса прибрежно-аквального комплекса Ягорлыцкого залива. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол.*, 3–4 (67), 74–84
67. Миронова Н.В., Мильчакова Н.А., Рябогина В.Г. (2007). Ресурсы макрофитов прибрежья Гераклеийского полуострова и особенности их многолетней динамики (Крым, Черное море). *Труды ВНИРО*, 147, 381–396.
68. Мінічева Г.Г., Цецхладзе М.С. (2021). Сучасний стан макрофітобентосу чорноморського узбережжя Грузії. *Альгологія*, 31(1), 9–24
69. Морозова-Водяницкая Н.В. (1930). Сезонная смена и миграции водорослей Новороссийской бухты. *Раб. Новрос. биол. станции*, 4.
70. Морозова-Водяницкая Н.В. (1936а). Опыт количественного учета донной растительности в Черном море. *Тр. Севастоп. биол. станции*, 5, 45-219.
71. Морозова-Водяницкая Н.В. (1936б). Фитобентос Каркинитского залива. *Тр. Севастоп. биол. станции*, 5, 219-232.
72. Морозова-Водяницкая Н.В. (1940). Эпифитизм и вегетативное размножение цистозирры (*Cystoseira barbata*) в Чёрном море. *Тр. Новоросс. биол. станции*, 3, 209-218.
73. Морозова-Водяницкая Н.В. (1959). Растительные ассоциации в Чёрном море. *Тр. Севастоп. биол. станции*, 11, 3-28.
74. Морозова-Водяницкая Н.В. (1973). О взаимоотношении водорослей в фитоценозах Черного моря. В кн. Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Ростов-на-Дону, 20-28.
75. Мурина В.В., Евстигнеева И.К., Гринцов В.А., Лисицкая Е.В., Ковригина Н.П., Чекменева Н.И., Богданова Т.А., Танковская И.Н. (2006). К изучению биоразнообразия прибрежной акватории Казантипского природного заповедника и прилегающих районов. *Сб. науч. тр. Никит. бот. сада*, 126, 295–305.
76. Набоженко М.В. (2013). Реконструкция и динамика таксоценоза двустворчатых Моллюсков (*Mollusca: Bivalvia*) Азовского моря в позднем голоцене в связи с изменением солёности. *Тр. ЗИН РАН*, 3, 182–191.

77. Наумова В.А., Евстигнеев М.П., Евстигнеев В.П. (2010). Ветро-волновые условия азово-черноморского побережья Украины. *Наук. праці Укр-НДГМІ*, 259, 263-283.
78. Павлидис Ю.А., Никифоров С.Л. (2007). *Обстановки морфолитогенеза в прибрежной зоне Мирового океана*. Москва: Наука.
79. Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. (2010). Биogeография водорослей Украины, ее особенности, проблемы и перспективы. *Альгология.*, (20)3, 253–280.
80. Переяславцева С.М. (1901). Материалы для исследования альгологической флоры Черного моря. *Дневник XI съезда рус. естествоиспытателей и врачей*, 10, с. 524.
81. Переяславцева С.М. (1910). Материалы для характеристики флоры Чёрного моря. *Зап. Импер. АН*, 25 (9), 1-39.
82. Плутенко И. (1872). Очерки кавказской флоры безцветковых. Водоросли. Записки Киевского Общества Естествоиспытателей, 3, 48-103.
83. Погребняк І.І. (1938). Морські водорості Одеського узбережжя та практичне їх використання. *Труди Одеського державного університету. Серія Біологія*, 3, 77–105.
84. Погребняк И.И. (1965). Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Чёрного моря. (Автореф. дисс. д-ра биол. наук). Одесса: Одесский государственный университет.
85. Погребняк И.И. (1969). Некоторые итоги изучения донной растительности лиманов Северо-Западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря. В кн.: Водяницкий В. А. (Ред.). *Биоокеанографические исследования южных морей*. Киев: Наукова думка, 89–93.
86. Погребняк И.И., Островчук П.П. (1976). Изучение эпифитизма в фитоценозах Черного моря. Ученые записки Пермского Государственного педагогического института, 150, 81-82.

87. Подкорытова А.В., Вафина Л.Х. (2013). Химический состав бурых водорослей Чёрного моря: род *Cystoseira*, перспектива их использования. *Труды ВНИРО. Технология переработки водных ресурсов*, 150, 100-107.
88. Полянська К.В., Борисенко К.А., Павлачик П., Василюк О.В., Марущак О.Ю., Ширяєва Д.В., Куземко А.А., Оскирко О.С., Некрасова О.Д., Куцоконь Ю.К., Балашов І.О., Винокуров Д.С., Вашеняк Ю.А., Мойсієнко І.І., Домашевський С.В., Вітер С.Г., Плига А.В., Мартинов О.В., Смірнов Н.А., Спінова Ю.О., Дятлова О.С., Романь А.М., Богомаз М.В., Безсмертна О.О. 2017. *Залучення громадськості та науковців до проектування мережі Емеральд (Смарагдової мережі) в Україні*. Під ред. Куземко А.А. Київ, 304 с.
89. Про території Смарагдової мережі. Проект Закону № 4461 від 04.12.2020 (2020). Взято з http://w1.c1.rada.gov.ua/pls/zweb2/webproc4_1?pf3511=70592 (переглянуто 01.03.2021).
90. Рейнгард Л.В. (1885). Альгологические исследования. *Зап. Новороссийского о-ва естествоиспытателей*, 9 (2), 9 с.
91. Ришави Л.А. (1879). Отчет об экскурсии в Севастопольской бухте в 1878. *Зап. Новороссийского о-ва естествоиспытателей*, 5(2), 1-19.
92. Ришави Л.А. (1890). Об изучении флоры Чёрного моря. *Протоколы заседаний ботанич. секции VIII съезда естествоиспытателей и врачей в С.-Петербурге*, 4-5.
93. Сабурин М.Ю. (2004). *Фитоценозы черноморской цистозире: структура, восстановление и перспективы использования*. (Автореф. дисс. канд. биол. наук). Москва: Московский государственный университет.
94. Садогурская С.А., Садогурский С.Е., Белич Т.В. (2006). Аннотированный список фитобентоса Казантипского природного заповедника. *Труды Никит. ботан. сада*, 126, 190–208.
95. Садогурская С.С. (2013). *Зимние штормовые выбросы макрофитов в заповедном урочище «Атлеи» (Национальный природный парк «Чарівна гавань»)*. Матеріали VIII міжнар. наук. конф. молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери», Харків, 218–219.

96. Садогурська С.С. (2015). *Морфологічна мінливість рецентакулів та повітряних пухирів чорноморських *Cystoseira barbata* та *Cystoseira crinita**. Матеріали Х міжнародної наукової конференції молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери». Харків: Харківський національний університет ім. В.Н.Каразіна, 161–162.
97. Садогурська С.С. (2016а) *Ультроструктурні відмінності поверхні гаметофітів та кори чорноморських бурих водоростей *Cystoseira crinita* та *Cystoseira barbata**. У зб.: Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології». Херсон, с. 28
98. Садогурська С.С. (2016б). *Морфологія гаметофітів чорноморських бурих водоростей *Cystoseira barbata* та *C. crinita**. Матеріали XII міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології». Львів: Львівський національний університет ім. І. Франка, 106–107.
99. Садогурська С.С. (2017а). *До питання різноманіття роду *Cystoseira* S.Agardh у північній частині Чорного моря*. Матеріали XIV з'їзду Українського ботанічного товариства. Електронний додаток до Українського ботанічного журналу. Київ: Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, с. 110
100. Садогурська С.С. (2017б). *Макрофітобентос акваторії острова Джарилгач та проблема збереження цистозірових ценозів його прибережжя*. Заповідна справа у Степовій зоні України (до 90-річчя від створення Надморських заповідників). Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 2. Т. 2). Урзуф, Київ, 207–213.
101. Садогурська С.С. (2017в). *Перспективи охорони цистозірових угруповань в рамках створення природоохоронних морських об'єктів Натура 2000 та Смарагдової мережі України*. Мережа NATURA 2000 як інноваційна система охорони рідкісних видів та оселищ в Україні. Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 1.). Київ, 204–207.
102. Садогурська С.С. (2018а). Морські біотопи. В кн. Куземко А.А., Дідух Я.П., Онищенко В.А., Шеффер Я. (Ред.). *Національний каталог біотопів України*. Київ: ФОП Клименко, 13-36.

103. Садогурська С.С. (2018б). *Макрофітобентос Джарилгацької затоки (Чорне море)*. Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології», Кирилівка, Київ: 24–25.
104. Садогурська С.С. (2018в). *Червонокнижні види в угрупованнях *Cystoseira barbata* (Stackh.) C.Agardh Джарилгацького національного природного парку*. Матеріали V Міжнародної конференції «Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин». Херсон: ФОП Вишемирський В., 124–125.
105. Садогурська С.С. (2020). *Смарагдова мережа як інструмент охорони угруповань *Cystoseira s.l.* в Україні*. Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні: Прикладні аспекти моніторингу та охорони біорізноманіття. Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 16. Т. 3). Київ; Чернівці: Друк Арт, 427–424.
106. Садогурский С.Е. (2001). Макрофітобентос мягких грунтов у мыса Зюк (Азовское море). *Бюл. Никит. бот. сада*, 84, 48–52.
107. Садогурский С.Е. (2007). К изучению макрофітобентоса у берегов Карларской степи (Крым, Азовское море). *Заповідна справа в Україні*. 13 (1–2), 46–51.
108. Садогурский С.Е. (2009). Макрофітобентос у побережья ботанического заказника «Канака»: современное состояние и пути сохранения (Черное море). *Заповідна справа в Україні*, 15(1), 31–39
109. Садогурский С.Е. (2014а). Состав и распределение макрофітобентоса у мыса Святой Троицы (Чёрное море, Крым, Украина). *Морской экологический журнал*, 13(1), 53-62.
110. Садогурский С.Е. (2014б). Макрофітобентос у берегов Осовинской степи (Азовское море–Керчен-ский пролив, Украина). *Альгология*, (24)1, 75–93.
111. Садогурский С.Е., Белич Т.В., Садогурская С.А. (2009). *К вопросу выделения территориально-аквальных элементов региональной экосети в Крыму*. Материали V Международной научно-практической конференции «Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе», Симферополь: 134-139.

112. Садогурский С.Е., Садогурская С.А. (2013). Фитобентос в районе мыса Хрони (Азовское море – Керченский пролив): современное состояние и пути сохранения. *Экосистемы, их оптимизация и охрана*, 8, 3–16.
113. Садогурский С.Е., Садогурская С.А., Белич Т.В. (2005). К изучению морского фитобентоса у Крымских берегов Керченского пролива. *Заповідна справа в Україні*, 11 (1), 5–9
114. Садогурський С.Ю., Беліч Т.В., Садогурська С.О. (2016). До питання охорони прибережно-морських біотопів. Мат-ли IV Міжнародної конференції «Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих території: реалізація природоохоронних стратегій», Київ, 42-44.
115. Садогурський С.Ю., Беліч Т.В., Садогурська С.О. (2017). Про деякі аспекти виділення структурно-функціональних елементів екомереж в береговій зоні моря. В сб: Мережа NATURA 2000 як інноваційна система охорони рідкісних видів та оселищ в Україні (15 лютого 2017 р.). Серія: «Conservation Biology in Ukraine». Київ, 1: 204–207.
116. Скребовська С.В., Шапошникова А.О. (2016). Водорості-макрофіти західної частини Джарилгацької затоки Чорного моря. *Чорноморський ботанічний журнал*, 12 (1), 72-77.
117. Соляник Г.О. (1959). Короткий нарис флори і фауни острова Зміїний. *Наук. зап. Одеськ. біол. ст.*, 1, 156-157.
118. Срединский Н.К. (1873). Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. *Записки Новороссийского общества естествоиспытателей*, 2 (1), 17-131.
119. Теюбова В.Ф. (2012). Разнообразие и экологические особенности макрофитобентоса российского сектора Черного моря. (Дис. канд. биол. наук). Краснодар: Кубан. гос. аграр. ун-т.
120. Ткаченко Ф.П. (2003). Влияние загрязненных вод оросительной системы на макрофитобентос Джарылгачского залива Черного моря. *Альгология*, 13 (2), 167-176.

121. Ткаченко Ф.П. (2004). Видовой состав водорослей-макрофитов северо-западной части Черного моря. *Альгология*, 14 (3), 277-293.
122. Ткаченко Ф.П. (2005). Водоросли-макрофиты прибрежной зоны острова Змеиный. *Вісник ОНУ. Серія Екологія*, 10 (4), 186–195.
123. Ткаченко Ф.П. (2008). Макрофітобентос прибережжя чорноморського острова Зміїний. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*, 1 (13), 84–90.
124. Ткаченко Ф.П., Ковтун, О.О. (2002). Макрофіти Тилігульського лиману Чорного моря. *Укр. ботан. журн.*, 59 (2), 184-191.
125. Ткаченко Ф.П., Ковтун О.О. (2014). Сучасний стан флори водоростей макрофітів берегової зони острова Зміїний (Чорне море). *Чорноморський ботанічний журнал*, 10 (1), 37–47.
126. Ткаченко Ф.П., Костылев Э.Ф., Третьяк И.П. (2012). Макрофитобентос Малого филофорного поля (Каркинитский залив, Черное море, Украина). *Альгология*, 22(3), 295–302
127. Ткаченко Ф.П., Маслов И.И. (2014). Эколого-биологические особенности лиманной и морской популяций *Cystoseira barbata* и морской *C. crinita* (Phaeophyta). *Альгология*, 24(3), 306–309.
128. Тоичкин А.М., Фирсов Ю.К. (2008). Морфометрические характеристики бурой водоросли *Cystoseira barbata* как показатель качества прибрежных вод Чёрного моря. *Экология моря*, 76, 54-60.
129. Тучковенко Ю.С., Матигін О.С., Чепурна В.Ю. (2020). Прогнозування штормових відгінно-нагінних коливань рівня моря в портах Одеського району північно-західної частини Чорного моря. *Український гідрометеорологічний журнал*, 25, 105-114.
130. Чепалыга А.Л. (2002) Чёрное море. В кн.: Величко А.А. (Ред.). Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. Атлас-монография «Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен – голоцен – элементы прогноза». Вып. II. Общая палеогеография. Москва: ГЕОС, 170–182.

131. Шперк Г. (1869). Очерки альгологической флоры Черного моря (в систематическом, морфологическом и физиологическом отношениях). Харьков: в Университетской типографии, V, (7).

132. Abdel-Kareem M.S.M. (2009). New algal records from the Arabian Gulf coast of Saudi Arabia. *Botany Research International*, 2 (4), 268–276.

133. Abdel-Raouf N., Al-Enazi N.M., Al-Homaidan A.A., Ibraheem, I.B.M., Al-Othman M.R. & Hatamieh A.A. (2015). Antibacterial β -amyryn isolated from *Laurencia microcladia*. *Arabian Journal of Chemistry*, 8 (1), 32–37.

134. Adl S. M., Simpson A. G., Farmer M. A., Andersen R. A., Anderson O. R., Barta, J. R., Bowser S.S, Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y, Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup O., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W., Taylor M.F.J.R (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52 (5), 399-451.

135. Agardh C.A. (1821). Species algarum rite cognitae, cum synonymis, differentiis specificis et descriptionibus succinctis. Volumen primum. Pars prima. Lundae: Ex officina Berlingiana.

136. Agardh J.G. (1842). Algae maris Mediterranei et Adriatici, observationes in diagnosin specierum et dispositionem generum. Paris: Apud Fortin, Masson et Cie.

137. Akaike, H. (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* AC-19, 716–723.

138. Albano P. G., Steger J., Bošnjak M., Dunne B., Guifarro Z., Turapova E., Hua Q., Kaufman D.S., Rilov G., Zuschin, M. (2021). Native biodiversity collapse in the eastern Mediterranean. *Proceedings of the Royal Society*, 288 (1942), Article 20202469.

139. Amico V, Giaccone G, Colombo P, Colonna P., Mannino AM, Randazzo R. (1985) Un nuovo approccio allo studio della sistematica del genere *Cystoseira* C. Agardh (*Phaeophyta, Fucales*). *Boll Accad Gioenia Sci Nat Catania.*, 18, 887–986.

140. Amico V. (1995). Marine brown algae of family *Cystoseiraceae*: chemistry and chemotaxonomy. *Phytochemistry*, 39, 1257-1279.
141. Amico V., Giaccone G., Piattelli M. & Ruberto G. (1988) Inheritance of chemical constituents in algae: tetraprenyltoluquinols of *Cystoseira elegans*×*Cystoseira algeriensis*. *Phytochemistry*, 27, 1069-1071.
142. Ariztia E. V. 1991. A new phylogeny of chromophyte algae using 16S-like rRNA sequences from *Mallomonas papillosa* (*Synurophyceae*) and *Tribonema aequale* (*Xanthophyceae*). *Journal of Phycology*, 27 (3):, 428-436.
143. Avsar, N. B., Jin, S., & Kutoglu, S. H. (2018). Interannual variations of sea surface temperature in the Black sea. IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium. IEEE, 5617-5620.
144. Aysel V. (1997). Marine flora of the Turkish Mediterranean Coast. II. Brown algae (*Phaeophyceae*). *Turkish Journal of Botany*, 21, 329-334.
145. Aysel V., Dural B., Şenkardeşler A., Erduğan H., Aysel F. (2008). Marine algae and seagrasses of Samsun (Black Sea, Turkey). *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment*, 14, 53-67.
146. Aysel V., Erduğan H., Dural-Tarakçı B. (2005). Marine Flora of Kastamonu (Black Sea, Turkey). *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment.*, 11, 179-194.
147. Badreddine A., Abboud-Abi Saab M., Gianni F., Ballesteros E.& Mangialajo L. 2018. First assessment of the ecological status in the Levant Basin: Application of the CARLIT index along the Lebanese coastline. *Ecological Indicators* 85, 37–47.
148. Balabanov I.P. (2006). Holocene sea-level changes of the Black Sea. In Yanko-Hombach V., Gilbert A.S., Panin N., Dolukhanov P.M. (Eds). *The Black Sea flood question: changes in coastline, climate and human settlement*. Springer Science & Business Media, 711–730.
149. Ballesteros E., Torras X., Pinedo S., García M., Mangialajo L., De Torres M. (2007). A new methodology based on littoral community cartography dominated by

macroalgae for the implementation of the European Water Framework Directive. *Marine pollution bulletin*, 55(1-6), 172-180.

150. Bandelt H. J., Forster P., & Röhl A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular biology and evolution*, 16(1), 37-48.

151. Bariche M. (2006). Diet of the Lessepsian fishes, *Siganus rivulatus* and *S. luridus* (Siganidae) in the eastern Mediterranean: a bibliographic analysis. *Cybium*, 30 (1), 41-49.

152. Bavaru A. (1972). Evaluari cantitative in populatiile de *Cystoseira* la tarmul romanesc al Marii Negre. *Studii si cercetri de biologie, Seria botanica* 24 (2), 95-101.

153. Bavaru A. (1980). Endémiques et reliques ponto-caspiennes de la flore algale de la Mer Noire. *Journées Études Systématiques et Biogéographies Méditerranée, Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée*, 93-94.

154. Bavaru A., Bologa A. S., Skolka H. V. (1991). A checklist of the benthic marine algae (except the diatoms) along the Romanian shore of the Black Sea. *Rev. Roum. Biol.-Biol. Végét*, 36 (1-2), 7-22.

155. Ben-Avraham, Z., Woodside, J., Lodolo, E., Gardosh, M., Grasso, M., Camerlenghi, A., & Vai, G. B. (2006). Eastern Mediterranean basin systems. *Geological Society, London, Memoirs*, 32(1), 263-276.

156. Bermejo R., Chefaoui R. M., Engelen A. H., Buonom, R., Neiva J., Ferreira-Costa J, Pearson G.A., Marbà N., Duarte C. M., Airoidi L., Hernández I., Guiry M.D. & Serrão E.A. (2018). Marine forests of the Mediterranean-Atlantic *Cystoseira tamariscifolia* complex show a southern Iberian genetic hotspot and no reproductive isolation in parapatry. *Scientific reports*, 8(1), 1-13.

157. Berov D., Deyanova D., Georgieva I., Gyosheva B. & Hiebaum G. (2012). *Cystoseira* sp.-dominated macroalgal communities in the SW Black Sea (Burgas Bay, Bulgaria). Current state and possible long-term effects of eutrophication. *Comptes rendus de l'academie Bulgare des sciences*, 65 (6), 821-830.

158. Berov, D., Ballesteros E., Sales M., Verlaque M. (2015) Reinstatement of species rank for *Cystoseira bosphorica* Sauvageau (Sargassaceae, Phaeophyceae). *Cryptogamie, Algologie*, 36(1), 65–80.
159. Bialik O.M., Frank M., Betzler C., Zammit R., Waldmann N.D. (2019). Two-step closure of the Miocene Indian Ocean Gateway to the Mediterranean. *Scientific Reports*, 9(1), 1-10.
160. Bianchi C. N., Morri C., Chiantore M., Montefalcone M., Parravicini V., Rovere A. (2012). Mediterranean Sea biodiversity between the legacy from the past and a future of change. In Stambler N. (Ed.). *Life in the Mediterranean Sea: a look at habitat changes*. New York: Nova Science Publishers, Inc., 1-55
161. Biserkov V., Gussev C., Popov V., Hibaum G., Roussakova V., Pandurski I., Uzunov Y., Dimitrov M., Tzonev R. & Tsoneva S. (Eds.) (2011). Red DataBook of the Republic of Bulgaria. Vol. 3. Natural habitats. Sofia: IBER– BAS & MOEW.
162. Black Sea Red Data List. Retrieved from: <http://www.grid.unep.ch/bsein/redbook/index.htm>. Accessed 10 February 2020.
163. Bologa A.S., Sava D. (2006). Progressive decline and present trend of Romanian Black Sea macroalgal flora. *Cercetari marine*, 36, 31-60.
164. Bouafif C., Verlaque M., Langar H. (2014). *Cystoseira* taxa new for the marine flora of Tunisia. *Cryptogamie, Algologie*, 35(3), 269-283.
165. Brodie J. (2015). Ripples of the past: how much endemism is there in seaweeds? *European Journal of Phycology*, 50, 28-28.
166. Brummitt P. K., Powell C. E. (1992). *Authors of plant names* (No. 582 B8349 Ej. 1 004665). Royal Botanic Gardens, Kew.
167. 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.

168. Buonomo R., Assis J., Fernandes F., Engelen A.H., Airoidi L., Serrão, E.A. (2017). Habitat continuity and stepping-stone oceanographic distances explain population genetic connectivity of the brown alga *Cystoseira amentacea*. *Molecular ecology*, 26(3), 766-780.
169. Caley M.J., Carr M.H., Hixon M.A., Hughes T.P., Jones G.P., Menge B. A. (1996). Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 27, 477-500.
170. Cánovas F. G., Mota C. F., Serrão E.A., Pearson G.A. (2011). Driving south: a multi-gene phylogeny of the brown algal family *Fucaceae* reveals relationships and recent drivers of a marine radiation. *BMC Evol. Biol.*, 11, 371.
171. Carmin J. (1934). Algae of Palestine shores. *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, 653, 1–7.
172. Carmin J. (1957). Treasures of the sea. Yavne Publishing house, Tel Aviv (in Hebrew).
173. Chiarore A. (2017). Genetic variability of macroalgae of the genus *Cystoseira* in the Gulf of Naples and analysis of the associated molluscs community (PhD thesis), Università Degli Studi di Napoli “Federico II”, Napoli.
174. Cho G. Y., Rousseau F., Reviers B. de, Boo S. M. (2006). Phylogenetic relationships within the *Fucales* (*Phaeophyceae*) assessed by the photosystem I coding *psa A* sequences. *Phycologia*, 45(5), 512-519.
175. Coll M., Piroddi C., Steenbeek J., Kaschner K., Lasram F.B., Aguzzi J., Balasteros E., Bianchi C.N., Corbera J., Dailianis T., Danovaro R., Estrada M., Froggia C., Galil B.S., Gasol J.M., Gertwagen, R., Gil J., Guilhaumon F., Kesner-Reyes K., Kitsos M.S., Koukouras A., Lampadariou N., Laxamana E., de la Cuadra C., Lotze H.K., Martin D., Mouillot D., Oro D., Raicevich S., Rius-Barile J., Saiz-Salinas J.I., San Vicente C., Somot S., Templado J., Turon X., Vafidis D., Villanueva R., Voultsiadou E. (2010). The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PLoS ONE*, 5(8), Article e11842.

176. Colombo P, Curcio MF, Giaccone G. (1982). Biologia dello sviluppo di un endemismo mediterraneo del genere *Cystoseira* – *Phaeophyceae*, *Fucales*: *Cystoseira sedoides* C. Agardh. *Naturalista Sicil.*, 6, 81–93.

177. *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.

178. *Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention)*. (1979). Retrieved from <https://rm.coe.int/1680078aff>

179. Standing Committee. *Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats*. (2019). *Updated list of officially adopted Emerald sites (December 2019)*. 39th meeting Strasbourg. T-PVS/PA(2019)17. Retrieved from <https://rm.coe.int/updated-list-of-officially-adopted-emerald-sites-december-2019-/168098ef51>. Accessed 10 February 2020.

180. Cormaci M., Furnari G., Catra M., Alongi G. & Giaccone G. (2012). Flora marina bentonica del Mediterraneo: Phaeophyceae. *Bollettino dell'accademia Gioenia di scienze naturali di Catania*, 45 (375), 1-508.

181. Costello M.J., Tsai P., Wong P.S. Cheung A.K.L., Basher Z., Chaudhary Ch. (2017). Marine biogeographic realms and species endemism. *Nat Commun*, 8, Article 1057.

182. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora (The Habitats Directive). (1992). Retrieved from <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:31992L0043>. Accessed 10 February 2020.

183. Council of Europe. Secretariat of the Bern Convention (2016a). *Detailed draft conclusions on the representation of habitats from Res. No. 4 (1996) of the Bern Convention in proposed Emerald sites in the Republic of Moldova, the Russian Federation and Ukraine (Steppic, Alpine-Caucasus and Black Sea)*. Emerald Biogeographical Seminar Steppic-Alpine(Cau)-Black Sea (Kyiv).

184. Council of Europe. Secretariat of the Bern Convention (2016b). *Detailed final conclusions on the representation of habitats from Res. No. 4 (1996) of the Bern*

Convention in proposed Emerald sites in the Republic of Moldova, the Russian Federation and Ukraine (Steppic, Alpine-Caucasus and Black Sea). Emerald Biogeographical Seminar Steppic-Alpine(Cau)-Black Sea (Kyiv), Retrieved from <https://rm.coe.int/CoERMPublicCommonSearchServices/DisplayDCTMContent?documentId=09000016806d3ff0>. Accessed 10 February 2020.

185. Council of Europe. Secretariat of the Bern Convention. (2016c). *Emerald Network Biogeographical Seminar for all habitats and species (except birds) for the Steppic region (the Republic of Moldova, the Russian Federation and Ukraine), the Alpine Caucasus (the Russian Federation), the Marine Black Sea (Ukraine, the Russian Federation) and the Marine Caspian Sea*. (Kyiv, 6-8 September 2016). Retrieved from <https://www.coe.int/en/web/bern-convention/-/emerald-biogeographical-seminar-for-all-habitats-and-species-for-belarus-republic-of-moldova-the-russian-federation-and-ukraine-continuation>. Accessed 10 February 2020.

186. Council of Europe. Secretariat of the Bern Convention. (2016d). *Maps of habitats. A3 Infralittoral rock and other hard substrata*. Emerald Biogeographical Seminar Steppic-Alpine (Cau)-Black Sea (Kyiv). Retrieved from <https://mycloud.coe.int/index.php/s/47jMu6owFYeLYHT>. Accessed 10 February 2020.

187. Council of Europe. Secretariat of the Bern Convention (2019). *Detailed final conclusions on the representation of habitats from Res. No. 4 (1996) of the Bern Convention in proposed Emerald Network sites in Belarus, the Republic of Moldova and Ukraine (Alpine, Boreal, Continental, Pannonian and Steppic)*. Emerald Network biogeographical Seminar (Minsk).

188. Dangeard P.-A. (1938). Sur un *Cystoseira* nouveau de la presqu'île du Cap Vert, *C. senegalensis* et sur quelques autres *Cystoseira* africains. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences*, 206, 203-204.

189. Dangeard P.J.L. (1949). Les algues marines de la côte occidentale du Maroc. *Le Botaniste*, 34: 89-189.

190. Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9, Article 772.

191. Dencheva K.H. (2008). Influence of the anthropogenic stress on macrophyto-benthic communities. *Phytologia balcanica*, 14 (3), 315-321.
192. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy (Water Framework Directive). (2000). Retrieved from <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:32000L0060>. Accessed 10 February 2020.
193. Directive 2008/56/EC of the European Parliament and of the Council of 17 June 2008 establishing a framework for community action in the field of marine environmental policy (Marine Strategy Framework Directive). (2008). Retrieved from <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:32008L0056>. Accessed 10 February 2020.
194. Douek J., Barki Y., Gateno D., Rinkevich B. (2002). Possible cryptic speciation within the sea anemone *Actinia equina* complex detected by AFLP markers. *Zoological journal of the Linnean Society*, 136(3), 315–320.
195. 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*). *Journal of Phycology*, 46, 1329-1345.
196. Draisma S.G., Prud'homme van Reine W.F., Stam W.T., Olsen J.A. (2001). A reassessment of phylogenetic relationships within the *Phaeophyceae* based on RUBISCO large subunit and ribosomal DNA sequences. *Journal of Phycology*, 37, 586–603.
197. Druehl L. D., Mayes C., Tan I. H., Saunders G. W. (1997). Molecular and morphological phylogenies of kelp and associated brown algae. In *Origins of Algae and their Plastids*. Vienna: Springer, 221-235.
198. Dumont H.J. (Ed.). (1999). Black Sea Red Data Book. New York: United Nations Office for Project Services.
199. Edelstein T. (1960). The biology and ecology of deep sea algae of the Haifa Bay. (Ph.D. thesis). Hebrew University, Jerusalem (in Hebrew, English abstr.).

200. Edelstein T. (1962). On the algal associations and the ecology of the benthonic flora of the Haifa Bay. *Recueil Travaux des Station Marine d'Endoume, Bull. 27 Fasc.*, 42, 209–219
201. Edelstein T. (1964). On the sublittoral algae of the Haifa Bay area. *Vie et Milieu*, 5, 177–212.
202. Einav R. (1993). Ecophysiological adaptation strategies of intertidal marine macroalgae Mediterranean, Israel. (Ph.D. thesis). Bielefeld University, Bielefeld.
203. Einav R. (1997). A biological survey and assessment of the environmental impact of the plant for Habonim Coast (HC/281). *Report submitted to Enosh* (in Hebrew).
204. Einav R. (2007). Seaweeds of the Eastern Mediterranean coast. Gantner, A.R.G., Verlag, K.G. Press.
205. Einav R., A. Israel. (2008). Checklist of seaweeds from the Israeli Mediterranean: taxonomical and ecological approaches. *Isr. J. Plant Sci.*, 56, 127–184.
206. Einav R., Israel A. (2007). Seaweeds on the abrasion platforms of the intertidal zone Eastern Mediterranean shores. In: Seckbach J. (Ed.). *Algae and Cyanobacteria in extreme environments*. The Netherlands, Dordrecht: Springer, 198–207.
207. Einav R., Olsvig-Whittaker L., Sharon Y. (1998). Macroalgae community structure and dynamics on Mediterranean subsurface platforms of Pigeon Island, Israel. *Isr. J. Plant Sci.*, 46, 125–130.
208. Engelen A. H., Costa J., Bermejo R., Marba N., Duarte C. M., Serrão E.A. (2017). A population genetics toolbox for the threatened canopy-forming brown seaweeds *Cystoseira tamariscifolia* and *C. amentacea* (Fucales, Sargassaceae). *Journal of Applied Phycology*, 29(1), 627-629.
209. Ercegović A. (1952.) Jadranske Cistozire. Njihova morfologija ekologija i razvitak. *Fauna et flora Adriatica, IOR, Split*, 2: 1-212.
210. Erduğan H., Aysel V., Dural-Tarakçı B., Okudan E.Ş., Aysel F. (2003). Marine flora and saegrasses of Düzce, Sakarya, Kocaeli (Black Sea, Turkey). *Sualtı Bilimve Teknolojisi Toplantısı, SBT 2003, Bursa Uludağ Üniversitesi*: 20-29.

211. EUNIS habitat classification 2007 (Revised descriptions 2012). (2012). Retrieved from: <http://www.eea.europa.eu/themes/biodiversity/eunis/eunis-habitat-classification> Accessed 10 February 2020.
212. European Commission. (2007). *Interpretation Manual of European Union Habitats*. EUR27. Brussels: DG Environ.
213. European Environment Agency. General Viewer, Emerald Network. Retrieved from <http://emerald.eea.europa.eu>. Accessed 10 February 2020.
214. Falace A., Alongi G., Cormaci M., Furnari G., Curiel D., Cecere E., Petrocelli A. (2010). Changes in the benthic algae along the Adriatic Sea in the last three decades. *Chemistry and ecology*, 26(S1), 77–90.
215. Falace A., Bressan G. (2006). Seasonal variations of *Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Agardh frond architecture. *Marine Biodiversity*, 183, 193-206
216. Falace A., Zanelli E., Bressan G. (2005). Morphological and reproductive phenology of *Cystoseira compressa* (Esper) Gerloff & Nizamuddin (*Fucales*, *Fucopeyceae*) in the Gulf of Trieste (North Adriatic Sea). *Annales: Series Historia Naturalis*, 15 (1), 71-78.
217. Ferguson J.E., Henderson G.M., Kucera M., Rickaby R.E.M. (2008). Systematic change of foraminiferal Mg/Ca ratios across a strong salinity gradient. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 265, 153-166.
218. Friedlander M. (2008). Israeli R & D activities in seaweed cultivation. *Israel Journal of Plant Sciences*, 56(1-2), 15-28.
219. Fritsch F.E. (1945). *The Structure and Reproduction of Algae*, Vol. II. Cambridge University Press, Cambridge.
220. Galil B.S. (2007). Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. *Marine pollution bulletin*, 55 (7-9), 314-322.
221. Galil B.S., Boero F., Campbell M.L., Carlton J.T., Cook E., Fraschetti S., Gollasch S., Hewitt C.L., Jelmert A., Macpherson E., Marchini A., McKenzie A., Minchin D., Occhipinti-Ambrogi A., Ojaveer H., Olenin S., Piraino S. & Ruiz G.M. (2015). ‘Double trouble’: the expansion of the Suez Canal and marine bioinvasions in the Mediterranean Sea. *Biological Invasions*, 17(4), 973-976.

222. Garcia-Castellanos D., Estrada F., Jiménez-Munt I. Gorini C., Fernández M., Vergés J., De Vicente R. (2009). Catastrophic flood of the Mediterranean after the Messinian salinity crisis. *Nature*, 462, 778–781.
223. Gardner N.L. (1924). Two new fossil algae from the Miocene. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 75, 361-363.
224. Garfunkel Z., Almagor G. (1984). Geology and structure of the continental margin off northern Israel and the adjacent part of the Levantine Basin. *Marine Geology*, 62(1-2), 105-131.
225. Giaccone G, Bruni A. (1973). Le *Cystoseire* e la vegetazione sommersa del mediterraneo. *Atti Ist. Ven Sci Lett Arti.*, 131, 59–103.
226. Giaccone G., Geraci R.M. (1989). Biogeografia delle alghe del Mediterraneo. *In Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 46 (1), 27-34.
227. Givulescu R. (1975). Fossile Pflanzen aus dem Pannon von Delureni (Rumänien). *Palaeontographica*, 153, 150–182.
228. Gmelin S.G. (1768). *Historia Fucorum*. Petropoli.
229. Golani D., Orsi-Relini L., Massuti E., Quignard J.P. (2002). Atlas of exotic species in the Mediterranean. Vol. 1. Fishes. Monaco: CIESM Publisher.
230. Gómez Garreta A., Ribera M.A. (2005). Lectotypification of several taxa of *Cystoseira* (*Cystoseiraceae*, *Fucales*) described by Sauvageau. *Cryptogamie, Algologie*, 26, 135–147.
231. Gómez Garreta, A., Barceló M. C., Gallardo T., Pérez-Ruzafa I., Ribera M. A., Rull J. (2001). *Flora Phycologica Iberica Vol. 1. Fucales*. Murcia: Universidad de Murcia.
232. Guindon S., Gascuel O. (2003). A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. *Systematic Biology*, 52: 696-704.
233. Guiry M.D., Guiry G.M. (2021). *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Retrieved from <https://www.algaebase.org>. Accessed 01 March 2021.
234. Guy-Haim T. (2017). The impact of ocean warming and acidification on coastal benthic species and communities. (PhD thesis), University of Haifa, Haifa.

235. Guy-Haim T., Silverman J., Raddatz S., Wahl M., Rilov, G. (2016). *Shifted coastal communities and ecosystem functions under predicted warming and acidification*. Materials of the 41th CIESM Congress, Kiel, Germany.
236. Hall T.A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/ NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98
237. Hasegawa, M., Kishino H., Yano T. A. (1985). Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of molecular evolution*, 22(2), 160–174.
238. Hecht A., Pinardi N., Robinson A. R. (1988). Currents, water masses, eddies and jets in the Mediterranean Levantine Basin. *Journal of Physical Oceanography*, 18 (10), 1320-1353.
239. Heer O. von (1877). *Flora fossilis Helvetiae. Die vorweltliche Flora der Schweiz*. Zurich: J. Wurster.
240. Hoffman R. (2014). Alien benthic algae and seagrasses in the Mediterranean Sea and their connection to global warming. In Goffredo S, Baader H, Dubinsky Z. (Eds.). *The Mediterranean Sea: its history and present challenges*. Netherlands: Springer Publishers, 159–181.
241. Horiguchi T., Yoshida T. (1998). The phylogenetic affinities of *Myagropsis myagroides* (*Fucales*, *Phaeophyceae*) as determined from 18S rDNA sequences. *Phycologia*, 37, 237–245.
242. Hsü K.J. (1982). *The Mediterranean Was a Desert: A Voyage of the Glomar Challenger*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
243. IHO (International Hydrographic Organization), (1953). *Limits of Oceans and Seas*, 3rd edition. Special Publication No. 23 (S-23). Monaco: International Hydrographic Organization.
244. Israel A., Einav R. (2017). Alien seaweeds from the Levant basin (Eastern Mediterranean Sea), with emphasis to the Israeli shores. *Israel Journal of Plant Sciences*, 64(1-2), 99-110.

245. Israel A., Einav R., Silva P. C., Paz G., Chacana M.E., Douek J. (2010). First report of the seaweed *Codium parvulum* (Chlorophyta) in Mediterranean waters: recent blooms on the northern shores of Israel. *Phycologia*, 49(2), 107–112.
246. Israel A., Golberg A., Neori A. (2019). The seaweed resources of Israel in the Eastern Mediterranean Sea. *Botanica Marina*, 63(1), 85-95.
247. Israel A., Hophy M. (2002). Growth, photosynthetic properties and Rubisco activities and amounts of marine macroalgae grown under current and elevated seawater CO₂ concentrations. *Global Change Biology*, 8(9), 831-840.
248. Jódar-Pérez A.B., Terradas-Fernández M., López-Moya F., Asensio-Berbegal L., López-Llorca L.V. (2020). Multidisciplinary Analysis of *Cystoseira* sensu lato (SE Spain) Suggest a Complex Colonization of the Mediterranean. *Journal of Marine Science and Engineering*, 8(12), Article 961.
249. Kaimuddin A.H., Laë R., Tito De Morais L. (2016). Fish species in a changing world: the route and timing of species migration between tropical and temperate ecosystems in Eastern Atlantic. *Frontiers in Marine Science*, 3, 162.
250. Karacuha A., Gönüloğlu A. (2007). Algae flora in the upper infralittoral zone of Sinop and Ayancik coastline. *Journal of Fisheries Sciences*, (1), 1-12.
251. Katz T., Weinstein Y., Alkalay R., Biton E., Toledo Y., Lazar A., Zlatkin O., Soffer R., Rahav E., Sisma-Ventura G., Bar T., Ozer T., Gildor H., Almogi-Labin A., Kanari M., Berman-Frank I., Herut B. (2020). The first deep-sea mooring station in the eastern Levantine basin (DeepLev), outline and insights into regional sedimentological processes. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 171, Article 104663.
252. Kawai H. (1991). A perspective on the phylogeny of the *Paeophyceae*. *Jap. J. Phycol.*, 39, 401
253. Kimura M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.*, 16, 111–120.

254. Kolukirik M., Karahan A., Öztürk D.I. (2015). Direct Submission on database GenBank. *Environmental Sciences, Bogazici University, Hisar Campus, Bebek, Istanbul, Turkey.*
255. Kress N., Gertman I., Herut B. (2014). Temporal evolution of physical and chemical characteristics of the water column in the Easternmost Levantine basin (Eastern Mediterranean Sea) from 2002 to 2010. *J. Mar. Syst.*, 135, 6-13
256. Kucheruk N.V., Basin A.B. (1999). *Asuan High Dam and Levantine benthos: the advantage of Lessepsian migrants.* Abstracts of EURECO-99, Halikidiki, Greece, p. 307.
257. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35, 1547–1549.
258. Kützing F.T. (1843). *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange.* Mit 80 farbig gedruckten Tafeln, gezeichnet und gravirt vom Verfasser. Leipzig: F.A. Brockhaus.
259. Kylin H. (1933). *Über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen.* Lund: H. Ohlssons Buchdruckerei.
260. Lane C. E., Lindstrom S. C., Saunders G. W. (2007). A molecular assessment of northeast Pacific *Alaria* species (*Laminariales, Phaeophyceae*) with reference to the utility of DNA barcoding. *Molecular phylogenetics and evolution*, 44(2), 634–648.
261. Leigh J.W., Bryant D. (2015). POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1110-1116.
262. Letunic I., Bork P. (2007). Interactive Tree Of Life (iTOL): an online tool for phylogenetic tree display and annotation. *Bioinformatics*, 23(1), 127–128.
263. Lim B.L., Kawai H., Hori H., Osawa S. (1986). Molecular evolution of 5S ribosomal RNA from red and brown algae. *The Japanese Journal of Genetics*, 61(2), 169-176.
264. Lionello P., Abrantes F., Congedi L., Dulac F., Gacic M., Gomis D., Goodess C., Hoff H., Kutiel H., Luterbacher J., Planton S., Reale M., Schröder K., Struglia

M.V., Toreti A., Tsimplis M., Ulbrich U., Xoplaki E. (2012). Introduction: mediterranean climate – background information. In Lionello P. (Ed.). *The climate of the Mediterranean region: From the past to the future*. Elsevier Inc., Oxford.

265. Lipkin Y. (1962). Ecological observations on the Mikhmoret coast. Preliminary survey of the Aestival aspect of the marine vegetation. (M.Sc. thesis). Hebrew University, Jerusalem. (in Hebrew, English abstract).

266. Lipkin Y., Beer S., Eshel A. (1993). The ability of *Porphyra linearis* (Rhodophyta) to tolerate prolonged periods of desiccation. *Botanica Marina*, 36, 517–523.

267. Lipkin Y., Safriel U. (1971). Intertidal zonation on rocky shore at Mikhmoret (Mediterranean, Israel). *Journal of Ecology*, 59, 1–30.

268. Lipkin Y., Silva P.C. (2002). Marine algae and seagrasses of the Dahlak Archipelago, southern Red Sea. *Nova Hedwigia*, 75(1-2), 1-90.

269. Lundberg B. (1981). The algal vegetation at a platform shore at Mikhmoret. *Proceedings International Seaweed Symposium*, 10, 315–320.

270. Lundberg B. (1986). Variations in algal vegetation along the Mediterranean shore line of Israel as possible basis for planning of marine nature reserves. In *Environmental Quality and Ecosystem Stability*. Bar-Ilan Univ. Press, Ramat Gan, vol. 3, 221–231.

271. Lundberg B. (1991). Algal vegetation on the vermetid platforms, Habonim, Israel. *Oebalia*, 17(2), 493–507.

272. Lundberg B. (1995). Intertidal seaweeds in Israel, a field guide for the Mediterranean coasts. In *Nature Conservation in Israel, Research and Surveys*, Nature Reserves Authority, Jerusalem, 110 pp.

273. Lundberg B. (1996). Composition of the seaweed vegetation along the Mediterranean coast of Israel (report including data from 19 stations at 72 visits during the years 1973–1995). In *Nature Conservation in Israel, Research and Surveys*, Nature Reserves Authority, Jerusalem, 112 pp.

274. Lundberg B. (1999). *Phycological resources of the Herbarium of the Hebrew University of Jerusalem, Israel. List of specimens collected at the Mediterranean shores of Israel*. Report submitted to the Ministry of Environment.

275. Mačić V., Svirčev Z. (2014). Macroepiphytes on *Cystoseira* species (Phaeophyceae) on the coast of Montenegro. *Fresenius Environmental Bulletin*, 23, 29-34.
276. Mangialajo L., Sartoni G., Giovanardi F. (2008). Quaderno metodologico sull'elemento biologico MACROALGHE e sul calcolo dello stato ecologico secondo la metodologia CARLIT. Rome: ISPRA - Istituto Superiore per la Protezione e la Ricerca Ambientale.
277. Marin O.A., Timofte F. (2011). Atlasul Macrofitelor de la Litoralul Romanesc. Constanta: Editura Boldas.
278. McDevit D.C., Saunders G.W. (2009). On the utility of DNA barcoding for species differentiation among brown macroalgae (*Phaeophyceae*) including a novel extraction protocol. *Phycological research*, 57(2), 131–141.
279. Menge B.A., Lubchenco J., Bracken M.E.S., Chan F., Foley M.M., Freidenburg T. L., Gaines S. D., Hudson G., Krenz C., Leslie H., Menge D. N. L., Russell R., and Webster M. S. (2003). Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100, 12229–12234.
280. Mikhaylova T.A., Sokolova I.V. (2020). Type and authentic specimens in algal herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). II. *Ботанический журнал*, 105(11), 1114-1126.
281. Millot C., Taupier-Letage I. (2005). Circulation in the Mediterranean sea. In: Saliot A. (Ed.). *The Mediterranean Sea*. Berlin, Heidelberg: Springer, 29-66.
282. Minicheva G., Afanasyev D., Kurakin A. (2014). *Black Sea monitoring guidelines: Macrophytobenthos*. Istanbul: Secretariat of commission on protection of the Black Sea against pollution.
283. Molhanov S.A. (2004). The record of remains of the brown alga *Cystoseira partschii* Sternb. in the Lower Sarmatian deposits of the Transcarpathian Region (Ukraine). *International Journal on Algae*, 6 (2), 199-202.
284. Molinari Novoa E.A., Guiry M.D. (2020). Reinstatement of the genera *Gongolaria* Boehmer and *Ericaria* Stackhouse (Sargassaceae, Phaeophyceae). *Notulae Algarum*, 171, 1-10.

285. Molinari Novoa E.A., Guiry M.D. (2021). Transfer of *Cystoseira rayssiae* Ramon to *Gongolaria* Boehmer (Sargassaceae, Phaeophyceae). *Notulae Algarum*, 174, 1 p.
286. Moutin T., Raimbault P. (2002). Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 (MINOS cruise). *Journal of Marine systems*, 33, 273-288.
287. Mulas M., Neiva J., Sadogurska S.S., Ballesteros E., Serrão E.Á., Rilov G., Israel Á. (2020). Genetic affinities and biogeography of putative Levantine-endemic seaweed *Treptacantha rayssiae* (Ramon) M.Mulas, J.Neiva & Á.Israel, *comb. nov.* (Phaeophyceae). *Cryptogamie, Algologie*, 41 (10), 91–103.
288. Mulas M., Silverman J., Israel A., Golomb D., Rilov G. (2019). *Marine algal forests in the Levantine Basin: the case of Cystoseira rayssiae along the Israeli coast*. Proceedings of the 6th Mediterranean Symposium on Marine Vegetation.
289. Nakamura Y. (1972). A proposal on the classification of the *Phaeophyta*. In Abbott I.A., Kurogi M. (Eds.). *Contributions to the Systematics of Benthic Marine Algae of the North Pacific*. Japan, Kobe: Japanese Society of Phycology, 147–155.
290. Nemlich C., Danin Z. (1964). *Marine algae of the coast of Israel*. Hakibbutz Hameuchad Publishing House Ltd. (in Hebrew).
291. Nir Y. (1982). *Offshore artificial structures and their influence on the Israel and Sinai Mediterranean beaches*. Proceedings of the 18th International Conference on Coastal Engineering, Cape Town, 1837-1856.
292. Nizamuddin M. (1962). Classification and the distribution of the *Fucales*. *Botanica Marina*, 4, 191-203.
293. Nizamuddin M. (1978). *Cystoseira gerloffii*, a new species from the coast of Libya. *Nova Hedwigia*, 29, 465-473.
294. Nizamuddin M. (1995a). A caespitose-topulose *Cystoseira* species from Tripoli, Libya. *Pakistan Journal of Botany*, 27, 49-54.
295. Nizamuddin M. (1995b). *Cystoseira wildpretii* Nizamuddin sp. nov. from the Canary Islands. *Pakistan Journal of Botany*, 27, 263-266.

296. Oğuz T. (2017). Physical oceanography. In Sezgin, M., Bat, L., Ürkmez, D., Arıcı, E., Öztürk, B. (Eds.) *Black Sea Marine Environment: The Turkish Shelf*. Istanbul: Turkish Marine Research Foundation (TUDAV), Publication No: 46, pp. 1-14.
297. Oltmanns F. (1922). *Morphologie und Biologie der Algen*. Vol. II. *Phaeophyceae-Rhodophyceae*, 2nd ed., Jena: Gustav Fischer.
298. 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 *Trep-tacantha* gen. emend. *European Journal of Phycology*, 54(3), 447-465.
299. Orfanidis S. (1991). Temperature responses and distribution of macroalgae belonging to the warm-temperate Mediterranean-Atlantic distribution group. *Botanica Marina*, 34, 541-552.
300. Ozer T., Gertman I., Kress N., Silverman J., Herut B. (2016) Interannual thermohaline (1979–2014) and nutrient (2002–2014) dynamics in the Levantine surface and intermediate water masses, SE Mediterranean Sea. *Global and Planetary Change*, 151, 60-67.
301. Panin N., Popescu I. (2006). The Northwestern Black Sea: climatic and sea-level changes in the late quaternary. In Yanko-Hombach V., Gilbert A.S., Panin N., Dolukhanov P.M. (Eds.). *The Black Sea flood question: changes in coastline, climate and human settlement*. Springer Science & Business Media, 387–404.
302. Papenfuss G.F. (1951). Phaeophyta. In Smith G.M. (Ed.). *Manual of Phycology – An Introduction to the Algae and Their Biology*. A New Series of Plant Science Books, Vol. 27. The Chronica Botanica Co., Waltham, pp. 119–158.
303. Piattelli M. (1990). Chemistry and taxonomy of Sicilian *Cystoseira* species. *New J Chem.*, 14, 777–782.
304. Piccone A. (1886). *Alghe del viaggio di circumnavigazione della Vettor Pisani*. Genoa: Tipografia del Reale Istituto Sordo-Muti.

305. Pinheiro H.T., Bernardi G., Simon T., Joyeux J.C., Macieira R.M., Gasparini J.L., Rocha C., Rocha L.A. (2017). Island biogeography of marine organisms. *Nature*, 549 (7670), 82-85.
306. Por F. (1989). The Legacy of Tethys: An aquatic biogeography of the Levant. Dumont H.J., Wergel M.J.A. (Eds.). *Monographiae Biologicae*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1–214.
307. Ramon E. (1969). Studies on the biology of reproduction of the algae *Padina pavonica* (L.) Thivy and *Padina gymnospora* (Kuetz.) Vickers, *Dictyotales*, in the Mediterranean Sea. (Ph.D. thesis), Hebrew University, Jerusalem (in Hebrew, English abstr.).
308. Ramon E. (2000). *Cystoseira rayssiae* – a new *Cystoseira* (Cystoseiraceae, Fucophyceae) from the shores of Israel, Eastern Mediterranean Sea. *Israel Journal of Plant Sciences*, 48, 59–65.
309. Ramon E., Friedmann I. (1966). The gametophyte of *Padina* in the Mediterranean. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, 5, 183–196.
310. Rayss T. (1941). Sur les caulerpes de la cote Palestinienne. *Palestine Journal of Botany*, 2, 103–124.
311. Rayss T. (1955). Les algues marines des côtes Palestiniennes. I. Chlorophyceae. *Bulletin of the Sea Fisheries Research Station*, 9, 1–36.
312. Reviere B. de, Rousseau F. (1999). Towards a new classification of the brown algae. In Round F.E., Chapman D.J. (Eds.). *Progress in Phycological Research*, 13: 107–201.
313. Reviere B. de, Rousseau F., Draisma S.G. (2007). Classification of the *Phaeophyceae* from past to present and current challenges. In *Unraveling the algae: the past, the present, and future of algal systematics*. Boca Raton: CRC Press, 267–279.
314. *Revised Annex I to Resolution 4 (1996) of the Bern Convention on endangered natural habitat types using the EUNIS habitat classification*. (2014). In *Abridged report. List of decisions and adopted texts*. Strasbourg: Standing Committee, 34th meeting (T-PVS).

315. Ribera M.A., Gómez-Garreta A., Gallardo T., Cormaci M., Furnari G., Giaccone G. (1992). Check-list of Mediterranean seaweeds. I. *Fucophyceae* (Warming 1884). *Botanica Marina*, 35, 109-130.
316. Ricart A. M., García M., Weitzmann B., Linares C., Hereu B., Ballesteros E. (2018). Long-term shifts in the north western Mediterranean coastal seascape: The habitat-forming seaweed *Codium vermilara*. *Marine Pollution Bulletin*, 127, 334–341.
317. Rilov G. (2016). Multi-species collapses at the warm edge of a warming sea. *Scientific Reports*, 6, Article 36897.
318. Rilov G., Peleg O., Guy-Haim T. (2019). The Restructuring of Levant Reefs by Aliens, Ocean Warming and Overfishing: Implications to Species Interactions and Ecosystem Functions. In Hawkins S.J., Bohn K., Firth L.B., Williams G.A. (Eds.). *Interactions in the Marine Benthos: Global Patterns and Processes*. Cambridge: Cambridge University Press, 214-237.
319. Rilov G., Peleg O., Guy-Haim T., Yeruham E. (2020). Community dynamics and ecological shifts on Mediterranean vermetid reefs. *Marine Environmental Research*, 160, Article 105045.
320. Rilov G., Peleg O., Yeruham E., Garval T., Vichik A., Raveh O. (2018). Alien turf: Overfishing, overgrazing and invader domination in south-eastern Levant reef ecosystems. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(2), 351-369.
321. Rizzo C., Genovese G., Morabito M., Faggio C., Pagano M., Spano A. (2017). Potential Antibacterial Activity of Marine Macroalgae against Pathogens Relevant for Aquaculture and Human Health. *Journal of Pure and Applied Microbiology*, 11 (4), 1695–1706.
322. Roberts M. (1978). Active speciation in the taxonomy of the genus *Cystoseira* C. Ag. In Irvine, D.E.G., Price, J. H. (Eds.). *Modern Approaches to the Taxonomy of Red and Brown Algae*. London: Academic Press, 399–422.

323. Robinson A.R., Golnaraghi M. (1994). The physical and dynamical oceanography of the Mediterranean Sea. In *Ocean processes in climate dynamics: Global and Mediterranean examples*. Dordrecht: Springer, 255-306.
324. Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M. A., Huelsenbeck J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematics and Biology*, 61(3), 539–542.
325. Rothman M. D., Mattio L., Anderson R.J., Bolton J.J. (2017). A phylogeographic investigation of the kelp genus *Laminaria* (*Laminariales*, *Phaeophyceae*), with emphasis on the South Atlantic Ocean. *Journal of Phycology*, 53, 778–789.
326. Rousseau F., Burrowes R., Peters A.F., Kuhlenkamp R., Reviers B. de (2001). A comprehensive phylogeny of the *Phaeophyceae* based on nrDNA sequences resolves the earliest divergences. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences*, 324, 305–319.
327. Rousseau F., Leclerc M.-C., Reviers B. de (1997). Molecular phylogeny of European *Fucales* (*Phaeophyceae*) based on large subunit rDNA sequence comparisons. *Phycologia*, 36, 438–446.
328. Rousseau F., Reviers B. de (1999). Phylogenetic relationships within the *Fucales* (*Phaeophyceae*) based on combined partial SSU + LSU rDNA sequence data. *European Journal of Phycology*, 34, 53–64.
329. Rožić S., Puizina J., Šamanić I., Žuljević A., Antolić B. (2012). Molecular identification of the brown algae, *Cystoseira* spp. (*Phaeophyceae*, *Fucales*) from the Adriatic Sea – preliminary results. *Acta Adriatica*, 53(3), 447- 456.
330. Ryan W.B., Pitman III W.C., Major C.O., Shimkus K., Moskalenko V., Jones G.A., Dimitrov P., Gorür N., Sakinç M., Yüce H. (1997). An abrupt drowning of the Black Sea shelf. *Marine geology*, 138(1–2), 119–126.
331. Sadogurska S. (2017). *The diversity of macrophytes of the Tarkhankut peninsula (western Crimea, the Black Sea)*. Book of abstracts, «First European Symposium: Research, conservation and management of biodiversity in the European seashores, RCMBES-2017». Avangard Prima, p. 21

332. Sadogurska S.S. (2019). *Cystoseira barbata* and *Codium vermilara* communities in the Coastal area of Dzharylgach National Nature Park (the Black Sea, Ukraine). *International Journal on Algae*, 21 (2): 101-110.
333. Sadogurska S.S., Neiva J., Falace A. Serrao E.A. & Israel A. (2021a). 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.
334. Sadogurska S.S., Neiva J., Falace A. Serrao E.A. & Israel A. (2021b). *Morphological variability and molecular taxonomy of the Cystoseira s.l. taxa in the Black Sea*. Abstract book of the 12th International Phycological Congress – IPC2021, Chile, p. 172.
335. Sadogurskiy S.Ye. (2017). Macrophytobenthos of the Coastal Water Area at the Cape Karamrun (Crimean Peninsula, the Black Sea). *International Journal on Algae*, 19(2), 119–132.
336. Sadogurskiy S.Ye. (2018). Macrophytobenthos of the Cape Tarkhankut Coastal Water Area (the Crimean Peninsula, Black Sea). *International Journal on Algae*, 20(1), 69–84.
337. Sadogurskiy S.Ye., Sadogurska S.S., Belich T.V., Sadogurskaya S.A. (2020). Distribution of *Cystoseira* s. l. species in the Sea of Azov. *International Journal on Algae*, 22 (4): 327-346. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v22.i4.
338. Safriel U.N. (1975). The role of vermetid gastropods in the formation of Mediterranean and Atlantic reefs. *Oecologia*, 20, 85-101.
339. Santinelli C. (2015). Chapter 13. DOC in the Mediterranean Sea. In Hansell D.A., Carlson C.A. (Eds.). *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter* (Second Edition). Academic Press, 579-608.
340. Saunders G.W., Druehl L.D. (1992). Nucleotide sequences of the small-subunit ribosomal RNA genes from selected *Laminariales* (*Phaeophyta*): implications for kelp evolution 1. *Journal of Phycology*, 28(4), 544-549.

341. Saunders G.W., Kraft G.T. (1995). The phylogenetic affinities of *Notheia anomala* (Fucales, Phaeophyceae) as determined from partial small-subunit rRNA gene sequences. *Phycologia*, 34, 383-38
342. Sauvageau C. (1912). A propos des *Cystoseira* de Banyuls et Guéthary. *Bulletin de la Station biologique d'Arcachon*, 14, 133-556.
343. Savonitto G., Alongi G., Falace, A. (2019). Reproductive phenology, zygote embryology and germling development of the threatened *Carpodesmia barbatula* (= *Cystoseira barbatula*) (Fucales, Phaeophyta) towards its possible restoration. *Webbia*, 74(2), 317–323.
344. Scagel R.F. (1966). The *Phaeophyceae* in perspective. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*, 4, 123–194.
345. Sellam L.N., Blanfuné A., Boudouresque C.F., Thibaut T., Rebzani Zahaf C., Verlaque M. (2017). *Cystoseira montagnei* J. Agardh and *C. spinosa* Sauvageau (Phaeophyceae, Sargassaceae): a taxonomic reappraisal of misused names, with the proposal of *Cystoseira michaelae* Verlaque *et al.* nom. et stat. nov. *Cryptogamie Algologie*, 38(2), 133-157.
346. Shaltout M., Omstedt A. (2014). Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea. *Oceanologia*, 56, 411-443.
347. Silberfeld T., Leigh J.W., Verbruggen H., Cruaud C., Reviers B. de, Rousseau F. (2010). A multi-locus time-calibrated phylogeny of the brown algae (*Heterokonta*, *Ochrophyta*, *Phaeophyceae*): Investigation the evolutionary nature of the “brown algal crown radiation”. *Molecular phylogenetics and evolution*, 56, 659-674.
348. Silberfeld T., Rousseau F., Reviers B. De. (2014). An updated classification of brown algae (*Ochrophyta*, *Phaeophyceae*). *Cryptogamie Algologie*, 35 (2), 117-156.
349. Simakova U.V. (2009). Influence of the sea bottom relief on the *Cystoseira* communities of the North Caucasian coast of the Black Sea. *Oceanology*, 49(5), 672-680.
350. Soisup N. (2014) Molecular systematics of selected Australian brown algae. (PhD thesis). Adelaide, School of Earth and Environmental Sienses.

351. Spalding M.D., Fox H.E., Halpern B.S., McManus M.A., Molnar J., Allen G.R., Davidson N., Jorge Z.A., Lombana A.L., Lourie S.A., Martin K.D., McManus E., Recchia C.A., Robertson J. (2007). Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience*, 57, 573-583.
352. Struglia M.V., Mariotti A., Filograsso A. (2004). River discharge into the Mediterranean Sea: climatology and aspects of the observed variability. *Journal of Climate*, 17(24), 4740-4751.
353. Susini M.-L. (2006). Statut et Biologie de *Cystoseira amentacea* var. *stricta*. (PhD thesis). University of Nice- Sophia Antipolis, France.
354. Susini M.-L., Rousseau F., Meinesz A., Thibaut T. (2007). *Preliminary phylogeny of the Cystoseira genus (Phaeophyceae)*. Proceedings of the third Mediterranean symposium on marine vegetation. Tunis, 300 p.
355. Tan I. H., Druehl L. D. (1993). *Phylogeny of the Northeast Pacific brown algal (Phaeophyceae) orders as inferred from 18S rRNA gene sequences*. Fourteenth International Seaweed Symposium. Dordrecht: Springer, 699-704.
356. Taşkın E., Jahn R., Öztürk M., Furnari G., Cormaci M. (2012). The Mediterranean *Cystoseira* (with photographs). Manisa, Turkey: Celal Bayar University.
357. Taşkın E., Öztürk M., Kurt O., Öztürk M. (2008). The check-list of the marine algae of Turkey. Manisa, Turkey: Ecem Kirtasiye.
358. Taşkın E., Öztürk M., Kurt O., Uclay S. (2013). Benthic marine algae in Northern Cyprus (Eastern Mediterranean Sea). *Journal of Black Sea/Mediterranean Environment*, 19(2), 143-161.
359. Taşkın E., Tan İ., Minareci E., Minareci O., Çakır M., Polat-Beken Ç. (2020). Ecological quality status of the Turkish coastal waters by using marine macrophytes (macroalgae and angiosperms). *Ecological Indicators*, 112, Article 106107.
360. Tavaré S. (1986). Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. *Lectures on mathematics in the life sciences*, 17(2), 57–86.
361. The Black Sea Biodiversity and Landscape Conservation Protocol to the Convention on the Protection of the Black Sea Against Pollution. (2002). Sofia. Retrivers

from http://www.blacksea-commission.org/_convention-protocols-biodiversity.asp#ANNEX2. Accessed 10 February 2020.

362. Thibaut T., Blanfuné A., Boudouresque C.-F., Verlaque M. (2015). Decline and local extinction of *Fucales* in the French Riviera: the harbinger of future extinctions? *Mediterranean Marine Science*, 16(1), 206-224

363. Thibaut T., Bottin L., Aurelle D., Boudouresque C. F., Blanfuné A., Verlaque M., Pairaud I., Millet B. (2016). Connectivity of populations of the seaweed *Cystoseira amentacea* within the Bay of Marseille (Mediterranean Sea): genetic structure and hydrodynamic connections. *Cryptogamie, Algologie*, 37(4), 233-255.

364. Tsarenko P.M., Wasser S.P., Nevo E. (Eds.). (2006). Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. Vol. 1. Cyanoprocyota – Rhodophyta. Ruggell: A.R.A.Gantner Verlag K.G., 713 p.

365. Tsiamis K., Taşkin E., Orfanidis S., Stavrou P., Argyrou M., Panayotidis P., Tsioli T., Cicek B.A., Marcou M., Küpper F.C. (2014). Checklist of seaweeds of Cyprus (Mediterranean Sea). *Botanica Marina*, 57(3), 153-166.

366. Tuney I., Sukatar A. (2010). DNA extraction protocol from Brown Algae. *Biological Diversity and Conservation*, 3 (1), 51-55.

367. Tuney-Kizilkaya I., Sukatar A. (2018). Molecular and morphological identification and distribution of *Cystoseira* C. Agardh, 1820 Species in Northern Mediterranean coasts of Turkey. *Fresenius Environmental Bulletin*, 27(7), 4606-4614.

368. Turland N. J., Wiersema J. H., Barrie F. R., Greuter W., Hawksworth D. L., Herendeen P. S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T. W., McNeill J., Monro A. M., Prado J., Price M. J., Smith G. F. (Eds.). (2018). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books.

369. Valls R, Pioveti L, Banaigs B, Praud A. (1993). Secondary metabolites from morocco brown algae of the genus *Cystoseira*. *Phytochemistry*, 32(4), 961–966.

370. Verlaque, M. (1988). Végétation marine de la Corse (Méditerranée) VII. Documents pour la flore des algues. *Botanica Marina*, 31, 187-194.

371. Vieira C., Camacho O., Sun Z., Fredericq S., Leliaert F., Payri C., De Clerck O. (2017). Historical biogeography of the highly diverse brown seaweed *Lobophora* (*Dictyotales*, *Phaeophyceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 110, 81–92.
372. Wernberg T., Thomsen M.S., Connell S.D., Russell B.D., Waters J.M., Zucarelllo G.C., Kraft G.T., Sanderson C., West J.A., Gurgel C.F.D. (2013). The Footprint of Continental-Scale Ocean Currents on the Biogeography of Seaweeds. *PLoS ONE*, 8(11), Article e80168.
373. Wynne M.J., Loiseaux S. (1976). Recent advances in life history studies of the Phaeophyta. *Phycologia*, 15, 435–452.
374. Yanko-Hombach V.V. (2006). Controversy over Noah’s Flood in the Black Sea: geological and foraminiferal evidence from the shelf. In Yanko-Hombach V., Gilbert A.S., Panin N., Dolukhanov P.M. (Eds.). *The Black Sea flood question: changes in coastline, climate and human settlement*. Springer Science & Business Media, 149–204.
375. Yip Z.T., Quek R.Z., Huang D. (2020). Historical biogeography of the widespread macroalga *Sargassum* (*Fucales*, *Phaeophyceae*). *Journal of Phycology*, 56(2), 300-309.
376. Zaitsev Y.P., Mamaev V. (1997). *Marine Biological Diversity in the Black Sea. A study of change and decline*. New York: United Nations Publications.
377. Zamir R., Alpert P., Rilov G. (2018). Increase in weather patterns generating extreme desiccation events: implications for Mediterranean rocky shore ecosystems. *Estuaries and Coasts*, 41(7), 1868-1884.

ДОДАТОК А

Список публікацій за темою дисертації та відомості про
апробацію результатів дисертації

Статті у наукових виданнях, що індексовані у наукометричних базах даних Web of Science та Scopus:

21. **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. *bosporica* comb. nov. *Phytotaxa*, 480 (1), 1-2. DOI: 10.11646/phytotaxa.480.1.1.

22. Mulas, M., Neiva J., **Sadogurska S.S.**, Ballesteros E., Serrao E.A., Rilov G. & Israel A. (2020). Genetic affinities and biogeography of putative Levantine-endemic seaweed *Treptacantha rayssiae* comb. nov. *Cryptogamie Algologie*, 41 (10): 91-103. DOI: 10.5252/cryptogamie-algologie2020v41a10.

23. Sadogurskiy S.Ye., **Sadogurska S.S.**, Belich T.V., Sadogurskaya S.A. (2020). Distribution of *Cystoseira* s. l. species in the Sea of Azov. *International Journal on Algae*, 22 (4): 327-346. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v22.i4.

24. **Sadogurska S.S.** (2019). *Cystoseira barbata* and *Codium vermilara* communities in the Coastal area of Dzharylgach National Nature Park (the Black Sea, Ukraine). *International Journal on Algae*, 21 (2): 101-110. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v21.i2.10

Розділи у колективних монографіях:

25. Борисенко К.Б., Бронсков О.І., Бронскова О.М., Бузунко П.А., Василюк О.В., Вашеняк Ю.А., Винокуров Д.С., Вітер С.Г., Гольдін П.Є., Головка О.В., Кіш Р.Я., Коломійчук В.П., Куземко А.А., Куцоконь Ю.К., Манюк Вад.В., Марущак О.Ю., Мойсієнко І.І., Некрасова О.Д., Панченко С.М., Пархоменко В.В., Русін М.Ю., **Садогурська С.С.**, Скоробогатов В.М., Спінова Ю.О., Чегорка П.Т., Шаповал В.В., Ширяєва Д.В. (2020). Території, що пропонуються до

включення у мережу Емеральд (Смарагдову мережу) України («тіньовий список», частина 3). Чернівці: «Друк Арт». 408 с.

26. Василюк О.В., Вашеняк Ю.А., Куземко А.А., Куцоконь Ю.К., Леснік В.В., Марущак О.Ю., Мойсієнко І.І., Оскирко О.С., **Садогурська С.С.** (2019). *Території, що пропонуються до включення у мережу Емеральд (Смарагдову мережу) України («тіньовий список», частина 2)*. Київ: «LAT & K»: 234 с.

27. **Садогурська С.С.** (2018). Морські біотопи. В кн. Куземко А.А., Дідух Я.П., Онищенко В.А., Шеффер Я. (Ред.). *Національний каталог біотопів України*. Київ: ФОП Клименко, 13-36.

28. Куземко А.А., **Садогурська С.С.**, Василюк О.В. (2017) *Тлумачний посібник оселищ Резолюції №4 Бернської конвенції, що знаходяться під загрозою і потребують спеціальних заходів охорони. Перша версія адаптованого неофіційного перекладу з англійської (третього проекту офіційної версії 2015 року)*. Київ: 124 с.

Матеріали конференцій та наукових семінарів:

29. **Sadogurska S.S.**, Neiva J., Falace A. Serrao E.A. & Israel A. (2021, March). *Morphological variability and molecular taxonomy of the *Cystoseira s.l.* taxa in the Black Sea*. Abstract book of the 12th International Phycological Congress – IPC2021, Chile, p. 172.

30. **Садогурська С.С.** (2020). *Смарагдова мережа як інструмент охорони угруповань *Cystoseira s.l.* в Україні*. Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні: Прикладні аспекти моніторингу та охорони біорізноманіття. Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 16. Т. 3). Київ; Чернівці: Друк Арт, 427–424.

31. Василюк О., Марущак О., **Садогурська С.**, Куземко А., Борисенко К., Кіш Р., Куцоконь Ю., Мойсієнко І., Спінова Ю., Шаповал В., Старовойтова Т., Вітер С., Коломицев Г. *Shadow list of Emerald Network of Ukraine #3: огляд внеску українських науковців у розробку мережі Емеральд станом на 2020 рік*. 2020. Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні: Прикладні аспекти

моніторингу та охорони біорізноманіття. Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 16. Т. 3). Київ; Чернівці: Друк Арт, 315–327

32. **Садогурська С.С.** (2018, вересень). *Макрофітобентос Джарилгацької затоки (Чорне море)*. Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології», Кирилівка, Київ: 24–25.

33. **Садогурська С.С.** (2018, червень). *Червонокнижні види в угрупованнях *Cystoseira barbata* (Stackh.) C.Agardh Джарилгацького національного природного парку*. Матеріали V Міжнародної конференції «Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин». Херсон: ФОП Вишемирський В., 124–125.

34. **Sadogurska S.** (2017, May). *The diversity of macrophytes of the Tarkhankut peninsula (western Crimea, the Black Sea)*. Book of abstracts of the «First European Symposium: Research, conservation and management of biodiversity in the European seashores, RCMBES-2017». Bulgaria, Primorsko: Avangard Prima, p. 21

35. **Садогурська С.С.** (2017, березень). *Макрофітобентос акваторії острова Джарилгач та проблема збереження цистозірових ценозів його прибережжя*. Заповідна справа у Степовій зоні України (до 90-річчя від створення Надморських заповідників). Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 2. Т. 2). Урзуф, Київ, 207–213.

36. **Садогурська С.С.** (2017, лютий). *Перспективи охорони цистозірових угруповань в рамках створення природоохоронних морських об'єктів Натура 2000 та Смарагдової мережі України*. Мережа NATURA 2000 як інноваційна система охорони рідкісних видів та оселищ в Україні. Серія: «Conservation Biology in Ukraine» (Вип. 1.). Київ, 204–207.

37. **Садогурська С.С.** (2017, квітень). *До питання різноманіття роду *Cystoseira* C.Agardh у північній частині Чорного моря*. Матеріали XIV з'їзду Українського ботанічного товариства. Електронний додаток до Українського ботанічного журналу. Київ: Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, с. 110

38. Садогурська С.С. (2016, квітень). *Морфологія гаметофітів чорноморських бурих водоростей *Cystoseira barbata* та *C. crinita**. Матеріали XII міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології». Львів: Львівський національний університет ім. І. Франка, 106–107.

39. Садогурська С.С. (2016, липень) *Ультраструктурні відмінності поверхні гаметофітів та кори чорноморських бурих водоростей *Cystoseira crinita* та *Cystoseira barbata**. У зб.: Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології». Херсон, с. 28

40. Садогурська С.С. (2015, грудень). *Морфологічна мінливість рецентакулів та повітряних пухирів чорноморських *Cystoseira barbata* та *Cystoseira crinita**. Матеріали X міжнародної наукової конференції молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери». Харків: Харківський національний університет ім. В.Н.Каразіна, 161–162.

ДОДАТОК Б

Протокол виділення ДНК

- 1) Попередньо подрібнений у гомогенізаторі матеріал помістити у пробірки Еппендорфа (1,5 мл), додати 300 мкл лізисного буферу (лізисний буфер: 0.25 М трис-боратний буфер, 0.1 М EDTA, 2% SDS, 0.1 М NaCl доведеного до pH 8.2).
- 2) Далі у пробірку додати 60 мкл NaClO₄ (5 М) та залишити на годину.
- 3) Після цього провести екстракцію сумішшю фенолу, хлороформу та ізоамілового спирту (25:24:1): до пробірки долити рівний об'єм суміші (360 мкл) та перемішувати 10 секунд з використанням вортексу.
- 4) Для того щоб відділити нуклеїнові кислоти від інших речовин, процентрифугувати пробірки на найвищій швидкості (14,000 x g) протягом 30 хв при температурі 4° С.
- 5) Якщо на цій стадії верхня фаза не виражена (сухі подрібнені водорості часто повністю поглинають лізисний буфер), то в пробірку додати додатковий об'єм лізисного буферу (до 200 мкл), перемішати і знову центрифугувати.
- 6) Верхню фазу перенести в нову пробірку, знову додати рівний об'єм суміші фенолу, хлороформу, ізоамілового спирту (25:24:1) та перемішати. Центрифугувати протягом 15 хвилин (14,000 x g).
- 7) Верхню фазу перенести в нову пробірку та додати рівний об'єм суміші хлороформу з ізоаміловим спиртом (24:1 v:v) для відмивання ДНК від фенолу. Зразки знову перемішати та центрифугувати ще 15 хвилин.
- 8) Верхню фазу перенести в нові пробірки, додати потрібний об'єм льодяного 100% етанолового спирту для осадження ДНК. Зразки обережно перемішати та залишити на ніч при температурі -20°С.
- 9) Через добу у більшості зразків видно осідання не тільки ДНК (у вигляді білих тяжів), але й великої кількості полісахаридів (жовто-коричневі грудки). В таких випадках згустки ДНК варто відділити стерильними пластиковими мікробіологічними петлями та перенести у нову пробірку із 100% етанолом.

- 10) Осадити ДНК центрифугуванням при температурі +4°C на найвищій швидкості протягом 30 хвилин.
- 11) Супернатант злити, до пелети ДНК додати рівний об'єм 70 % етанолового спирту та знову центрифугували півгодини при +4°C.
- 12) Спирт злити, пелети висушити у відкритих епендорфах у витяжній шафі.
- 13) Висушену пелету з ДНК розчинити у 50 мкл стерильної води подвійної дистиляції та зберігати у холодильнику при температурі + 4°C для подальшої ампліфікації.

ДОДАТОК В
Зразки *Cystoseira s.l.* та близькоспоріднених родів,
проаналізовані у дисертаційній роботі

*Таблиця В1. Оригінальні зразки *Cystoseira s.l.*, проаналізовані у дисертаційній роботі.*

	Прийнята назва таксону	Морфологічне визначення зразка (за Cormaci et al. (2012) та/або Зиннова, (1967))	Ваучер	Місце збору зразка	Координати	Дата	Отримані сіквенс (якщо сіквенс був опублікований – у дужках вказаний номер доступу у базі GenBank)			Колектор
							23S	COI	mt-spacer	
1.	<i>Ericaria barbatula</i> (Kützing) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira barbatula</i> Kützing	CulaCRE	Середземне море, Греція (о. Крит, Каламакі)	35°01'58.2"N 24°45'27.4"E	05.2018	-	+ (MT978056)	-	J. Neiva
2.			-	Середземне море, Італія (о. Сицилія, Портопало-ді-Капо-Пассеро)	36°40'56.4"N 15°08'17.9"E	02.2019	-	-	-	A. Falace, Savonitto <i>et al.</i> 2019
3.	<i>Ericaria crinita</i> (Duby) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira crinita</i> Duby	CcriMEN	Середземне море, Іспанія (Балеарські о-ви, о. Менорка, Санітъя)	40°04'21.4"N 4°05'11.2"E	07.2018	-	+ (MT978055)	-	J. Neiva
4.			CcriMAL	Середземне море, Мальта (о. Коміно, Блакитна лагуна)	36°00'49.7"N 14°19'26.8"E	06.2018	-	+ (MT978055)	-	
5.			CcriMIL	Середземне море, Італія (о. Сицилія, Капо ді Мілаццо)	38°15'46.5"N 15°14'37.4"E	06.2019	-	+ (MT978055)	-	
6.			CcriKLI	Середземне море, Греція (о. Крит, Калі Ліменес)	34°55'51.4"N 24°48'12.3"E	05.2018	-	+ (MT978056)	-	
7.			IC1	Адріатичне море, Італія (Трієстська затока)	45°36'25.5"N 13°43'38.0"E	03.2019	+	-	-	A. Falace
8.			IC2				+	+ (MT978054)	+ (MT978062)	
9.			IC3				-	-	-	
10.	<i>Gongolaria barbata</i> (Stackhouse) Kuntze	<i>Cystoseira barbata</i> (Stackhouse) C.Agardh	CbarMEN	Середземне море, Іспанія (Балеарські	40°03'36.7"N 4°08'14.1"E	07.2018	-	+ (MT978058)	-	J. Neiva

			о-ви, о. Менорка, затока Форнеллс)						
11.		CbarMAR	Середземне море, Італія (о. Сицилія, Марцамемі)	36°44'37.8"N 15°07'11.7"E	06.2019	-	+	(MT978057)	-
12.		ІВ1	Адріатичне море, Італія (Трієстська затока)	45°36'25.5"N 13°43'38.0"E	03.2019	+	-	+	(MT978063)
13.	ІВ2	-				-	-		
14.	ІВ3	+				-	+	(MT978063)	
15.			Чорне море, (Тарханкутський п-ів, м. Прибойний)	45°23'23.1"N 32°28'48.3"E	11.07.2012	-	-	-	
16.			Чорне море, (Ялтинська бухта)	44°29'34.6"N 34°09'54.8"E	03.05.2015	-	-	-	
17.			Чорне море, (окол. смт Нікіта, мис Мартьян)	44°30'19.8"N 34°14'32.5"E	11.10.2014	-	-	-	
18.			Чорне море, (Тарханкутський п-ів, Ярилгацька б., оз. Панське)	45°33'15.9"N 32°48'09.8"E	26.07.2015	-	-	-	
19.			Чорне море (Одеська обл., окол. с. Кошари, Тилігульський лиман)	46°40'11.5"N 31°09'41.0"E	14.07.2015	-	-	-	
20.	<i>Gongolaria barbata</i> (Black Sea)	<i>Cystoseira barbata</i>	Чорне море (Керченська протока, м. Керч)	45°17'25.2"N 36°25'27.1"E	09.08.2015	-	-	-	
21.		ВК1	Чорне море (окол. смт Коктебель, Коктебельська бухта)	44°56'57.5"N 35°14'47.1"E	20.02.2015	-	-	-	
22.		ВК2				-	-	-	
23.		ВК3				-	-	-	
24.		ВМ1	Чорне море, (окол. смт Нікіта, мис Мартьян)	44°30'19.8"N 34°14'32.5"E	20.08.2017	-	-	-	
25.		ВМ2				-	-	-	
26.		ВМ3				+	-	+	(MT978061)
27.		BDja1	Чорне море (Херсонська обл., о. Джарилгач)	46°02'31.6"N 32°56'14.8"E	2017	-	-	+	(MT978061)
28.		BDja2				-	-	-	
29.		BDja3				-	-	-	
30.		ВМег		44°49'50.8"N 35°01'39.9"E	15.09.2017	-	-	-	
31.		ВМег 2				-	-	-	

С. Садогурська

32.	<i>Gongolaria barbata</i> (Black Sea)	<i>Cystoseira barbata</i>	BMeg 3	Чорне море (мис Меганом, урочище Саракум)			-	-	-	
33.			BDop1	Чорне море, (Тарханкутський п-ів, урочище Джангуль)	45°26'01.1"N 32°31'13.3"E	2017	-	-	-	
34.			BDop2				-	-	+	(MT978060)
35.			BDop3				-	-	-	
36.			1	Чорне море, Болгарія (окол. с. Синеморець)	42°03'13.2"N 27°59'19.5"E	2017	-	-	-	
37.			2				-	-	-	
38.			3				-	-	-	
39.			4				-	-	-	
40.			5				-	-	-	
41.			BBg1	Чорне море, Болгарія (окол. м. Приморсько)	42°16'05.7"N 27°45'39.5"E	2017	+	+	+	(MT978053) (MT978061)
42.			BBg2				-	-	-	
43.			BBg3				-	-	-	
44.			BBg 4				-	-	-	
45.			BBg 5				-	-	-	
46.			BB1	Чорне море, (урочище Батіліман)	44°25'02.9"N 33°40'31.8"E	13.10.2018	-	-	-	
47.			BB2				-	+	+	
48.			BB3				+	+	+	(MT978053) (MT978061)
49.			BB 4							
50.			BB 5							
51.			BS1	Чорне море, (урочище Сотера)	44°44'06.3"N 34°30'43.8"E	14.10.2018	+	+	+	(MT978053) (MT978061)
52.			BS2				+	-	+	
53.			BS3				+	+	+	(MT978060)
54.			BS 4				-	-	-	
55.			BS 5				-	-	-	
56.			BT1	Чорне море (Одеська обл., окол. с. Кошари, Тилігульський лиман)	46°40'11.5"N 31°09'41.0"E	2018	+	+	+	(MT978053) (MT978061)
57.			BT2				+	-	+	
58.			BT3				-	-	-	
59.			BT4				-	-	-	
60.			BT5				-	-	-	
61.			BN1	Чорне море, (окол. смт Нікіта, мис Мартьян)	44°30'37.2"N 34°15'21.9"E	2019	+	+	+	(MT978053) (MT978061)
62.			BN2				+	-	+	
63.			BN3				-	-	-	

64.	<i>Gongolaria barbata</i> f. <i>repens</i> (A.D.Zinova & Kalugina) S.S. Sadogurska comb. nov.	<i>Cystoseira barbata</i> f. <i>repens</i> A.D.Zinova & Kalugina	CR1	Чорне море (Херсон- ська обл., о. Джа- рилгач)	46°02'31.6"N 32°56'14.8"E	2020	-	-	-	
65.			CR2				-	-	-	
66.			CR3				-	-	-	
67.			CR4				-	-	-	
68.			CR5				-	-	-	
69.	<i>Ericaria crinita</i> f. <i>bosporica</i> (Sauvageau) Sadogurska, Neiva & Israel in Sadogurska	<i>Cystoseira</i> <i>bosporica</i> Sauvageau		Чорне море, (Тархан- кутський п-ів, м. Прибойний)	45°23'23.1"N 32°28'48.3"E	11.07.2012	-	-	-	
70.				Чорне море, (Тархан- кутський п-ів, м. Прибойний)	44°29'34.6"N 34°09'54.8"E	03.05.2015	-	-	-	
71.				Чорне море, (Ялтин- ська бухта)	44°30'19.8"N 34°14'32.5"E	11.10.2014	-	-	-	
72.				Чорне море (окол. смт Гурзуф, скелі Адалари)	44°32'29.7"N 34°17'47.4"E	24.07.2015	-	-	-	
73.				СК1 СК2 СК3	Чорне море (окол. смт Коктебель, Кок- тебельська бухта)	44°56'57.5"N 35°14'47.1"E	20.02.2015	-	-	-
74.			-					-	-	
75.			-					-	-	
76.				CAAd1 CAAd2 CAAd3	Чорне море (окол. смт Гурзуф, скелі Адалари)	44°32'29.7"N 34°17'47.4"E	2017	-	-	-
77.								-	-	+
78.								-	-	(MT978059)
79.				CM1 CM2 CM3	Чорне море, (окол. смт Нікіта, мис Мар- тьян)	44°30'19.8"N 34°14'32.5"E	20.08.2017	+	-	-
80.								-	-	-
81.								-	-	-
82.				CMeg1 CMeg2 CMeg3	Чорне море (мис Ме- ганом, урочище Са- ракум)	44°49'50.8"N 35°01'39.9"E	15.09.2017	-	-	-
83.								-	-	+
84.								-	-	(MT978059)
85.				CDop	Чорне море, (Тархан- кутський п-ів, уро- чище Джангуль)	45°26'01.1"N 32°31'13.3"E	2017	-	-	+
86.				CBg1 CBg2 CBg3 CBg4 CBg5	Чорне море, Болгарія (окол. с. Синеморець)	42°16'05.7"N 27°45'39.5"E	2017	+	-	-
87.								-	+	+
88.								-	-	-
89.								-	-	-
90.								-	-	-
91.				1 2 3	Чорне море, Болгарія (окол. м. Примор- сько)	42°03'13.2"N 27°59'19.5"E	2017	-	-	-
92.		-	-					-		
93.		-	-					-		

94.	<i>Ericaria crinita f. bosphorica</i> (Sauvageau) Sadogurska, Neiva & Israel in Sadogurska	<i>Cystoseira bosphorica</i> Sauvageau	4				-	-	-	Ю. Красиленко		
95.			5					-	-		-	
96.			CBio	Чорне море (окол. с. Курортне, Карадаг, Біостанція)	44°54'39.5"N 35°12'07.1"E	2017		-	-		-	
97.			CBio 2					-	-		-	
98.			CBio 3					-	-		-	
99.			CF1	Чорне море (окол. м. Севастополь, мис Фіолент)	44°29'50.9"N 33°29'20.3"E	2017		-	-		-	
100.			CF2					-	-		-	
101.			CF3					-	-		-	
102.			CB1	Чорне море, (урочище Батіліман)	44°25'02.9"N 33°40'31.8"E	13.10.2018		-	-		-	
103.			CB2					+	-		+	
104.			CB3					+	+		+	
									(MT978052)		(MT978059)	
105.			CB4					-	-		-	
106.			CB5					-	-		-	
107.	CS1	Чорне море, (урочище Сотера)	44°44'06.3"N 34°30'43.8"E	14.10.2018		+	+	+				
108.	CS2					+	-	+				
109.	CS3					-	+	+				
110.	CS4					-	-	-				
111.	CS5					-	-	-				
112.	CN1	Чорне море, (окол. смт Нікіта, мис Мартьян)	44°30'37.2"N 34°15'21.9"E	2019		+	-	+				
113.	CN2					+	-	+				
114.	CN3					-	-	-				
115.	<i>Gongolaria rayssiae</i> (Ramon) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira sp.</i>	SK1	Левантійський басейн, Ізраїль (м. Хайфа, Тель Шикмона), глибина 2 м.	32°49'32.3"N 34°57'17.2"E	12.03.2019	-	-	-	С. Садогурська		
116.			SK2					+	+		+	
117.			SK3					-	-		-	
118.			SK4					-	-		-	
119.			SK5					-	-		-	
120.			SwS1	Левантійський басейн, Ізраїль (м. Хайфа, Тель Шикмона)	32°49'33.6"N 34°57'28.4"E	17.03.2019		+	+		+	
121.			SwS2									
122.			SwS3					-	-		-	
123.			CysW1	Левантійський басейн, Ізраїль (м. Хайфа, Тель Шикмона)	32°49'33.6"N 34°57'28.4"E	25.03.2019		-	-		-	
124.			CysW2						-		-	-
125.			CysW3						-		-	-
126.			CysW4						+		+	+
127.			CysW5						+		-	+
128.	Cw	Левантійський басейн, Ізраїль (м. Хайфа, Тель Шикмона)	32°49'33.6"N 34°57'28.4"E	28.03.2019		+	+	+				

129.	<i>Gongolaria rayssiae</i> (Ramon) Molinari & Guiry	RW1	Левантійський басейн, Ізраїль (м. Хайфа, Тель Шикмона)	32°49'33.6"N 34°57'28.4"E	03.04.2019	+	-	+									
130.						RW2	-	-		-							
131.						RW3	-	-		-							
132.						RW4	-	-		-							
133.						RW5	-	-		-							
134.		RSK2 (1)	Левантійський басейн, Ізраїль (м. Хайфа, Тель Шикмона), глибина 12 м	32°49'34.1"N 34°57'12.3"E	07.04.2019	-	-	-		M. Mulas							
135.						RSK2 (2)	-	-			-						
136.						RSK2 (3)	+	+			+						
137.		<i>Cystoseira rayssiae</i> (Ramon)	ICs1	Левантійський басейн, Ізраїль (м. Хайфа, пляж Хоф Кармель)	32°48'36.3"N 34°57'18.9"E	09.03.2019	-	-		-	C. Садогурська						
138.							ICs2	-		-		-					
139.							ICs3	-		-		-					
140.			AR1	Левантійський басейн, Ізраїль (заповідник Ахзів)			13.03.2019	-		-		-					
141.								BS1		Левантійський басейн, Ізраїль (заповідник ХаБонім)		32°38'32.7"N 34°55'16.6"E	09.04.2019	-	-	-	
142.														BS2	-	-	-
143.														BS3	-	-	-
144.														BS4	-	-	-
145.	BS5		+	+	+												
146.	BE1		Левантійський басейн, Ізраїль (заповідник ХаБонім)	32°38'32.7"N 34°55'16.6"E	09.04.2019		-	-	-								
147.							BE2	-	-	-							
148.							BE3	-	-	-							
149.							BE4	+	-	-							
150.							BE5	-	-	-							
151.	AY1		Левантійський басейн, Ізраїль (заповідник Ахзів, південна частина)	33°02'27.3"N 35°05'50.7"E	27.04.2019		-	-	-								
152.							AY2	+	-	+							
153.		AY3					-	-	-								
154.	AmR1	Левантійський басейн, Ізраїль (заповідник Ахзів, біля монументу)	33°03'20.7"N 35°06'08.4"E	06.05.2019		+	+	-									
155.						AmR2	-	-	-								
156.						AmR3	-	-	-								
157.						AmR4	-	-	-								
158.	DR1	Левантійський басейн, Ізраїль (пляж Дор, окол. кіббуца Нахшолім)	32°37'47.5"N 34°55'10.8"E	11.06.2019		-	-	-									
159.						DR2	-	-	-								
160.						DR3	-	-	-								
161.						DR4	+	-	+								
162.						DR5	+	-	-								
163.	BYR	Левантійський басейн, Ізраїль (Бат-Ям, окол. м. Тель-Авів)	32°01'19.7"N 34°44'14.9"E	24.06.2019		-	-	-	D. Ashkenazi								
164.						BYR	-	-		-							
165.	NA1				17.07.2019	-	-	-	C. Садогурська								

166.			NA2	Левантійський ба- сейн, Ізраїль (запо- відник Ахзів, біля монументу)	33°03'20.7"N 35°06'08.4"E		-	-	-		
167.			NA3				-	-	-		
168.			NA4				-	-	-		
169.	<i>Cystoseira compressa</i> (Esper) Gerloff & Nizamuddin	—"—	SC1	Левантійський ба- сейн, Ізраїль (м. Хайфа, Тель Шик- мона), глибина 2 м.	32°49'32.3"N 34°57'17.2"E	12.03.2019	+	+	+		
170.			SC2					-	-	-	
171.			SC3					-	-	-	
172.			SC4					-	-	-	
173.			BC1		Левантійський ба- сейн, Ізраїль (запо- відник ХаБонім)	32°38'32.7"N 34°55'16.6"E	09.04.2019	-	-	-	
174.			BC2					-	-	-	
175.			BC3					-	-	-	
176.			BC4					-	-	-	
177.			BC5					-	+	+	
178.			AC1		Левантійський ба- сейн, Ізраїль (запо- відник Ахзів)	33°03'46.1"N 35°06'13.4"E	27.04.2019	-	-	-	
179.			AC2					-	-	-	
180.			AC3					-	-	-	
181.			AmC1		Левантійський ба- сейн, Ізраїль (запо- відник Ахзів, біля монументу)	33°03'20.7"N 35°06'08.4"E	06.05.2019	-	-	-	
182.			AmC2					-	-	-	
183.			AmC3					-	-	-	
184.	<i>Cystoseira humilis</i> subsp. <i>pustulata</i> (Ercegović) S.S. Sadogurska et A. Israel comb. nov.	<i>Cystoseira compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> (Ercegovic) Verlaque	RC1	Левантійський ба- сейн, Ізраїль (запо- відник Рош-ХаНі- кра), на глибині 9 м.	33°05'28.3"N 35°06'11.0"E	22.05.2019	-	-	-	A. Aharonov	
185.			RC2					+	+		+
186.	<i>Cystoseira foeniculacea</i> (Linnaeus) Greville	—"—	BF	Левантійський ба- сейн, Ізраїль (запо- відник ХаБонім)	32°38'32.7"N 34°55'16.6"E	26.02.2019	-	-	-	M. Schonwald	
187.			CF	Левантійський ба- сейн, Ізраїль (пляж Дор, окол. кімбуца Нахшолім)	32°37'47.5"N 34°55'10.8"E	31.07.2019	-	-	-	C. Садогурська	

Таблиця В2. Нуклеотидні послідовності *Cystoseira s.l.* та близькоспоріднених родів, опубліковані у базах даних GenBank та/або BOLD.

	Прийнята назва таксону	Назва таксону, вказана в оригінальній публікації	Ваучер	Місце збору зразка	Дата	GenBank/BOLD код доступу			Джерело
						23S	COI	mt-spacer	
	<i>Bifurcaria bifurcata</i> R.Ross	—" —	PC:FR287	France (Brittany, Santec)	04.1999	FM958373	-	FM992996	[1]
2.	<i>B. bifurcata</i>	—" —	FRA0520	France (Brittany, Roscoff)	03.2005	-	EU681394	-	[2]
3.	<i>Carpoglossum confluens</i> (R.Brown ex Turner) Kützing	—" —	PC FR69	Australia (Beachport, South Australia)	02.1997	FM958339	-	FM992998	[1]
4.	<i>Cystoseira aurantia</i> Kützing	—" —	TFC:15276	Spain (Canary Islands, Tenerife, Buenavista)	05.2017	MH493059	-	-	[3]
5.	<i>Cystoseira compressa</i> (Esper) Gerloff & Nizamuddin	—" —	L:0609343	Spain (Tenerife, Punta del Hidalgo)		FM958355	-	FM993015	[1]
6.	<i>C. compressa</i>	—" —	MB6	Portugal (Albufeira, Olhos de Água)		MF767960	MF768039 (PHAZO03 7-10)	MF767995	[3]
7.	<i>C. compressa</i>	—" —	RB25	Spain (Girona, Blanes)		-	-	MF767996	[3]
8.	<i>C. compressa</i>	—" —	PG072363	Spain (Tenerife, Mesa del Mar)		-	MF768036	-	[3]
9.	<i>C. compressa</i>	—" —	MD0000506	Spain (Tenerife, Mesa del Mar)		-	MF768037	-	[3]
10.	<i>C. compressa</i>	—" —	MB4	Portugal (Albufeira, Arrifes)		-	MF768038	-	[3]
11.	<i>C. compressa</i>	—" —	MD0000360	Spain (Tenerife, Mesa del Mar)		-	MF768040	-	[3]
12.	<i>C. compressa</i>	—" —	IOLR-MM00640	Israel (Tel Shikmona, Haifa)	04.2018	-	MK388673	-	[4]
13.	<i>Cystoseira humilis</i> subsp. <i>pustulata</i> (Ercegović) S.S. Sadogurska et A. Israel comb. nov.	<i>Cystoseira compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> (Ercegovic) Verlaque	L:0609427	Italy (Sicily, Marzameni)		FM958354	-	FM993014	[1]
14.	<i>C. humilis</i> subsp. <i>pustulata</i>	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i>	MBR103	Spain (Almería, La Isleta del Moro)			MF768042	MF767998	[3]
15.	<i>C. humilis</i> subsp. <i>pustulata</i>	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i>	MBR67	Spain (Almería, La Isleta del Moro)		-	MF768043	-	[3]

16.	<i>C. humilis</i> subsp. <i>pustulata</i>	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i>	MD0003137	Portugal (Graciosa Is, Carapacho)		MF767958	MF768044	-	[3]
17.	<i>Cystoseira foeniculacea</i> (Linnaeus) Greville	—"—	L:0609350	Spain (Tenerife, Punta del Hidalgo)		FM958353	-	FM993013	[1]
18.	<i>C. foeniculacea</i>	—"—	MD0000421	Spain (Tenerife, Mesa del Mar)		MF767965	MF768048	MF768002	[3]
19.	<i>C. foeniculacea</i>	—"—	MD0000403	Spain (Tenerife, Mesa del Mar)		-	MF768049	MF768001	[3]
20.	<i>C. foeniculacea</i>	—"—		Greece (Mades, Crete)	05.2018		MK370732		[4]
21.	<i>Cystoseira humilis</i> Schousboe ex Kützing	—"—	MB7	Portugal (Albufeira, Manuel Lourenço)		KF525359	MF768046		[3]
22.	<i>C. humilis</i>	—"—	PG071164	Portugal (Madeira Is, Canizo)		MF767964	PHAZO013-10.COI-5P	MF768000	[3]
23.	<i>C. humilis</i>	—"—	PG071220	Portugal (Madeira Is, Canizo)		-	MF768045	MF767999	[3]
24.	<i>C. humilis</i>	—"—	TFC:15267	Spain (Canary Islands, Tenerife, Punta del Hidalgo)	05-Nov-2015	MH493058	-	-	[5]
25.	<i>C. humilis</i>	—"—	UA18	Spain (Cabo de las Huertas, Alicante)	05.2018	-	-	MW065780	[11]
26.	<i>Cystoseira humilis</i> var. <i>myriophylloides</i> (Sauvageau) J.H.Price & D.M.John	—"—	MBR22	Spain (Cadiz, El Mirlo)		MF767963	MF768047	MF767997	[3]
27.	<i>Cystoseira sonderi</i> (Kützing) Piccone	—"—	L CANCAP-VII 9718	Cape Verde (Branco)	09.1986	-	-	FM993040	[1]
28.	<i>C. sonderi</i>	—"—	L CANCAP-VII 8621	Cape Verde (Bay of Tarrafal, São Tiago)	08.1986	-	-	FM993041	[1]
29.	<i>Ericaria amentacea</i> (C.Agardh) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira amentacea</i> var. <i>stricta</i> Montagne	L 0609446	Italy (Sicily, Santa Maria la Scala)	06.2005	-	-	FM993016	[1]
30.	<i>E. amentacea</i>	<i>Cystoseira amentacea</i> (C.Agardh) Bory	L 0609436	Italy (Sicily, Capo Passero)	06.2005	FM958359	-	FM993021	[1]
31.	<i>E. amentacea</i>	<i>C. amentacea</i>	MBR95	Spain (Almeria, Las Negras)		-	MF768050	MF768003	[3]
32.	<i>E. amentacea</i>	<i>C. amentacea</i>	GV3	Spain (Almeria, Guardias Viejas)		MF767983	MF768051	MF768004	[3]
33.	<i>Ericaria barbatula</i> (Kützing) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira barbatula</i> Kützing	L 0609441	Italy (Sicily, Marzameni)	06.2005	FM958365	-	-	[1]
34.	<i>Ericaria brachycarpa</i> (J.Agardh) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira brachycarpa</i> J. Agardh	PC FR194	France (Banyuls-sur-Mer)	07.2004	-	-	FM993023	[1]

35.	<i>E. brachycarpa</i>	<i>C. brachycarpa</i>	L 0609414	Italy (Sicily, Santa Maria la Scala)	06.2005	FM958362	-	FM993026	[1]
36.	<i>E. brachycarpa</i>	<i>C. brachycarpa</i>	L 0609404	Italy Capo Milazzo, Sicily	06.2005	-	-	FM993027	[1]
37.	<i>E. brachycarpa</i>	<i>C. brachycarpa</i>	L SGAD1633	Italy (Sicily, Salina I., Aeolian Is.)	05.2006	-	-	FM993028	[1]
38.	<i>E. brachycarpa</i>	<i>Cystoseira brachycarpa</i> var. <i>balearica</i> (Sauvageau) Giaccone	L 0609308	Spain (Balears, Menorca, La Llosa d'en Patro Pere)	06.2006	FM958361	-	FM993025	[1]
39.	<i>Ericaria crinita</i> (Duby) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira crinita</i> Duby	L 0609440	Italy (Sicily, Marzameni)	06.2005	FM958360	-	FM993024	[1]
40.	<i>E. crinita</i>	<i>C. crinita</i>	PC FR134	France (Collioure)	06.1905	-	-	as FM993030	[1]
41.	<i>E. crinita</i>	<i>C. crinita</i>	L 0609314	Spain (Balears, Menorca, Cala Mica)	06.2006	-	-	FM993030	[1]
42.	<i>E. crinita</i>	<i>C. crinita</i>	L 0609275	Spain (Balears, Menorca, Illots de Tirant)	06.2006	FM958363	-	-	[1]
43.	<i>E. crinita</i>	<i>C. crinita</i>	MBR90	France (Antibes, Pointe l'lette)		MF767984	-	MF768018	[3]
44.	<i>Ericaria funkii</i> (Schiffner ex Gerloff & Nizamuddin) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira funkii</i> Schiffner ex Gerloff & Nizamuddin	L 0609449	Italy (Sicily, Salina I., Aeolian Is.)	06.2005	FM958357	-	FM993018	[1]
45.	<i>Ericaria mediterranea</i> (Sauvageau) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira mediterranea</i> Sauvageau	PC FR97	France (Ile Grosse, Banyuls-sur-Mer)	08.1997	-	-	as FM993022	[1]
46.	<i>E. mediterranea</i>	<i>C. mediterranea</i>	BL14	Spain (Girona, Blanes)		KF525356	MF768064	MF768006	[3]
47.	<i>E. mediterranea</i>	<i>C. mediterranea</i>	BL5	Spain (Girona, Blanes)		-	MF768065	KF525365	[3]
48.	<i>Ericaria selaginoides</i> (Linnaeus) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira tamariscifolia</i> (Hudson) Papenfuss	SANT16325	Spain (A Coruña, Galicia)	08.2005	FM958370	-	FM993020	[1]
49.	<i>E. selaginoides</i>	<i>C. tamariscifolia</i>	CB5	Spain (Malaga, Calaburras)		-	MF768053	MF768007	[3]
50.	<i>E. selaginoides</i>	<i>C. tamariscifolia</i>	MB11	Portugal (Albufeira, Olhos de Água)		MF767993	MF768055	MF768008	[3]
51.	<i>E. selaginoides</i>	<i>C. tamariscifolia</i>	HE7	Spain (Granada, Herradura)		-	-	MF768011	[3]
52.	<i>E. selaginoides</i>	<i>C. tamariscifolia</i>	MB8	Portugal (Viana do Castelo, Areosa)		-	-	MF768015	[3]
53.	<i>E. selaginoides</i>	<i>C. tamariscifolia</i>	MB9	Portugal (Albufeira, Manuel Lourenzo)		-	-	MF768016	[3]
54.	<i>E. selaginoides</i>	<i>C. tamariscifolia</i>	TA2	Spain (Cadiz, El Mirlo)		-	MF768063	MF768017	[3]

55.	<i>Ericaria zosteroides</i> (C.Agardh) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira zosteroides</i> C.Agardh	L 0609421	Italy (Sicily, Santa Maria la Scala)	06.2005	FM958366	-	FM993032	[1]
56.	<i>Gongolaria abies-marina</i> (S.G.Gmelin) Kuntze	<i>Cystoseira abies-marina</i> (S.G.Gmelin) C.Agardh	L 0609338	Spain (Canary Islands, Tenerife)	01.2007	FM958376	-	FM993042	[1]
57.	<i>G. abies-marina</i>	<i>C. abies-marina</i>	MD0000557	Spain (Tenerife, Punta del Hidalgo)		MF767967	MF768069	MF768019	[3]
58.	<i>G. abies-marina</i>	<i>C. abies-marina</i>	MD0000746	Portugal (S. Miguel Is, Ponta dos Mosteiros)		MF767969	MF768070 (PHAZO15 6-10)	MF768020	[3]
59.	<i>G. abies-marina</i>	<i>C. abies-marina</i>	PG072209	Spain (Tenerife, Punta del Hidalgo)		-	MF768066	MF768021	[3]
60.	<i>G. abies-marina</i>	<i>C. abies-marina</i>	MD0000778	Portugal (S. Miguel Is, Ponta dos Mosteiros)		-	-	MF768022	[3]
61.	<i>G. abies-marina</i>	<i>C. abies-marina</i>	MP14/PG081 405	Malta (Xghajra)		-	-	MF768023	[3]
62.	<i>Gongolaria baccata</i> (S.G.Gmelin) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira baccata</i> (S.G.Gmelin) P.C.Silva	SANT16322	Spain (A Coruña, Galicia)	08.2005	FM958368	-	FM993034	[1]
63.	<i>G. baccata</i>	<i>C. baccata</i>	FRA0487	France (Brittany, Roscoff)	07.2005	-	EU681399	-	[2]
64.	<i>G. baccata</i>	<i>C. baccata</i>	MB1	Portugal (Viana do Castelo, Areosa)		MF767978	MF768078	MF768024	[3]
65.	<i>G. baccata</i>	<i>C. baccata</i>	MB2	Portugal (Caminha, Moledo)		-	MF768079	MF768025	[3]
66.	<i>Gongolaria barbata</i> (Stackhouse) Kuntze	<i>Cystoseira barbata</i> (Stackhouse) C.Agardh	L 0609427	Italy (Sicily, Marzameni)	06.2005	as FM958375	-	as FM993038	[1]
67.	<i>G. barbata</i>	<i>C. barbata</i>	L 0609316	Spain (Menorca, Moll d'es Miami, Bay of Fornells)	06.2006	FM958378	-	FM993043	[1]
68.	<i>G. barbata</i>	<i>C. barbata</i>	L 0609432	Italy (Sicily, Marzameni)	06.2005	FM958379	-	FM993044	[1]
69.	<i>G. barbata?</i>	<i>C. barbata</i> f. <i>aurantia</i>	MBR87	Spain (Cadiz, Santibacez)		MF767972	MF768074	MF768028	[3]
70.	<i>G. barbata</i>	<i>C. barbata</i>	SAM531	Italy, Certosa Island, Venice Lagoon	05.2011	-	KY682970	-	[6]
71.	<i>G. barbata</i>	<i>Cystoseira baccata</i>	Bsex-101	Turkey (Black Sea)		-	KP136545	-	[7]
72.	<i>Gongolaria elegans</i> (Sauvageau) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira elegans</i> Sauvageau	L 0609444	Italy (Sicily Capo Passero)		FM958375	-	FM993038	[1]
73.	<i>G. elegans</i>	<i>C. elegans</i>	MBR68	Spain (Almeria, El Playazo)		MF767973	-	MF768029	[3]
74.	<i>Gongolaria mauritanica</i> (Sauvageau) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira mauritanica</i> Sauvageau	MBR18	Spain (Cadiz, El Mirlo)		MF767976	MF768073	MF768026	[3]
75.	<i>G. mauritanica</i>	<i>C. mauritanica</i>	TFCPhyc 15271	Spain (Tenerife, Punta del Hidalgo)	11.2015	MH493061	-	-	[5]

76.	<i>Gongolaria montagnei</i> (C.Agardh) Kuntze	<i>Cystoseira spinosa</i> Sauvageau	C_spinosa_3	Croatia (Brač Is.)	03.2010	-	-	HQ438493	[8]
77.	<i>G. montagnei</i>	<i>C. spinosa</i>	C_spinosa_1	Croatia (Brač Is.)	03.2010	-	-	HQ438492	[8]
78.	<i>G. montagnei</i>	<i>Cystoseira montagnei</i> C.Agardh	ALI4	Spain (Alicante, Santa Pola)		MF767977	MF768072	MF768032	[3]
79.	<i>G. montagnei</i>	<i>C. montagnei</i>	MBR24	Spain (Almeria, La Serena)		-	-	MF768033	[3]
80.	<i>G. montagnei</i>	<i>Treptacantha ballesterosii</i> Orellana & Sanson	TbalCAB01	Spain (Balears, Cabrera)	11.2017	-	MK370731	-	[4]
81.	<i>Gongolaria montagnei</i> var. <i>tenuior</i> (Ercegovic) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira spinosa</i> var. <i>tenuior</i> (Ercegovic) M.Cormaci, G.Furnari, B.Scammacca, & D.Serio	L 0609312	Spain (Balears, Menorca, Cala Mica)	06.2006	FM958374	-	FM993037	[1]
82.	<i>Gongolaria nodicaulis</i> (Withering) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira nodicaulis</i> (Withering) M.Roberts	PC FR289	France (Brittany Santec)	06.1995	FM958369	-	FM993036	[1]
83.	<i>G. nodicaulis</i>	<i>C. nodicaulis</i>	TJS0065	France (Brittany, Roscoff)	06.2007	-	EU681400	-	[2]
84.	<i>G. nodicaulis</i>	<i>C. nodicaulis</i>	MB14.2	Spain (A Coruça, Santa Marica)		MF767974	MF768076	MF768030	[3]
85.	<i>G. nodicaulis</i>	<i>C. nodicaulis</i>	MB18	Spain (Coruça, Santa Marica)		-	MF768077	MF768031	[3]
86.	<i>Gongolaria squarrosa</i> (De Notaris) Kuntze	<i>Cystoseira squarrosa</i> De Notaris	C_squarrosa_1	Croatia (Dubrovnik city area)	07.2010	HQ438491	-	HQ438494	[8]
87.	<i>Gongolaria usneoides</i> (Linnaeus) Molinari & Guiry	<i>Cystoseira usneoides</i> (Linnaeus) M.Roberts	SANT15803	Spain (A Coruña, Galicia)	06.2005	FM958367	-	FM993033	[1]
88.	<i>G. usneoides</i>	<i>C. usneoides</i>	MB21	Portugal (Albufeira, Olhos de Água)		MF767980	MF768082	MF768034	[3]
89.	<i>G. usneoides</i>	<i>C. usneoides</i>	MB3	Portugal (Aljezur, Odeceixe)		-	-	MF768035	[3]
90.	<i>G. usneoides</i>	<i>C. usneoides</i>	MB15	Portugal (Albufeira, Manuel Lourenço)		-	-	KF525362	[3]
91.	<i>Halidrys siliquosa</i> (Linnaeus) Lyngbye	—"	L 0609358	France (Granville, Normandy)	08.2006	FM958380	-	FM993046	[1]
92.	<i>Polycladia myrica</i> (S.G.Gmelin) Draisma, Ballesteros, F.Rousseau & T.Thibaut	<i>Cystoseira myrica</i> (S.G.Gmelin) C.Agardh	L SGAD1600	South Africa (Rocktail Bay, KwaZulu Natal)		FM958349	-	FM993009	[1]
93.	<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt	—"	-	Netherlands (Zeelandbrug, Oosterschelde)	1999	FM958392	-	FM993059	[1]

94.	<i>Sirophysalis trinodis</i> (Forsskål) Kützing	<i>Cystoseira trinodis</i> (Forsskål) C.Agardh	L:SGAD0509 396	Indonesia (Thousand Islands, Semak Daun)	09.2005	FM958348	-	FM993008	[1]
95.	<i>S. trinodis</i>	<i>C. trinodis</i>	AD-A95058A	Australia (South Australia, Glenelg)	06.2010	-	KF285949	-	[9]
96.	<i>Stephanocystis geminata</i> (C.Agardh) Draisma, Ballesteros, F.Rousseau & T.Thibaut	<i>Cystoseira geminata</i> C.Agardh	GWS004223	Canada (British Columbia)	06.2006	-	FJ409138	-	[10]
97.	<i>Stephanocystis hakodatensis</i> (Yendo) Draisma, Ballesteros, F.Rousseau & T.Thibaut	<i>Cystoseira hakodatensis</i> (Yendo) Fensholt	SAP086290	Japan (Muroran, Hokkaido)	04.1999	FM958350	-	FM993010	[1]
98.	<i>Turbinaria ornata</i> (Turner) J.Agardh	— " —	L:SGAD0509 269	Indonesia (Pulau Sepa, Thousand Islands, Java)	09.2005	FM958414	-	FM993083	[1]
Посилання:									
<ol style="list-style-type: none"> 1. Draisma, S.G.A., Ballesteros, F., Rousseau, F. & Thibaut, T. (2010). DNA sequence data demonstrate the polyphyly of the genus <i>Cystoseira</i> and other <i>Sargassaceae</i> genera (Phaeophyceae). <i>Journal of Phycology</i> 46: 1329–1345. 2. Silberfeld T., Leigh J.W., Verbruggen H., Cruaud C., Reviere B. de & Rousseau F. (2010) A multi-locus time-calibrated phylogeny of the brown algae (Heterokonta, Ochrophyta, Phaeophyceae): Investigation the evolutionary nature of the “brown algal crown radiation”. <i>Molecular phylogenetics and evolution</i> 56: 659–674. 3. 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 <i>Cystoseira</i> (<i>Fucales</i>) from the Atlantic-Mediterranean region based on mitochondrial sequences. <i>PLoS one</i> 14(1): e0210143. DOI: 4. Mulas, M., Neiva, J., Sadogurska, S.S., Ballesteros, E., Serrão, E.A., Rilov, G. & Israel, A. (2020) Genetic affinities and biogeography of putative Levantine-endemic seaweed <i>Treptacantha rayssiae</i> (Ramon) M.Mulas, J.Neiva & A.Israel, <i>comb. nov.</i> (Phaeophyceae). <i>Cryptogamie, Algologie</i> 41 (10): 91–103. 5. Orellana, S., Hernández, M., & Sansón, M. (2019) Diversity of <i>Cystoseira sensu lato</i> (Fucales, Phaeophyceae) in the eastern Atlantic and Mediterranean based on morphological and DNA evidence, including <i>Carpodesmia</i> gen. emend. and <i>Treptacantha</i> gen. emend. <i>European Journal of Phycology</i>, 54(3): 447–465. 6. Rizzo, C., Genovese G., Morabito M., Faggio C., Pagano M., Spano A. (2017) Potential Antibacterial Activity of Marine Macroalgae against Pathogens Relevant for Aquaculture and Human Health. <i>Journal of Pure and Applied Microbiology</i> 11 (4): 1695–1706. 7. Kolukirik, M., Karahan, A. & Öztürk, D.I. (2015) Direct Submission on database GENBANK. <i>Environmental Sciences, Bogazici University, Hisar Campus, Bebek, Istanbul 34342, Turkey.</i> 8. Rožić S. Molecular identification of the brown algae, <i>Cystoseira</i> spp. (Phaeophyceae, Fucales) from the Adriatic Sea – preliminary results / Rožić S. [et all.] // <i>Acta Adriatica</i>. – 2012. – Vol. 53 (3). – P. 447- 456. 9. Soisup, N. (2014) <i>Molecular systematics of selected Australian brown algae</i>. PhD Thesis. Adelaide, School of Earth and Environmental Sciences, 177 p. 10. McDevit, D. C., & Saunders, G. W. (2009) On the utility of DNA barcoding for species differentiation among brown macroalgae (Phaeophyceae) including a novel extraction protocol. <i>Phycological research</i> 57(2): 131–141. 11. Jódar-Pérez, A. B., Terradas-Fernández, M., López-Moya, F., Asensio-Berbegal, L., & López-Llorca, L. V. (2020). Multidisciplinary Analysis of <i>Cystoseira sensu lato</i> (SE Spain) Suggest a Complex Colonization of the Mediterranean. <i>Journal of Marine Science and Engineering</i>, 8(12), 961. 									

ДОДАТОК Г

Еволюційні дистанції між нуклеотидними послідовностями таксонів *Cystoseira* s.l.

Табл. Г1. Еволюційна дистанція між нуклеотидними послідовностями 23S рДНК таксонів *Cystoseira* s.l. (значення показані у %; Ід. – ідентичні сіквенси (генетична дистанція = 0); червоним кольором виділені результати в діапазоні 0-0,5%, жовто-гарячим – 0,5-1%, зеленим – у випадку розбіжностей > 1%. Напівжирним шрифтом виділені сіквенси, отримані автором)

Г1а. *Ericaria*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
1	<i>C. bosphorica</i> (Black Sea, Ukraine) CB2	Ід.																
2	<i>C. bosphorica</i> (Black Sea, Bulgaria) CBg1	0,26	Ід.															
3	<i>C. crinita</i> (Adriatic Sea, Italy) IC2, IC1	0,79	0,79	Ід.														
4	<i>E. crinita</i> MF767984	Ід.	Ід.	0,79	Ід.													
5	<i>E. crinita</i> FM958363	0,26	0,52	0,79	0,26	Ід.												
6	<i>E. crinita</i> FM958360	0,79	1,05	0,26	0,79	0,52	Ід.											
7	<i>E. barbatula</i> FM958365	1,60	1,60	1,07	1,60	1,33	0,80	Ід.										
8	<i>E. brachycarpa</i> FM958362	0,52	0,78	1,05	0,52	0,26	0,79	1,60	Ід.									
9	<i>E. brachycarpa</i> FM958361	0,26	0,52	0,79	0,26	Ід.	0,52	1,33	0,26	Ід.								
10	<i>E. selaginoides</i> MF767993	3,47	3,75	4,06	3,48	3,19	3,75	4,65	3,40	3,21	Ід.							
11	<i>E. selaginoides</i> FM958370	4,02	4,30	3,51	4,03	3,73	3,21	4,09	4,01	3,75	0,52	Ід.						
12	<i>E. amentacea</i> MF767983	4,02	4,30	3,51	4,03	3,73	3,21	4,09	4,01	3,75	0,52	Ід.	Ід.					
13	<i>E. amentacea</i> FM958359	3,47	3,47	3,75	3,47	3,16	3,17	4,11	3,45	3,17	1,70	1,99	1,99	Ід.				
14	<i>E. mediterranea</i> KF525356	3,47	3,74	2,96	3,48	3,19	2,66	3,53	3,46	3,20	1,04	0,52	0,52	1,70	Ід.			
15	<i>E. funkii</i> FM958357	3,47	3,74	4,06	3,48	3,19	3,75	4,65	3,46	3,20	1,04	1,57	1,57	1,99	1,04	Ід.		
16	<i>E. zosteroides</i> FM958366	2,92	3,20	2,14	2,93	2,66	2,12	2,98	2,92	2,67	2,39	1,86	1,86	2,00	1,58	2,66	Ід.	
17	<i>Bifurcaria bifurcata</i> FM958373	6,31	6,60	6,38	6,33	6,01	6,04	6,60	6,29	6,04	6,87	6,87	6,87	6,47	6,86	7,44	6,621	Ід.

Г16. *Gongolaria*

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	<i>C. barbata</i> (Black Sea) BB3, BBg2, BT1	Лд.																		
2	<i>G. barbata</i> (Adriatic Sea, Italy) IB1, IB3	Лд.	Лд.																	
3	<i>G. barbata</i> FM958378-78	Лд.	Лд.	Лд.																
4	<i>G. barbata</i> FM958375	2,68	2,68	2,68	Лд.															
5	<i>G. baccata</i> MF767978	3,14	3,14	3,14	2,91	Лд.														
6	<i>G. baccata</i> FM958368	2,90	2,90	2,90	2,68	Лд.	Лд.													
7	<i>C. rayssiae</i> (Med. Sea, Israel) BE4	0,79	0,79	0,79	1,33	2,32	2,14	Лд.												
8	<i>Cystoseira</i> sp. (Med. Sea, Israel) RSK23	0,79	0,79	0,79	1,33	2,32	2,14	Лд.	Лд.											
9	<i>G. mauritanica</i> MH493061	0,88	0,88	0,88	1,18	2,38	2,38	Лд.	Лд.	Лд.										
10	<i>G. montagnei</i> MF767977, FM958374	1,59	1,59	1,59	1,33	2,31	2,14	0,79	0,79	0,87	Лд.									
11	<i>G. nodicaulis</i> MF767974, FM958369	1,59	1,59	1,59	1,33	2,31	2,14	0,79	0,79	0,87	Лд.	Лд.								
12	<i>G. barbata</i> f. <i>aurantia</i> MF767972	1,59	1,59	1,59	1,33	2,31	2,14	0,79	0,79	0,87	Лд.	Лд.	Лд.							
13	<i>G. mauritanica</i> MF767976	1,59	1,59	1,59	1,33	2,31	2,14	0,79	0,79	0,87	Лд.	Лд.	Лд.	Лд.						
14	<i>G. elegans</i> MF767973	1,32	1,32	1,32	1,60	2,61	2,41	0,52	0,52	0,58	0,52	0,52	0,52	0,52	Лд.					
15	<i>G. usneoides</i> MF767980, FM958367	2,89	2,89	2,89	2,40	1,11	1,03	1,86	1,86	2,07	1,86	1,86	1,86	1,86	2,13	Лд.				
16	<i>G. squarrosa</i> , HQ438491	2,68	2,68	2,68	Лд.	2,91	2,68	1,33	1,33	1,18	1,33	1,33	1,33	1,33	1,60	2,40	Лд.			
17	<i>G. elegans</i> , FM958375	2,68	2,68	2,68	Лд.	2,91	2,68	1,33	1,33	1,18	1,33	1,33	1,33	1,33	1,60	2,40	Лд.	Лд.		
18	<i>G. abies-marina</i> , FM958376, MF767967, MF767969	3,16	3,16	3,16	3,78	4,62	4,26	2,40	2,40	2,67	3,23	3,23	3,23	3,23	2,95	4,25	3,78	3,78	Лд.	
19	<i>Bifurcaria bifurcata</i> FM958373	10,05	10,05	10,05	7,94	9,93	9,74	8,49	8,49	8,44	9,09	9,09	9,09	9,09	8,50	10,03	7,94	7,94	10,33	Лд.

Г1В. *Cystoseira* s.s.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	<i>C. compressa</i> (Med Sea, HaBonim, Israel) BC5a, SC1	Лд.									
2	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> (Med Sea, Rosh-haNicra, Israel) RC2	0,77	Лд.								
3	<i>C. compressa</i> FM958355	0,26	1,03	Лд.							
4	<i>C. compressa</i> MF767960	Лд.	0,77	0,26	Лд.						
5	<i>C. aurantia</i> MH493059	Лд.	0,85	0,28	Лд.	Лд.					
6	<i>C. humilis</i> MF767964, MH493058, KF525359	0,28	0,55	0,55	0,28	0,31	Лд.				
7	<i>C. humilis</i> var. <i>myriophylloides</i> MF767963	0,26	0,51	0,51	0,26	0,28	Лд.	Лд.			
8	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> MF767958 FM958354	0,77	Лд.	1,03	0,77	0,85	0,55	0,51	Лд.		
9	<i>C. foeniculacea</i> FM958353, MF767965	1,82	2,07	2,08	1,82	2,01	1,68	1,56	2,08	Лд.	
10	<i>Stephanosystis hakodatensis</i> FM958350	4,24	4,50	4,51	4,25	4,40	4,29	3,97	4,51	5,06	Лд.

Табл. Г2. Еволюційна дистанція між нуклеотидними послідовностями COI таксонів *Cystoseira* s.l.Г2а. *Ericaria*

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>C. bosporica</i> (Black Sea, Ukraine) CB3, CS1	Лд.													
2	<i>C. bosporica</i> (Black Sea, Bulgaria) CBg1	Лд.	Лд.												
3	<i>E. crinita</i> (Adriatic, Sea, Italy) IC2	0,32	0,32	Лд.											
4	<i>E. crinita</i> (Med. Sea, Crete, Greece) CcriKLI01	0,32	0,32	0,64	Лд.										
5	<i>E. crinita</i> (Med. Sea, Malta) CcriMAL01	Лд.	Лд.	0,32	0,32	Лд.									
6	<i>E. crinita</i> (Med. Sea, Menorca, Spain) CcriMEN01	Лд.	Лд.	0,32	0,32	Лд.	Лд.								
7	<i>E. crinita</i> (Med. Sea, Sicily, Italy) CcriMIL01	Лд.	Лд.	0,32	0,32	Лд.	Лд.	Лд.							
8	<i>E. barbatula</i> (Med. Sea, Crete, Greece) CulaCRE02	0,32	0,32	0,64	Лд.	Лд.	0,32	0,32	Лд.						
9	<i>E. amentacea</i> MF768051-52	3,01	3,01	3,01	3,35	3,01	3,01	3,01	3,35	Лд.					
10	<i>E. amentacea</i> MF768050	3,01	3,01	3,01	3,01	3,01	3,01	3,01	3,01	0,32	Лд.				
11	<i>E. tamariscifolia</i> MF768053 MF768055 EU681401	3,01	3,01	3,01	3,35	3,01	3,01	3,01	3,35	0	0,32	Лд.			
12	<i>E. tamariscifolia</i> MF768063	2,84	2,84	2,84	3,18	2,84	2,84	2,84	3,18	0,16	0,48	0,16	Лд.		
13	<i>E. mediterranea</i> MF768064-65	3,36	3,36	3,36	3,71	3,36	3,36	3,36	3,71	0,97	0,97	0,97	1,13	Лд.	
14	<i>Bifurcaria bifurcata</i> EU681394	8,35	8,35	8,35	8,33	8,35	8,35	8,35	8,33	8,50	8,50	8,50	8,31	8,50	Лд.

Г2б. *Gongolaria*

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	<i>C. barbata</i> (Black Sea) BS1, BS3, BB2_BB3, BN1, BT1	Лд.																		
2	<i>G. barbata</i> (Med. Sea, Sicily, Italy) CbarMAR01	0,33	Лд.																	
3	<i>G. barbata</i> (Med. Sea, Menorca, Spain) CbarMEN01	0,16	0,16	Лд.																
4	<i>G. barbata</i> (Med. Sea, Italy) KY682970	0,16	0,16	Лд.	Лд.															
5	<i>G. barbata</i> (Black Sea, Turkey) KP136545	0,23	0,46	0,46	0,46	Лд.														
6	<i>C. barbata</i> f. <i>aurantia</i> MF768074	2,88	2,96	2,79	2,66	3,80	Лд.													
7	<i>G. baccata</i> EU681399	3,85	4,13	3,97	3,93	3,55	3,77	Лд.												
8	<i>G. baccata</i> MF768078	3,36	3,63	3,46	3,45	3,55	3,29	0,46	Лд.											
9	<i>G. usneoides</i> MF768083	2,38	2,78	2,61	2,49	3,06	2,33	2,17	1,70	Лд.										
10	<i>G. usneoides</i> MF768082	2,38	2,78	2,61	2,49	3,06	2,33	2,17	1,70	Лд.	Лд.									
11	<i>C. rayssiae</i> (Med. Sea, Israel) AmR1, BS5b, SK2	3,04	3,30	3,13	2,98	4,05	1,23	3,93	3,45	2,49	2,49	Лд.								
12	<i>Cystoseira</i> sp. (Med. Sea, Israel) SwS1, RSK23, CW, CysW4	3,20	3,30	3,13	3,13	4,05	1,30	3,97	3,46	2,61	2,61	Лд.	Лд.							
13	<i>G. mauritanica</i> MF768073	2,55	2,62	2,45	2,33	3,31	0,31	3,44	2,96	2,01	2,01	0,92	0,97	Лд.						
14	<i>G. montagnei</i> MF768072	2,87	2,95	2,79	2,65	3,79	0,61	3,44	2,96	2,33	2,33	1,23	1,29	0,30	Лд.					
15	<i>G. montagnei</i> MK370731	2,68	2,62	2,45	2,45	3,31	0,32	3,45	2,95	2,11	2,11	0,97	0,97	Лд.	0,32	Лд.				
16	<i>G. nodicaulis</i> EU681400	2,88	2,96	2,79	2,66	3,80	0,00	3,77	3,29	2,33	2,33	1,23	1,30	0,31	0,61	0,32	Лд.			
17	<i>G. nodicaulis</i> MF768076-77	2,88	2,96	2,79	2,66	3,80	0,00	3,77	3,29	2,33	2,33	1,23	1,30	0,31	0,61	0,32	Лд.	Лд.		
18	<i>G. abies-marina</i> MF768066, MF768069-70	7,13	7,34	7,17	6,81	7,35	5,77	6,77	6,27	5,93	5,93	5,43	5,71	5,43	5,59	5,71	5,77	5,77	Лд.	
19	<i>Bifurcaria bifurcata</i> EU681394	10,98	11,17	11,35	10,93	11,75	10,02	10,69	10,34	9,99	9,99	9,83	10,19	9,65	9,82	9,99	10,02	10,02	10,51	Лд.

Г2В. *Cystoseira s.s.*

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	<i>C. compressa</i> (Med Sea, HaBonim, Israel) BC5a	Лд.											
2	<i>C. compressa</i> (Med Sea, Shikmona, Israel) SC1	Лд.	Лд.										
3	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> (Med Sea, Rosh-haNicra, Israel) RC2	0,84	0,83	Лд.									
4	<i>C. compressa</i> MF768036-40	0,32	0,32	0,80	Лд.								
5	<i>C. humilis</i> MF768045-46	0,64	0,65	0,48	0,61	Лд.							
6	<i>C. humilis</i> PHAZO013-10	0,66	0,68	0,51	0,66	Лд.	Лд.						
7	<i>C. humilis</i> var. <i>myriophylloides</i> MF768047	0,64	0,65	0,48	0,61	Лд.	Лд.	Лд.					
8	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> MF768042-43	0,64	0,65	0,12	0,92	0,61	0,65	0,61	Лд.				
9	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> MF768044	0,64	0,66	0,17	0,96	0,63	0,65	0,64	Лд.	Лд.			
10	<i>C. foeniculacea</i> MF768048	3,91	4,00	4,47	4,23	4,23	4,18	4,23	4,21	4,23	Лд.		
11	<i>C. foeniculacea</i> MF768049	4,03	4,13	4,53	4,36	4,36	4,33	4,36	4,35	4,38	Лд.	Лд.	
12	<i>Stephanocystis geminata</i> FJ409138	8,43	8,88	9,50	9,06	9,24	9,00	9,24	9,22	8,93	9,90	9,69	Лд.

Табл. Г3. Еволюційна дистанція між нуклеотидними послідовностями mt-spacer таксонів *Cystoseira* s.l.Г3а. *Ericaria*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1 <i>C. bosporica</i> (Black Sea) CB3	Лд.																	
2 <i>E. crinita</i> (Adriatic Sea, Italy) IC2	0,34	Лд.																
3 <i>E. crinita</i> MF768018	Лд.	0,34	Лд.															
4 <i>E. crinita</i> FM993024, FM993030	0,34	Лд.	0,34	Лд.														
5 <i>E. brachycarpa</i> FM993023	1,04	1,39	1,04	1,39	Лд.													
6 <i>E. brachycarpa</i> FM993025, FM993027	1,04	1,39	1,04	1,39	Лд.	Лд.												
7 <i>E. brachycarpa</i> FM993026, FM993028	2,14	2,50	2,14	2,50	2,16	2,16	Лд.											
8 <i>E. amentacea</i> MF768003	6,01	6,40	6,01	6,40	4,50	4,50	5,99	Лд.										
9 <i>E. amentacea</i> FM993021, FM993016	6,40	6,79	6,40	6,79	4,88	4,88	6,38	0,72	Лд.									
10 <i>E. selaginoides</i> MF768011	6,80	7,20	6,80	7,20	5,28	5,28	6,78	1,08	0,36	Лд.								
11 <i>E. selaginoides</i> MF768008	7,01	7,44	7,01	7,44	5,34	5,34	6,99	0,78	Лд.	0,39	Лд.							
12 <i>E. selaginoides</i> MF768015-17, FM993020	6,40	6,79	6,40	6,79	4,88	4,88	6,38	0,72	Лд.	0,36	Лд.	Лд.						
13 <i>E. amentacea</i> FM993021	6,40	6,79	6,40	6,79	4,88	4,88	6,38	0,72	Лд.	0,36	Лд.	Лд.	Лд.					
14 <i>E. amentacea</i> MF768004	8,04	8,51	8,04	8,51	6,23	6,23	8,01	1,27	0,42	0,84	0,43	0,42	0,42	Лд.				
15 <i>E. mediterranea</i> FM993022, MF768006	5,62	6,01	5,62	6,01	4,12	4,12	5,60	0,36	1,08	1,45	1,18	1,08	1,08	1,70	Лд.			
16 <i>E. funkii</i> FM993018	6,12	6,51	6,12	6,51	4,58	4,58	6,09	1,10	1,84	2,22	2,01	1,84	1,84	2,61	0,73	Лд.		
17 <i>E. zosteroides</i> FM993032	6,95	6,94	6,95	6,94	5,47	5,47	7,51	7,23	7,62	8,04	7,90	7,62	7,62	9,51	7,25	6,94	Лд.	
18 <i>Bifurcaria bifurcata</i> FM992996	20,94	20,89	20,94	20,89	20,46	20,46	20,84	21,53	21,49	22,02	23,87	21,49	21,49	26,09	21,57	20,92	19,53	Лд.

Г3б. *Gongolaria*

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1 <i>C. barbata</i> (Black Sea) BB3, BBg1, BN1, BS1, BT1	Лд.																				
2 <i>C. barbata</i> (Black Sea, Djangul) BDop2	0,35	Лд.																			
3 <i>G. barbata</i> (Adriatic Sea, Italy) IB1_IB3	0,35	Лд.	Лд.																		
4 <i>G. barbata</i> FM993043-44	0,69	0,35	0,35	Лд.																	
5 <i>G. barbata</i> FM993038	4,29	3,92	3,92	3,57	Лд.																
6 <i>G. barbata</i> f. <i>aurantia</i> MF768027	3,93	3,56	3,56	3,21	1,75	Лд.															
7 <i>G. baccata</i> FM993034, MF768024	6,52	6,14	6,14	5,78	6,92	6,55	Лд.														
8 <i>C. rayssiae</i> (Med Sea, Israel) DR4, AY2, BS5b	4,64	4,27	4,27	3,92	3,17	2,81	6,91	Лд.													
9 <i>Cystoseira</i> sp. (Med Sea, Israel) SK2, RSK23	4,64	4,27	4,27	3,92	3,17	2,81	6,91	Лд.	Лд.												
10 <i>G. mauritanica</i> MF768026	3,93	3,56	3,56	3,21	1,75	Лд.	6,55	2,81	2,81	Лд.											
11 <i>G. elegans</i> MF768029	3,65	3,27	3,27	2,91	1,43	1,07	6,72	2,51	2,51	1,07	Лд.										
12 <i>G. elegans</i> FM993038	4,29	3,92	3,92	3,57	Лд.	1,75	6,92	3,17	3,17	1,75	1,43	Лд.									
13 <i>G. nodicaulis</i> FM993036, MF768030	3,92	3,55	3,55	3,20	1,74	0,69	6,92	2,81	2,81	0,69	1,07	1,74	Лд.								
14 <i>G. montagnei</i> MF768032	3,26	2,88	2,88	2,53	1,06	0,71	6,29	2,14	2,14	0,71	0,36	1,06	0,71	Лд.							
15 <i>G. squarrosa</i> HQ438494	4,67	4,29	4,29	3,94	0,35	2,11	7,32	3,53	3,53	2,11	1,79	0,35	2,10	1,42	Лд.						
16 <i>G. usneoides</i> FM993033	3,67	3,29	3,29	2,93	4,46	4,09	4,03	4,81	4,81	4,09	3,80	4,46	3,69	3,39	4,86	Лд.					
17 <i>G. usneoides</i> MF768034	3,29	2,91	2,91	2,56	4,07	3,70	3,65	4,42	4,42	3,70	3,40	4,07	3,30	3,00	4,46	0,36	Лд.				
18 <i>C. sonderi</i> FM993040	10,91	10,91	10,91	10,51	10,00	9,96	10,54	10,88	10,88	10,00	10,13	10,00	10,45	9,79	9,54	11,36	10,87	Лд.			
19 <i>G. abies-marina</i> FM993042	11,47	11,93	11,93	11,54	11,47	10,98	11,58	11,89	11,89	11,03	11,17	11,47	11,47	10,84	11,01	11,93	11,45	2,36	Лд.		
20 <i>G. abies-marina</i> MF768019	11,93	12,40	12,40	12,00	11,93	11,44	12,05	12,35	12,35	11,49	11,63	11,93	11,93	11,31	11,47	12,42	11,93	2,77	0,37	Лд.	
21 <i>Bifurcaria bifurcata</i> FM992996	35,00	35,65	35,65	36,42	37,59	37,41	36,45	36,38	36,38	36,98	37,03	37,59	37,59	38,80	38,28	37,84	37,14	33,88	32,33	33,00	Лд.

Г3В. *Cystoseira s.s.*

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	<i>C. compressa</i> (Med Sea, HaBonim, Israel) BC5	Лд.												
2	<i>C. compressa</i> (Med Sea, Shikmona, Israel) SC1	Лд.	Лд.											
3	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> (Med Sea, Rosh-haNicra, Israel) RC2	1,20	1,20	Лд.										
4	<i>C. compressa</i> MF767996	Лд.	Лд.	1,20	Лд.									
5	<i>C. compressa</i> FM993015	0,37	0,40	1,60	0,37	Лд.								
6	<i>C. compressa</i> MF767995	0,38	0,40	1,61	0,37	0,75	Лд.							
7	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> FM993014	0,75	0,80	0,40	0,75	1,12	1,13	Лд.						
8	<i>C. humilis</i> KF525361	1,14	1,21	1,61	1,13	1,51	1,14	1,13	Лд.					
9	<i>C. humilis</i> MF767999, MF768000	1,51	1,61	2,02	1,50	1,88	1,90	1,50	1,90	Лд.				
10	<i>C. humilis</i> var. <i>myriophylloides</i> MF767997	0,37	0,40	0,80	0,37	0,75	0,75	0,37	0,75	1,12	Лд.			
11	<i>C. compressa</i> subsp. <i>pustulata</i> MF767998	1,13	1,20	0,80	1,13	1,51	1,52	0,37	1,53	1,90	0,75	Лд.		
12	<i>C. foeniculacea</i> MF768001-2, FM993013	10,35	10,35	9,83	10,35	10,88	10,88	9,33	10,95	11,41	9,85	9,33	Лд.	
13	<i>Stephanocystis hakodatensis</i> FM993010	23,97	25,91	25,91	23,97	24,34	24,68	23,23	24,61	24,01	23,34	23,56	22,31	Лд.

ДОДАТОК Д
Видовий склад водоростей-макрофітів угруповання *Gongolaria barbata*
з морської акваторії Джарилгацького НПП

	Вид		Сапр.	Трапл.	Веget.	Галоб.
	Сучасна номенклатура виду (за AlgaeBase)	Номенклатурні комбінації, наведені в визначнику А.Д. Зінової				
<i>CHLOROPHYTA</i>						
1.	<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing	<i>Ch. crassa</i> (C. Agardh) Kütz., <i>Ch. chlorotica</i> (Mont.) Kütz.	Ос	С	Од	См
2.	<i>Cladophora sericea</i> (Huds.) Kütz.	—"—	Мс	Р	Од	См
3.	<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Bang ex C. Agardh) Børgesen ☼ *	<i>C. membranacea</i> (C. Agardh) Børgesen	Ос	Р	Сл	М
4.	<i>Codium vermilara</i> (Olivi) Delle Chiaje ☼ *	—"—	Ос	В	Мн	М
5.	<i>Ulva linza</i> L.	<i>Enteromorpha linza</i> (L.) J. Agardh, <i>E. ahlneri</i> (L.) Bliding	Мс	В	Од	См
6.	<i>U. prolifera</i> O.F. Müll.	<i>E. prolifera</i> (O.F. Müll.) J. Agardh	Пс	Р	Од	Св
7.	<i>Ulvella leptochaete</i> (Huber) R. Nielsen, O'Kelly et R. Wysor *	<i>Ectochaete leptochaete</i> (Huber) Wille	Ос	Р	Од	См
8.	<i>U. viridis</i> (Reinke) R. Nielsen, O'Kelly et R. Wysor	<i>Entocladia viridis</i> Reinke	Ос	С	Од	М
<i>OCHROPHYTA (PHAEOPHYCEAE)</i>						
9.	<i>Cladostephus hirsutus</i> (L.) Boudouresque & M. Perret-Boudouresque ☼	<i>Cladostephus verticillatus</i> (Lightf.) C. Agardh	Ос	В	Мн	М
10.	<i>Corynophlaea umbellata</i> (C. Agardh) Kütz.	—"—	Ос	В	Сл	М
11.	<i>Gongolaria barbata</i> (Stackh.) Kuntze ●	<i>Cystoseira barbata</i> (Gooden. et Woodw.) C. Agardh	Ос	В	Мн	М
12.	<i>Feldmannia irregularis</i> (Kütz.) Hamel	<i>Ectocarpus arabicus</i> Fig. et De Not.	Ос	С	Сл	См
13.	<i>Myrionema seriatum</i> (Reinke) Kylin *	—"—	Ос	Р	Сз	М
14.	<i>Stilophora tenella</i> (Esper) P.C. Silva ☼	<i>S. rhizodes</i> (Ehrh.) J. Agardh	Ос	В	Сл	М

RHODOPHYTA						
15.	<i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngb.) Nägeli	<i>Kylinia virgatula</i> (Harv.) Papenf.	Ос	В	Од	М
16.	<i>Callithamnion corymbosum</i> (Sm.) Lyngb.	—"—	Пс	В	Од	См
17.	<i>C. granulatum</i> (Ducluz.) C. Agardh ☼ *	—"—	Ос	Р	Од	М
18.	<i>Ceramium ciliatum</i> (J. Ellis) Ducluz. *	—"—	Ос	В	Сл	См
19.	<i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth	<i>C. tenuissimum</i> (Lyngb.) J. Agardh	Мс	Р	Од	См
20.	<i>C. virgatum</i> Roth	<i>C. rubrum</i> (Huds.) C. Agardh	Пс	В	Од	См
21.	<i>Chondria capillaris</i> (Huds.) M.J.Wynne	<i>Ch. tenuissima</i> (Gooden. et Woodw.) C. Agardh	Ос	В	Од	М
22.	<i>Chroodactylon ornatum</i> (C. Agardh) Basson ☼	<i>Asterocytis ramosa</i> (Thwaites) Gobi	Пс	Р	Сл	Св
23.	<i>Colaconema daviesii</i> (Dillwyn) Stegenga *	<i>Acrochaetium daviesii</i> (Dillwyn) Nägeli	Мс	Р	Од	М
24.	<i>Grania efflorescens</i> (J. Agardh) Kylin *	<i>A. thuretii</i> (Bornet) Collins & Hervey	Мс	С	Од	М
25.	<i>Laurencia coronopus</i> J. Agardh ☼	—"—	Ос	В	Мн	М
26.	<i>Leptosiphonia brodiei</i> (Dillwyn) Savoie & G.W.Saunders	<i>Polysiphonia brodiei</i> (Dillwyn) Spreng. *	Ос	Р	Од	М
27.	<i>Palisada thuyoides</i> (Kütz.) Cassano, Senties, Gil-Rodríguez & M.T. Fujii	<i>Laurencia paniculata</i> J. Agardh	Ос	С	Мн	М
28.	<i>Peyssonnelia dubyi</i> P.Crouan et H.Crouan *	—"—	Мс	С	Мн	М
29.	<i>Pneophyllum confervicola</i> (Kütz.) Y.M. Chamb.	<i>Melobesia minutula</i> Foslie	Ос	Р	Од	М
30.	<i>Polysiphonia pulvinata</i> (Roth) Spreng. *	—"—	Мс	Р	Сл	М

Умовні позначення: Сапр. – сапробність (Ос – олігосапроб, Мс – мезосапроб, Пс – полісапроб); Трапл. – трапляння (В – провідний, С – супровідний, Р – рідкісний); Вегет. – тривалість вегетації (Од – однорічний, Мн – багаторічний, Сз – сезонно-літній, Сз – сезонно-зимовий); Галоб. – галобність (М – морський, См – солоноватоводно-морський, Св – солоноватоводний).

Види, відмічені жирним шрифтом, зареєстровані в угрупованні *Codium vermilara*.

* – Види, нові для акваторії Джарилгацької затоки.

☼ – Вид занесений до Червоної книги України (Червона ..., 2009).

● – Вид занесений до Червоної книги Чорного моря (Black Sea ..., 1999).

ДОДАТОК Е

Вибрані гербарні зразки видів роду *Cystoseira* s.l. з узбережжя Ізраїля, що зберігаються в фондах Ізраїльського національного гербарію (HUJ)

Табл. Е1. Перелік гербарних зразків видів роду *Cystoseira* s.l., рідкісних для узбережжя Ізраїля

К-ть екз.	Місце збору зразка	Дата	Колектор
<i>Cystoseira humilis subsp. pustulata</i> (всього – 2 екз.)			
1	Kfar Vitkin	07.04.1919	?
1	Akhziv	13.06.1957	R. Dolberger
<i>Cystoseira foeniculacea</i> (всього – 50 екз.)			
2	Bat Galim	24.08.1926	?
1	Haifa, between port and plant	02.01.1935	T. Rayss
1	Nahariya	05.03.1940	?
1	Hepzi Bah	23.01.1941	?
2	Caesarea	05.08.1951	?
2	Caesarea	15.09.1951	?
2	Caesarea	02.02.1953	T. Rayss
2	Akhziv	28.03.1955	?
2	Haifa	29.05.1955	T. Edelshtein
1	Shavei Tzion	29.10.1955	?
1	Giv'at Aliyah, Tel Aviv	27.02.1962	Z. Danin
1	Mikhmoret	22.08.1964	?
1	Haifa	05.08.1971	B. Lundberg
2	Bat Galim	09.03.1972	B. Lundberg
1	Rosh HaNikra	26.07.1972	B. Lundberg
2	Rosh HaNikra	29.07.1972	?
2	Akhziv	26.07.1975	B. Lundberg
5	Tantura (now – Dor)	08.08.1975	B. Lundberg
3	Tantura (now – Dor)	09.08.1975	B. Lundberg
1	Mikhmoret	13.01.1978	B. Lundberg
1	Atlit	09.10.1989	?
4	Rosh HaNikra	17.10.1991	E. Ramon
6	Tel Shikmona	18.10.1991	E. Ramon
1	Dor	29.10.1993	B. Lundberg
3	Caesarea	29.11.1995	Ada Sireni?, визначила T. Rayss
<i>Gongolaria barbata</i> (всього – 3 екз.)			
1	Mikhmoret	07.04.1939	?
1	Akhziv	14.04.1944	?
1	Shavei Tzion	02.04.1947	?
<i>Ericaria barbatula</i> (всього – 6 екз.)			
1	Chayak Beach	10.1944	
1	Akko	12.1957	H. Nemlich & Z. Danin
2	Bat Galim	Probably 1957	Z. Danin
1	Giv'at Aliyah, Tel Aviv	15.02.1963	H. Nemlich & Z. Danin
1	Shavei Tzion	04.05.1967	



Рис. Е1. Зразок *Cystoseira humilis* subsp. *pustulata* (= *C. compressa* subsp. *pustulata*) (13.06.1957, Ахзів, колектор Р. Дольбергер).



Рис. Е2. Зразок *Cystoseira foeniculacea* (Хайфа, 29.05.1955, колектор Т. Едельштейн)



Рис. ЕЗ. Голотип виду *Gongolaria rayssiae* (= *Cystoseira rayssiae*) (23.06.1953, Ашкелон, Израїль, колектор Ч. Райсс) (описаний у Ramon, 2000).



Рис. Е4. Зразки *Cystoseira* sp. підписані Е. Рамон як «нетиповий зразок *C. raussiae*» (02.05.1998, Тель Шикмона, Ізраїль, колектор Б. Лундберг). Нотатки рукою Е. Рамон: “Not typical *C. r. toph.*, some varr. ..., ... 2 mm long app. on rec. sometimes bifurc.” (перекл.: нетипові тофули *C. raussiae*, якийсь варієтет, придатки 2 мм в довжину на рецептакулах, іноді роздвоєні).



Рис. Е5. Зразки, визначені Е. Рамон як *Cystoseira sp. nov.* (зразок 85 – 19.03.1975, Хайфа; зразок 117 – 09.03.1972) (неопубл. дані Е. Рамон).

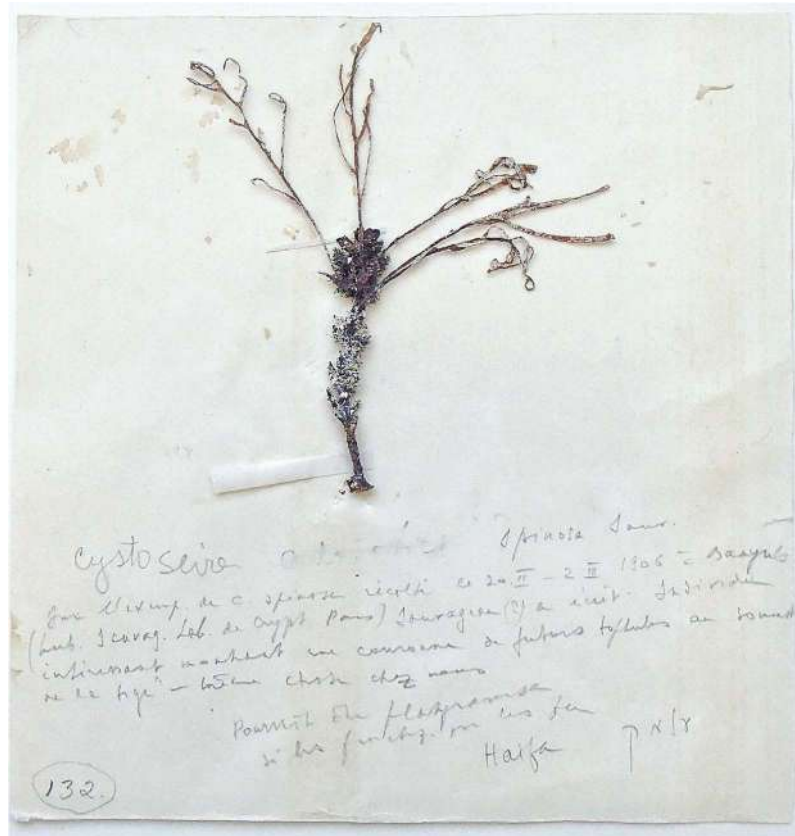


Рис. Е6. Зразок *Cystoseira platyramosa* (Хайфа, 29.07.1955, колектор Т. Едельштейн)



Рис. Е7. Зразок *Cystoseira dubia* (місце, дата і колектор невідомі), нотатки зроблені Е. Рамон



Рис. Е8. Зразок *Gongolaria barbata* (Шавей Цион, 02.04.1947, колектор невідомий)



Рис. Е9. Зразок *Ericaria barbatula* (Тель Авів, Гіват Алія, 15.02.1963, колектор Х. Немліх та З. Данін).