

Эпифиты и полупаразиты красной водоросли *Laurencia nipponica* Yamada (залив Петра Великого, Японское море)

О. С. Белоус^{1,2}, А. Л. Дроздов^{2,3}

¹Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО
РАН, Владивосток 690022, пр-кт 100 лет Владивостоку, 159;

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, 690010;

³Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690059, ул. Пальчевского, 17

E-mail: ksu_bio@mail.ru, anatoliyld@mail.ru

Аннотация

Исследованы эпифиты и полупаразиты красной водоросли *Laurencia nipponica* Yamada, обитающей в заливе Петра Великого Японского моря. На *Laurencia nipponica* в июне 2012-2013 гг. в большом количестве были обнаружены: красная водоросль *Janczewskia morimotoi* Tokida и диатомовые водоросли *Cocconeis* spp. Были изучены их распределение, морфология и влияние на растение-хозяина. Отрицательное влияние на рост *L. nipponica* при массовом обрастании может оказывать не только *J. morimotoi*, но и другие виды водорослей.

Ключевые слова: эпифиты, паразиты, *Laurencia nipponica*, *Janczewskia morimotoi*, диатомеи.

Epiphytes and hemiparasites of red algae *Laurencia nipponica* Yamada (Peter the Great Bay, Sea of Japan)

O. S. Belous^{1,2}, A. L. Drozdov^{1,2}

¹G.B. Elyakov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry FEB RAS, Vladivostok, 690022, Russia; ²Far Eastern Federal University, Vladivostok, 690010; ³A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology FEB RAS, Vladivostok, 690059, Russia

E-mail: ksu_bio@mail.ru, anatoliyld@mail.ru

Summary

We investigated epiphytes and hemiparasites of the red alga *Laurencia nipponica* Yamada from Peter the Great Bay, the Sea of Japan. The red alga *Janczewskia morimotoi* Tokida and diatoms *Cocconeis* spp. were revealed in large numbers on *L. nipponica* in June 2012-2013. Their distribution, morphology and the effect on the host-plant were studied. It is not only *J. morimotoi* that can have an adverse effect on the growth of *L. nipponica* in mass foulings, but there are other foulers as well.

Key words: epiphytes, parasites, *Laurencia nipponica*, *Janczewskia morimotoi*, diatoms.

Среди водорослей, которые селятся на талломах других водорослей или сосудистых растений, различают эпифиты, эндифиты и паразиты.

Эпифиты растут независимо от растения-опоры и используют её исключительно в качестве субстрата, не поглощая питательные вещества хозяина, лишь при слишком густом нарастании эпифиты могут нанести механическое повреждение растению-опоре [50]

Эндифиты обычно микроскопические, нитчатые многоклеточные водоросли, поселяющиеся в межклетных пространствах слоевищ других водорослей и содержащие нормальные хлоропласты в клетках, которые обеспечивают им полноценное фототрофное питание.

Паразитические водоросли бесцветные или имеют слабую пигментацию, они небольших размеров и образуют вторичные контакты (поры) (secondary pit connection) между своими клетками и медуллярными клетками хозяина [54; 11].

Из описанных 6500 видов водорослей из отдела Rhodophyta более 200 видов [26] являются паразитами и полупаразитами на других свободноживущих красных водорослях [11]. Паразитические красные водоросли широко распространены в морях Мирового океана, особенно в тропических водах¹.

Все паразитические красные водоросли делятся на адельфопаразиты (имеют близкородственные связи со своим хозяином, например, паразит из того же семейства или трибы) и аллопаразиты (не имеют близкородственные связи со своим хозяином). На долю адельфопаразитов приходится около 90 % паразитических красных водорослей.

¹ Мы, используя литературные данные, сведения обо всех известных паразитических и полупаразитических красных водорослях свели в таблицу (Приложение 2).

Паразитические красные водоросли описаны только в классе Florydiophyceae, который включает 28 порядков, из них 9 порядков (Ceramiales, Corallinales, Gigartinales, Gelidiales, Gracilariales, Haliminales, Palmariales, Plocamiales, Rhodymeniales) содержат паразитические виды (54 рода). В других классах, порядках, а также среди бурых и зелёных водорослей паразиты не были зарегистрированы [25].

В порядке Ceramiales 4 семейства содержат паразитические виды (Rhodomelaceae, Ceramiaceae, Spyridiaceae, Delesseriaceae). Семейство Rhodomelaceae наиболее богато паразитическими видами водорослей. В этом семействе 26 родов, это составляет более 50 % всех паразитов красных водорослей (в основном адельфопаразитов). Порядок Gracilariales включает 2 семейства, содержащие паразитические водоросли (Gracilariaceae и Pterocladophilaceae), из которых последнее составляют только аллопаразиты. В порядке Gigartinales 5 семейств содержат паразиты (Cystocloniaceae, Caulacanthaceae, Kallymeniaceae, Phyllophoraceae, Solieriaceae). В порядке Rhodymeniales 3 семейства содержат паразитические красные водоросли (Faucheaceae, Rhodymeniaceae, Champiaceae). В остальных порядках по 1-2 семейству, которые включают один или несколько видов.

В Антарктике и субантарктике встречаются *Antarctocolax lambii*, виды родов *Colacopsis*, *Microcolax*, *Callocolax*.

Австралия и Новая Зеландия наиболее богаты представителями паразитических красных водорослей (более 17 родов). У берегов Африки встречается более 11 родов.

В водах Японии 4 рода (*Benzaitenia*, *Kintokiocolax*, *Janczewskia* и *Gelidiocolax*).

Род *Janczewskia* широко распространён в Мировом океане; в роде описано 12 видов [4; 26].

В заливе Петра Великого (Японское море) встречается только 2 вида паразитических водорослей: *Janczewskia morimotoi*

Tokida [5; 3; 7] и *Choreocolax polysiphoniae* Reinsch [4] они селятся на видах родов *Laurencia* и *Chondria*, которые в заливе Петра Великого встречаются также повсеместно [5; 3; 7].

Помимо красных водорослей среди эпифитов часто встречаются диатомеи рода *Cocconeis* [6]. Виды этого рода широко распространены в мире и, в частности, на макрофитах в зал. Петра Великого Японского моря [6; 10; 9; 8; 1]. Обрастанию диатомовыми водорослями подвергаются многие виды бурых, красных и зелёных водорослей. На количественные показатели диатомей значительное влияние оказывают морфология субстрата, особенно морфология макрофита, а именно – тип таллома, и гидролого-гидрохимические условия среды обитания [9].

Воздействие паразитических водорослей-паразитов на водоросли-субстраты не изучалось, но это исследование актуально для особо охраняемых акваторий залива Петра Великого: Дальневосточного морского заповедника, заказника "Залив Восток" и научно-исследовательской зоны Морской экспериментальной станции Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН (МЭС, ТИБОХ) [17; 18; 40], поскольку есть опасность, что паразиты могут существенно влиять на биоту.

Целью настоящей работы было исследовать распределение и влияние на растение-субстрат красной водоросли *J. morimotoi* и диатомовых *Cocconeis* spp., селящихся на талломах красной водоросли *Laurencia nipponica*.

Материалы и методы. Объектами исследования служили красные водоросли *Laurencia nipponica*, *Janczewskia morimotoi* (Rhodophyta, Florideophyceae, Ceramiales, Rhodomelaceae) и пеннатные диатомовые водоросли *Cocconeis* spp. (Ochrophyta, Bacillariophyceae, Achnathales, Cocconeidaceae). *J. morimotoi* была собрана в июле 2012 г. по всей части талломов *L. nipponica*, произрастающей на скалистом грунте на глубине 0.5-1 м (мыс Слычкова, бухта Троицы, залив Петра

Великого, Японское море) и в июле 2013 г. на глубине 0-1 м (бухта Гротовая, бухта Троицы, залив Петра Великого, Японское море). Были сделаны фотографии внешнего вида водорослей, а также экземпляров, растущих в естественных условиях (фотоаппарат Canon EOS 550). Водоросли заложены в гербарий и хранятся в ТИБОХ ДВО РАН.

При детальном изучении слоевищ *L. nipponica* в сканирующем электронном микроскопе было обнаружено два вида пеннатных диатомовых водорослей (*Cocconeis pediculus* Ehrenberg и *C. scutellum* Ehrenberg).

Для сканирующей электронной микроскопии водоросли фиксировали в 2,5 % глутаральдегиде на морской воде. Препараты высушивали, напыляли платиной и просматривали в сканирующем электронном микроскопе Zeiss EVO 40. Для световой микроскопии использовали микроскоп Zeiss Discovery.V12 SteREO (Germany).

Результаты и обсуждение. Слоевища водорослей-макрофитов служат субстратом для поселения и развития эпифитов различного происхождения. Водоросли, как и все морские организмы, конкурируют друг с другом за субстрат, поэтому к концу вегетации *L. nipponica* обрастает разнообразными эпифитами. В бухте Троицы в июле красная водоросль *L. nipponica* составляет существенную часть прибрежного фитоценоза (Рис. 1А). Она встречается на литорали и в сублиторали до глубины 8 м на скалисто-каменистых грунтах, но максимального развития достигает на глубине 0.5–1 м, где образует небольшие самостоятельные или смешанные поселения. Литоральная форма отличается от сублиторальной дернинным ростом, меньшими размерами, хорошо выраженным осевым побегом, укороченными ветвями и тесно сближенными конечными веточками. У берегов Приморья *L. nipponica* вегетирует в течение года и даёт два короткоживущих поколения: весенне-летнее и осеннее. В конце вегетации растение сильно обрастает эпифитами, обесцвечивается и разрушается [7].

Таким образом, *L. nipponica* в прибойной полосе скального грунта вносит свой вклад в формирование субстрата для водорослей-эпифитов. Её слоевище покрыто плотным слоем пеннатных диатомовых водорослей [2].

Нами выявлено два массовых вида: *Cocconeis pediculus* и *C. scutellum* (Рис. 1Ж, 1З). Род *Cocconeis* характеризуется наличием эллиптических створок. Верхняя створка с осевой зоной и поперечными или радиальными точечными рядами. Нижняя створка с центральным узелком и швом. Панцири прикрепляются нижней створкой. *C. pediculus* - пресноводно-солонатоводный аркто-бореальный вид, эпифит, бета-мезосапробионт (индикатор умеренного органического загрязнения воды); *C. scutellum* - солонатоводно-морской вид, эпифит, бета-мезосапробионт, космополит, убиквист [27].

Помимо одноклеточных диатомовых водорослей в июле 2012 г. и в 2013 г. на *L. nipponica* нами обнаружено большое количество экземпляров красной многоклеточной водоросли *Janczewskia morimotoi*. Она встречается только на слоевищах красной водоросли *L. nipponica*. Молодая водоросль *J. morimotoi* почти бесцветная (Рис. 1Б, 1В). Зрелая водоросль 2-5 мм в диаметре, пигментированная, красновато-пурпурного цвета (Рис. 1Г, 1Д). Она состоит из плотного бугорка и многочисленных радиально отходящих от неё разветвлённых и неразветвленных цилиндрических или булавовидных веточек 0.3-2 мм в длину (Рис. 1Б, 1В, 1Г, 1Д, 1Е; 2). Её ризоиды прорастают в межклетники *L. nipponica*, но внутрь клеток не заходят (Рис. 1Е; 2).

Эпифиты, как одноклеточные микроводоросли, так и многоклеточные макроводоросли, используют *L. nipponica* как субстрат для поселения, конкурируя с ним топически и трофически. В природных условиях эпифиты и макрофит-базифит представляют экологически сбалансированную систему, которая в отдельные сезоны нарушается массовой вспышкой численности водорослей-поселенцев. При выращивании грацилярии в интенсивной и экстенсивной

культуре серьёзной проблемой является развитие диатомового эпифитона, вызывающего снижение темпов роста агарофита [9].

Считается, что *J. morimotoi* является адельфопаразитом красной водоросли *L. nipponica* [44]. В пользу этого свидетельствует то, что поселения *J. morimotoi* могут снижать темпы роста хозяина-базифита [46]. Однако паразитизм *J. morimotoi* не очевиден. Нономура [46] исследовал её взаимоотношение с *Laurencia* и предположил, что *J. morimotoi* на ранних стадиях развития является паразитом, а во взрослом состоянии в её клетках развиваются пластиды, она становится красновато-пурпурной и активно фотосинтезирует. Клетки *J. morimotoi* внедряются в таллом *Laurencia* по межклетникам, плотно закориваясь в нём.

Апикальные клетки ризоидов *Janczewskia* формируют первичные концевые контакты, которые имеют электронно-плотные структуры без пор [46]. Поэтому через них не возможен обмен метаболитами, в отличие от вторичных концевых контактов, имеющие поры, через которые могут транспортироваться вещества от клетки-хозяина [23]. Поэтому, строго говоря, эту водоросль не следует относить к паразитам.

Заключение (Выводы). Наше исследование показало, что признаков паразитизма на ультраструктурном уровне не обнаружено (Рис. 1Е; 2). Таким образом, заметного влияния эпифитов и полупаразитов на рост *L. nipponica* нами не выявлено и отрицательное влияние *J. morimotoi* на скорость роста *L. nipponica* не очевидно. Это подтверждают и данные других авторов [33; 21; 35]. Результаты наших исследований согласуются с Нономурой [46], который полагает, что *J. morimotoi* если и является паразитом, то только на ранних стадиях и не может оказывать существенного влияния на рост *L. nipponica*; но на слоевищах *L. nipponica* поселяются и другие эпифиты (диатомовые водоросли), и все они при массовом

развитии всё же могут оказывать отрицательное воздействие на своего хозяина.

Благодарности

Мы благодарим н.с. лаб. экологии шельфовых сообществ ИБМ ДВО РАН Бегуна А.А. за помощь в определении диатомовых водорослей и подбор необходимой литературы.

Литература

1. Бегун А.А. Биоиндикация состояния морской среды по диатомовым водорослям эпифитона макрофитов (Залив Петра Великого, Японское море) // Известия ТИНРО. 2012. Т. 169. С. 1-17.
2. Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т. I. - Л.: Наука, 1974. 400 с.
3. Кепель А.А. *Bangiophytes* // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота. Т. 2 / отв. ред. А.Н. Тюрин, ред. А.Л. Дроздов. - Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 32-40. (С. 38)
4. Ключкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива (Японское море) и особенности ее формирования. Владивосток: Дальнаука. 1996. 292 с.
5. Левенец И.Р., Тюрин С.А. Макрофиты залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока = Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2014. № 1. С. 36-48.
6. Орлова Т.Ю., Селина М.С., Стоник И.В. *Diatomophytes* // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота. Т. 2 / отв. ред. А.Н. Тюрин, ред. А.Л. Дроздов. - Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 67-76. (С. 72)
7. Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. - Л.: Наука, 1980. 232 с.
8. Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. № 2. С. 4-17.
9. Рябушко Л.И. Микрофитобентос Чёрного моря.- Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013.416 с.
10. Рябушко Л.И., Буянкина С.К. Диатомовые обрастания ламинарии японской, культивируемой в Приморье / Биология шельфовых зон

- Мирового океана: Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по мор. биологии (Владивосток, сент., 1982). - Владивосток. 1982. Ч.3. С.91-92.
11. Apt K.E. and Schlech K.E. *Ululania stellata* gen. et sp. nov. (Rhodomelaceae), a new genus and species of parasitic red algae from Hawaii // *Phycol.* 1998. V. 37 (3). P. 157-161.
 12. Arello G.Z. and West A. Genus and race specificity in the red algal parasite *Leachiella pacifica* (Choreocolacaceae, Rhodophyta) // *Phycol.* 1994. V. 33 (3)2. P. 13-218.
 13. Ballantine D.L., Ruiz H., Aponte N.E. Notes on the benthic marine algae of Puerto Rico. IX. Additions to the flora including reports of three species for the first time in the Atlantic Ocean // *Bot. Mar.* 2009. V. 52 (3). P. 229-235.
 14. Batters E.A.L. On some new British marine algae // *Annals of Botany.* 1895. V. 9. P. 307-321.
 15. Broadwater S.T., Harvey A.S., Lapoint E.A., Woelkerling W.J. Conceptacle structure of the parasitic coralline red algae *Choreonema thuretii* (Corallinales) and its taxonomic implication // *J. Phycol.* 2002. V. 38. P. 1157-1168.
 16. Bula-Meyer G. *Champiocolax sarae* gen. et sp. nov., an adelphohemiparasite of the Champiaceae (Rhodymeniales, Rhodophyta) // *Phycol.* 1985. V. 24. P. 429-435.
 17. Dolganov S.M., Tyurin A.N. Far Eastern Marine Biosphere Reserve (Russia) // Биота и среда заповедников Дальнего Востока = Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2014. № 2. С. 76-87.
 18. Dolganov S.M., Tyurin A.N. Marine Reserve «Zaliv Vostok» (Vostok Bay, Sea of Japan) // Биота и среда заповедников Дальнего Востока = Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2014. № 1. С. 9-24.
 19. Fan K.C. and Papenfuss G.F. Red algal parasites occurring on members of the Gelidiales // *Madrono.* 1959. V. 15. P. 33-38.
 20. Frederico S. and Hommersand M. Morphology and Systematics of *Holmsella pachyderma* (Pterocladophillaceae, Gracillariales) // *Br. Phycol. J.* 1990. V. 25. P. 39-50.
 21. Fujii M.T. and Guimaraes S. M.P.B. Morphological studies of the parasitic red alga *Janczewskia moriformis* (Rhodomelaceae, Ceramiales) from Brazil // *Phycol.* 1999. V. 38 (1). P. 1-7.
 22. Gerung G.S. and Yamamoto H. The taxonomy of parasitic genera growing on *Gracilaria* (Rhodophyta, Gracilariaceae) // *Taxonomy of Economic Seaweeds with reference to some Pacific species.* 2002. Vol. VIII. (Abbot I.A., Mcdermid K.J. Eds.) V. 8. P. 209-213.
 23. Goff L. J. and Coleman A.W. The role of secondary pit connections in red algal parasitism // *J. Phycol.* 1985. V. 21. P. 483-508.

24. Goff L.J. and Cole K. The biology of *Harveyella mirabilis* (Cryptonemiales, Rhodophyceae). II. Carposporophyte development as related to the taxonomic affiliation of the parasitic red algae, *Harveyella mirabilis* // Phycol. 1975. V. 14 (4). P. 227-238.
25. Goff L.J. The biology of parasitic red algae. In Round F. and Chapman D. [Eds.] Progress in Phycological Research. Elsevier Biomedical Press. 1982. V.1. P. 289-359.
26. Guiry, M.D., Guiry, G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 07 October 2014.
27. Jahn R., Kusber W.-H., Romeo O. *Cocconeis pediculus* Ehrenberg and *C. placentula* Ehrenberg var. *placentula* (Bacillariophyta): Typification and taxonomy // Fottea. 2009. V. 9 (2). P. 275-288.
28. Joly A.B. and Oliveira Filho E.C. *Spyridiocolax* and *Heterodasya* two new genera of the Rhodophyceae // Sellowia. 1966. V. 18. P. 115-125.
29. Joly A.B. *Centrocerocolax*, a new parasitic genus of the Rhodophyta // Rickia. 1966. V. 2. P. 73-79.
30. Kim M.S. and Cho G.Y. A new red algal parasite, *Symphyocolax koreana* gen. et. sp. nov. (Rhodomelaceae, Ceramiales) from Korea // Algae. 2010. V. 25 (3). P. 105-113.
31. Kraft G.T. and Abbott I.A. The anatomy of *Neotenophycus ichthyosteus* gen. et sp. nov. (Rhodomelaceae, Ceramiales), a bizarre red algal parasite from the central Pacific // Eur. J. Phycol. 2002. V. 37. P. 269-278.
32. Kraft G.T. and Gabrielson P.W. *Tikvahielliella candida* gen. et sp. nov. (Solieriaceae, Rhodophyta), a new adelphoparasite from southern Australia // Phycol. 1983. V. 22. P. 47-57.
33. Kugrens P. and West J.A. The ultrastructure of carposporogenesis in the marine hemiparasitic red algae *Erythrocyctis saccata* // J. Phycol. 1974. V. 10 (2). P. 139-147.
34. Kugrens P. *Leachiella pacifica*, gen. et sp. nov., a new parasitic red algae from Washington and California // Amer. J. Bot. 1982. V. 69 (2). P. 306-319.
35. Kurihara A., Abe T., Tani M., Sherwood A.R. Molecular phylogeny and evolution of red algal parasites: a case study of *Benzaitenia*, *Janczewskia*, and *Ululania* (Ceramiales) // J. Phycol. 2010. V. 46. P. 580–590.
36. Kylin H. Californische Rhodophyceen // Acta Universitatis Lundensis. 1941. V. 37 (2). P. 1-71.
37. Kylin H. Die gattungen der Rhodophyceen. 1956.
38. Le Gall L., Saunders G.W. DNA barcoding is a powerful tool to uncover algal diversity: a case study of the phylloporaceae (Gigartinales, Rhodophyta) in the Canadian flora // J. Phycol. 2010. V. 46 (2). P. 374-389.

39. Lee I.K., Kurogi M. *Neogalosacciocolax aleutica* gen. et sp. nov. (Rhodophyta), parasitic on *Halosaccion minjii* I.K. Lee from the north Pacific // Br. Phycol. J. 1978. V. 13. P. 131-139.
40. Marine experimental station. URL: <http://www.piboc.dvo.ru/en/structure/sub/index.php>
41. Martin M.T. and Pocock M.A. South African parasitic Florideae and their hosts. 2. Some South African parasitic Florideae // J. Linn. Soc. Bot. 1953. V. 55. P. 48-64.
42. Miller K.A. Seaweeds of California. Updates of California Seaweed Species List. Berkeley: University of California Japson Herbarium, 2012. 59 pp.
43. Noble J.M. and Kraft G.T. Algae (Rhodophyta) from Australia: *Holmsella australis* sp. nov., *Meridiocolax bracteata* sp. nov. and *Trichidium pedicellatum* Gen. et sp. nov. // Br. Phycol. J. 1983. V.18. P. 391-413.
44. Nonomura A.M. and West J.A. Host specificity of *Janczewskia* (Ceramiales, Rhodophyta) // Phycol. 1981. V. 20 (3). P. 251-258.
45. Nonomura A.M. and West J.A. Ultrastructure of the Parasite *Janczewskia morimotoi* and Its Host *Laurencia nipponica* (Ceramiales, Rhodophyta) // Ultrastructure Research. 1980. V. 73. P. 183-198.
46. Nonomura A.M. Development of *Janczewskia morimotoi* (Ceramiales) on its host *Laurencia nipponica* (Ceramiales, Rhodophyceae) // J. Phycol. 1979. V. 15. P. 154-162.
47. Norris R.E. A Review of *Colacopsis* and *Melanocolax*, Red Algal Parasites on South African Rhodomelaceae (Rhodophyta) // Br. Phycol. J. 1988b. V. 23. P. 229-237.
48. Norris R.E. Two new red algal parasites on *Kuetzingia natalensis* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) // Bot. Mar. 1988a. V. 31. P. 345-352.
49. Pocock M.A. South African parasitic Florideae and their hosts. 3. Four minute parasitic Florideae // Proc. Linn. Soc. Lond. 1956. V. 167. P. 11-41.
50. Potin Ph. Intimate associations between epiphytes, endophytes, and parasites of seaweeds // Seaweed Biology, Ecological Studies. 2012. V. 219. P. 203-234.
51. Reinsch P.F. Contributions ad algologiam et fungologiam. Nürnberg. 1874.
52. Saunders G.W. and Clayden G.W. Providing a valid epithet for the species widely know as *Halosacciocolax kjellmanii* S. Lund (Palmariales, Rhodophyta) – *Rhodophysema kjellmanii* sp. nov. // Phycol. 2010. V. 49 (6). 628 pp.
53. Schnetter R., Richter U., Bula G.M. Licht-und elektronen mikroskopische Untersuchungen an *Grateloupiocolax colombiana* gen. et spec. nov. (Halymeniaceae, Rhodophyceae) // Beitr. Biol. Pflanzen. 1983. V. 58. P. 77-94.
54. Setchell W.A. Parasitic Florideae, II. University of California Publications in Botany. 1923. V. 10. P. 393-396.

55. Sparling S.R. The structure and reproduction of some members of the Rhodymeniaceae. University of California Publications in Botany. 1957. V. 29 (30). P. 319-396.
56. Tonaka T. and Nozawa Y. One red algal parasite from Japan // Me/m. Fac. Fish. Kagoshima Univ. 1960. V. 9. P. 107-112.
57. West A. and Calumpang. *Dawsoniocolax bostrychiae* (Choreocolacaceae, Gigartinales), an alloparasitic red algae new to Australia // Phycol. 1988. V. 27 (4). P. 463-468.
58. Wilson H.L. *Gracilariophila*, a new parasites on *Gracilaria confervoides*. University of California Publications in Botany. 1910. V. 4. P. 75-84.
59. Wynne M.J. and Scott F.J. *Phitycolax*, a new genus of adelphoparasitic red algae from Ile Amsterdam, southern Indian ocean // Cryptogarnie, Algologie. 1989. V. 10. P. 23-32.
60. Yamamoto H. *Congracilaria babae* gen. et sp. nov. (Gracilariaceae), an adelphoparasite growing on *Gracilaria salicornia* of Japan // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1986. V. 37. P. 281-290.
61. Zinova A.D. and Perestenko L.P. *Ala rura nova parasitica e mari Caspico*. Nov. System/m. Nitzsch. Rast., 1964. P. 132-138.
62. Zuccarello G.C. A fungal fall of *Catenella nipae* (Caulacanthaceae, Rhodophyta) and a review of *Catenellocolax leeuwenii* // Bot. Mar. 2008. V. 51. P. 436-440.
63. Zuccarello G.C. and West J.A. Comparative development of the red algal parasites *Bostrychiocolax australis* gen. et nov. and *Dawsoniocolax bostrychiae* (Choreocolacaceae, Rhodophyta) // J. Phycol. 1994. V. 30. P. 137-146.

Приложение 1.

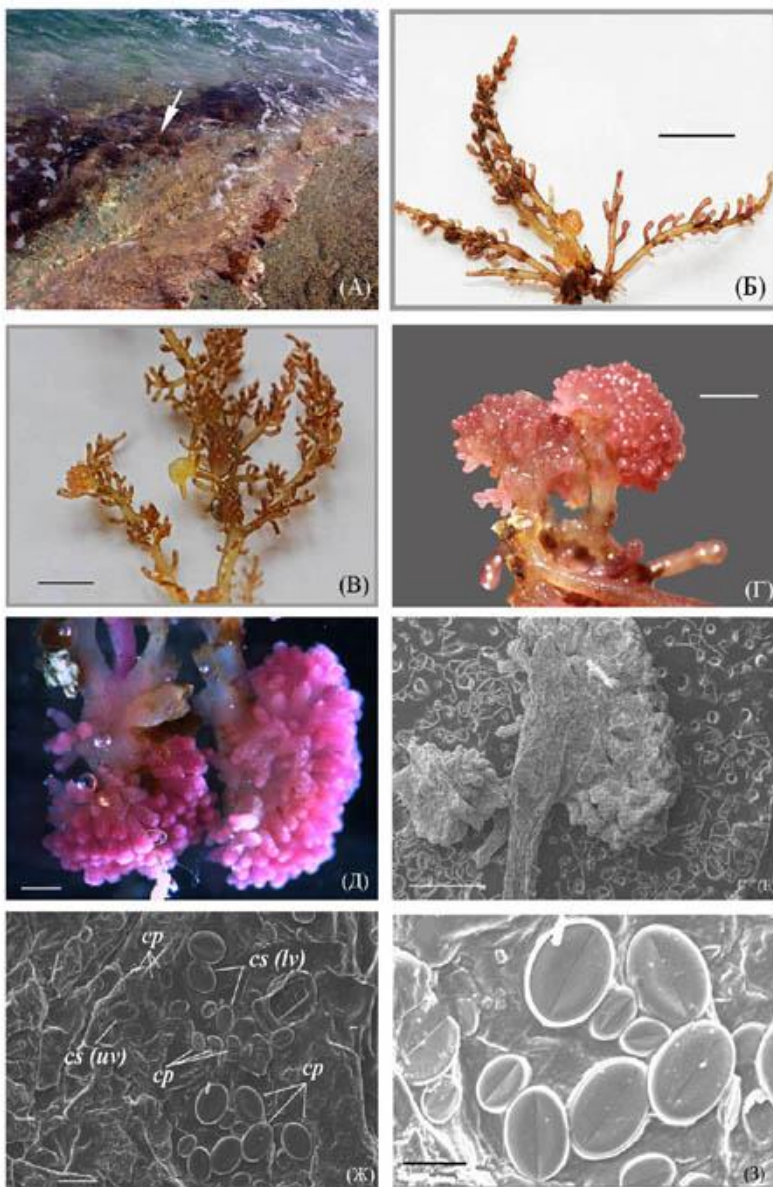


Рис. 1. Эпифиты и полупаразиты *Laurencia nipponica*: А - заросли *L. nipponica* (отмечены стрелкой), Б,В,Г,Д - *Janczewskia morimotoi* на *L. nipponica*, Е - прорастание ризоидов *J. morimotoi* по межклетникам *L. nipponica*, Ж,З - диатомовые водоросли на слоевище лауренсии (ср – *Cocconeis pediculus*; cs - *Cocconeis scutellum*, cs (lv) - *C. scutellum* (нижняя створка), cs (uv) - *C. scutellum* (верхняя створка), l – *Laurencia*, j – *Janczewskia*). Масштаб: БВ- 1 см; Г-2 мм; Д-500 мкм; Е-1мм; ЖЗ-20 мкм

Fig. 1. Epiphytes and hemiparasites of *Laurencia nipponica*: А – thicket of *L. nipponica* (marked by arrow), Б,В,Г,Д - *Janczewskia morimotoi* on *L. nipponica*, Е - germination rhizoids *J. morimotoi* on intercellular spaces *L. nipponica*, Ж,З - diatoms on the thallus of *Laurencia* (ср – *Cocconeis pediculus*; cs - *Cocconeis scutellum*, cs (lv) - *C. scutellum* (lower flap), cs (uv) - *C. scutellum* (top flap) l – *Laurencia*, j – *Janczewskia*). Scale: БВ- 1 cm; Г-2 mm; Д-500 μm; Е- 1mm; ЖЗ-20 μm

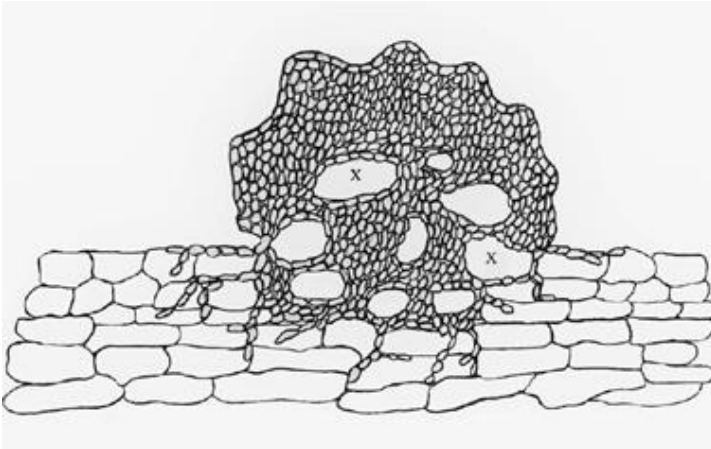


Рис. 2. Красная водоросль *J. morimotoi*, внедряющая ризоиды в межклетники хозяина – *L. nipponica* (x – клетки хозяина)

Fig. 2. Red algae *J. morimotoi*, introducing rhizoids in the intercellular spaces of the host – *L. nipponica* (x – cells of the host)

Приложение 2.

Таблица. Паразитические красные водоросли Мирового океана
 Table. Parasitic red algae of the World Ocean

Паразит	Хозяин	Распространение	Лит.
Ceramiales, Rhodomelaceae			
* <i>Aiolocolax pulchellus</i>	<i>Polysiphonia caespitosa</i>	Европа, о-ва Атлантического океана, Африка	[49]
* <i>Antarctocolax lambii</i>	<i>Picconiella</i> spp.	Антарктич. и субантарктич. о-ва	[31]
* <i>Benzaitenia yenoshimensis</i>	<i>Laurencia</i> spp., <i>Chondria</i> spp.	Япония, Корея	[35]
* <i>Bostrychiocolax australis</i>	<i>Bostrychia radicans</i>	Австралия, Нов. Зеландия	[63]
* <i>Chamaethamnion</i> spp.	<i>Polysiphonia</i> spp., <i>Kuetzingia</i> spp.	Африка, Австралия, Нов. Зеландия	[48]
<i>Choreocolax</i> spp.	<i>Polysiphonia</i> spp.	Ирландия, Европа, Сев. Америка, Азия (Россия)	[23]
* <i>Colacopsis</i> spp.	<i>Vidalia serrata</i> , <i>Rhodomelopsis</i> spp., <i>Lophurella</i> spp.	Африка, Юж. Америка, Австралия, Нов. Зеландия, Антарктич. и субантарктич. о-ва	[47]
<i>Dawsoniocolax bostrychiaae</i>	<i>Bostrychia radicans</i>	Зап. Атлантика, Юж. Америка	[63; 57]
* <i>Entocolax naeglianus</i>	<i>Gelidium cartilagineum</i> , <i>Bostrychia adhaerens</i>	Африка	[51]
* <i>Erythrocytis saccata</i>	<i>Laurencia</i> spp., иногда на <i>Chondria</i> spp.	Сев. Америка	[33]
<i>Harveyella mirabilis</i>	<i>Rhodomela confervoides</i>	Канада, Ирландия, Европа, Атлантические о-ва, Сев. Америка, Азия (Россия)	[24]

Паразит	Хозяин	Распространение	Лит.
* <i>Janczewskia</i> spp.	<i>Laurencia nipponica</i> , <i>Chondria</i> spp.	Широко распространен в мире	[46; 33; 21; 45]
* <i>Jantinella verruciformis</i>	<i>Chondria</i> spp.	Сев. Америка	[42]
* <i>Laurencicolax polyspora</i>	<i>Laurencia caspica</i>	Известна только в Каспийском море	[61]
<i>Leachiella pacifica</i>	<i>Polysiphonia</i> spp., <i>Pterosiphonia</i> spp.	Сев. Америка, Япония	[34; 12]
* <i>Levringiella</i> spp.	<i>Pterosiphonia</i> spp.	Сев. и Юж. Америка	[37]
* <i>Meridiocolax</i> spp.	<i>Polysiphonia</i> spp.	Юж. Америка, Зап. Атлантика, Австралия, Нов. Зеландия	[43]
* <i>Microcolax</i> spp.	<i>Streblocladia</i> spp.	Африка, Австралия, Нов. Зеландия, Антарктика и Субантарктика	[41]
* <i>Neotenophycus ichthyosteus</i>	<i>Neosiphonia poko</i>	Гавайские о-ва	[31]
* <i>Onychocolax polysiphonia</i>	<i>Polysiphonia</i> spp.	Африка	[49]
* <i>Stromatocarpus</i> spp.	<i>Tayloriella</i> spp, <i>Placophora</i> spp., <i>Polysiphonia</i> spp.	Африка	[54]
* <i>Symphyocolax koreana</i>	<i>Symphyocladia latiuscula</i>	Корея	[30]
* <i>Syringocolax macroblepharis</i>	<i>Gelidium cartilagineum</i>	Африка	[41]
* <i>Tylocolax microcarpus</i>	<i>Lenormandia spectabilis</i>	Австралия, Нов. Зеландия	[43]
* <i>Trichidium pedicellatum</i>	<i>Lophocladia harvei</i>	Австралия, Нов. Зеландия	[43]
* <i>Ululania stellata</i>	<i>Acanthaphora spicifera</i> , <i>A. pacifica</i>	Гавайские о-ва	[11; 20]
Ceramiales, Ceramiaceae			

Паразит	Хозяин	Распространение	Лит.
* <i>Centrocerocolax ubatubensis</i>	<i>Centraceras clavulatum</i>	О-ва Атлантического океана, Зап. Атлантика, Юж. Америка	[29]
* <i>Episporium centroceratis</i>	<i>Centraceras clavulatum</i>	Африка, Австралия, Нов. Зеландия	[31]
Ceramiales, Spyridiaceae			
* <i>Spyridiocolax capixaba</i>	<i>Spyridia aculeata</i>	Зап. Атлантика, Юж. Америка	[28]
Ceramiales, Delesseriaceae			
* <i>Asterocolax</i> spp.	<i>Phycodryis</i> spp.	Европа, Сев. Америка	[26]
* <i>Gonimophyllum</i> spp.	<i>Nitophyllum ruprechtianum</i>	Европа, Сев., Юж. Америка, Африка, Зап. Атлантика, Австралия, Нов. Зеландия	[41]
* <i>Phitycolax inconspicuus</i>	<i>Phitymophora amansioides</i>	О-ва Индийского океана	[59]
Gracilariales, Gracilariaceae			
* <i>Congracilaria babae</i>	<i>Gracilaria salicornia</i>	Япония, Таиланд, Австралия, Нов. Зеландия	[60]
* <i>Gracilariophila</i> spp.	<i>Gracilariopsis</i> spp., <i>Gracilaria</i> spp.	Сев. и Юж. Америка, Азия, Австралия, Нов. Зеландия, Зап. Атлантика, Африка	[58]
Gracilariales, Pterocladophilaceae (из этого семейства все роды аллопаразиты)			
<i>Gelidiocolax</i> spp.	<i>Gelidium</i> spp.(Gelidiales, Gelidiaceae), <i>Pterocladia</i> spp.(Gelidiales, Pterocladaceae)	Япония, Атлантические о-ва, Сев., Юж. Америка, Европа, Зап. Атлантика	[19]
<i>Holmsella australis</i>	<i>Gracilaria furcellata</i>	Австралия, Нов. Зеландия	[43; 20]
<i>Pterocladophilla hemisphaerica</i>	<i>Pterocladia</i> spp.	Зап. Атлантика, Австралия, Нов. Зеландия	[19]
Gigartinales, Cystocloniaceae			
* <i>Hypneocolax stellaris</i>	<i>Hypnea musciformis</i> , <i>H.</i>	Атлантические о-ва, Карибские о-ва,	[13]

Паразит	Хозяин	Распространение	Лит.
	<i>cervicornis</i> , <i>H. chordaceae</i>	Западная Атлантика, Юж. Америка, Африка, Индонезия, Гавайские о-ва	
Gigartinales, Caulacanthaceae			
* <i>Catenellocolax leeuwenii</i>	<i>Catenella impudica</i>	Зап. Атлантика, Индонезия	[62]
Gigartinales, Kallymeniaceae			
* <i>Callocolax</i> spp.	<i>Callophyllis</i> spp.	Ирландия, Европа, о-ва Атлантического океана, Сев. Америка, Зап. Атлантика, Австралия, Нов. Зеландия, Арктика, Субантарктика	[14]
Gigartinales, Phyllophoraceae			
* <i>Coccotylus hartzii</i> [= <i>Ceratocolax hartzii</i>]	<i>Phyllophora</i> spp.	Арктика, Ирландия, Европа, о-ва Атлантического океана, Сев. Америка	[38]
Gigartinales, Solieriaceae			
* <i>Tikvahiella condida</i>	<i>Solieria robusta</i>	Австралия, Нов. Зеландия	[32]
* <i>Gardneriella tubifera</i>	<i>Sarcodiotheca gaudichaudii</i>	Сев. Америка	[36]
Plocamiales, Plocamiaceae			
* <i>Plocamiocolax</i> spp.	<i>Plocanium</i> spp.	Сев. Америка, Австралия, Нов. Зеландия, Африка	[54]
Corallinales, Halapodiaceae			
* <i>Choreonema thuretti</i>	<i>Jania</i> spp., <i>Haliptilon roseum</i> (Corallinales, Corallinaceae)	Широко распространена в мире	[15]
Palmariales, Palmariaceae			
* <i>Neohalosacciocolax aleutica</i>	<i>Halosaccion minjau</i>	Сев. Америка	[39]
Palmariales, Rhodophysemataceae			

Паразит	Хозяин	Распространение	Лит.
* <i>Rhodophyseta kjellmanii</i> [= <i>Halosaccicolax kjellmanii</i>]	<i>Palmaria</i> spp., <i>Devaleraea</i> spp. (Palmariales, Palmariaceae)	Арктика, Ирландия, Африка, Европа, Сев. Америка, о-ва Атлантического океана	[52]
Halymeniales, Halymeniaceae			
* <i>Kintokiocolax aggregatocerantha</i>	<i>Prionitis</i> spp.	Япония, Корея	[56]
* <i>Grateloupiocolax colombiana</i>	<i>Grateloupia</i> spp.	Зап. Атлантика, Юж. Америка	[53]
Rhodymeniales, Faucheaceae			
* <i>Faucheocolax attenuata</i>	<i>Faucheia</i> spp.	Сев. Америка	[54]
* <i>Gloiocolax novae-zelandiae</i>	<i>Gloiocladia saccata</i>	Австралия, Нов. Зеландия	[55]
Rhodymeniales, Rhodymeniaceae			
* <i>Rhodymeniocolax</i> spp.	<i>Rhodymenia</i> spp.	Европа, Сев. Америка	[54]
Rhodymeniales, Champiaceae			
* <i>Champicolax</i> spp.	<i>Champia parvula</i>	Зап. Атлантика, Юж. Америка, Австралия, Нов. Зеландия	[16]
Florideophyceae incertae sedis, Florideophyceae incertae sedis			
* <i>Gracilariocolax</i> spp.	<i>Gracilaria</i> spp.	Юго-Восточная Азия	[22]

* звездочкой выделены адельфопаразиты,
 остальные виды – аллопаразиты.